

# Modélisation de la biomasse et de l'activité bactérienne dans la Meuse belge

## Modelling bacterial biomass and activity in the River Meuse (Belgium)

P. Servais

Volume 2, Number 4, 1989

URI: <https://id.erudit.org/iderudit/705042ar>

DOI: <https://doi.org/10.7202/705042ar>

[See table of contents](#)

Publisher(s)

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

ISSN

0992-7158 (print)

1718-8598 (digital)

[Explore this journal](#)

Cite this article

Servais, P. (1989). Modélisation de la biomasse et de l'activité bactérienne dans la Meuse belge. *Revue des sciences de l'eau / Journal of Water Science*, 2(4), 543–563. <https://doi.org/10.7202/705042ar>

Article abstract

The phytoplanktonic biomass (chlorophyll-a) and primary production (incorporation of  $^{14}\text{CO}_2$ ), as well as the bacterial biomass (enumeration by epifluorescence microscopy after acridine orange staining) and bacterial production ( $^3\text{H}$ -thymidine incorporation) were followed for two years (1983 and 1984) in the section of the River Meuse located between the Belgian-French border and Dinant (*figure 1*). All these parameters show seasonal fluctuations with minimum values during winter and maximum values during summer (*figure 2*). The analysis of these data show the connection between primary production and bacterial activity in this area.

Despite recent progresses in microbial ecology, most models describing organic matter degradation in aquatic ecosystems still basically derive from the STREETER and PHELPS's (1925) model of organic matter pollution, in which the rate of decomposition is assumed to be first order with respect to the organic load. Although these geochemical approaches often yield quite good predictions, they consider organic matter degradation as a chemical property of the organic matter itself, without taking into account the activity of the micro-organisms. Based on a study of the successive stages involved in the interaction between organic matter and heterotrophic bacteria, a microbiological model of bacterial degradation of organic matter in aquatic systems has been developed (BILLEN and SERVAIS, 1988).

The main features of this model, called the H3SB model, can be summarized as follows (*figure 3*): organic matter is mostly supplied by primary production and allochthonous inputs in the form of macromolecular biopolymers (H) which cannot be taken up directly by bacteria. Only some small molecules, recognizable by the bacterial permeases, can be used by bacteria. These compounds called direct substrates (S) are produced by exoenzymatic hydrolysis of the high molecular weight compounds. Among these compounds, we distinguish three classes:  $\text{H}_1$ , compounds which are easily and rapidly hydrolyzed into direct substrates;  $\text{H}_2$ , compounds which are slowly hydrolyzed, and  $\text{H}_3$ , the refractory organic matter. Once taken up by bacteria, direct substrates can be either catabolized and respired or used for the production of bacterial biomass (B). Once formed the bacterial biomass is subject to a mortality process (grazing by heterotrophic microzooplankton or lysis).

This view of the interactions between bacteria and organic matter is certainly idealized. Its usefulness however lies in the fact that excellent methods have been developed for directly measuring the rate of most of the basic processes listed above (exoenzymatic hydrolysis, uptake of direct substrates, bacterial production and bacterial mortality) and for studying their kinetics and control mechanisms.

Mathematical relationships have been proposed for the H3SB model. Equations (1), (2), (3), (4) and (5) describe respectively the time fluctuations of  $\text{H}_1$ ,  $\text{H}_2$ ,  $\text{H}_3$ , S and B. Exoenzymatic hydrolysis and bacterial uptake of direct substrates are characterized by MICHÁELIS-MENTEN kinetics, bacterial production is proportional to substrate uptake and bacterial mortality is represented by a first order term.

This basic model of biodegradation has been used to build a model of heterotrophic activity, in the section of the River Meuse studied, taking into account a simplified form of the hydrodynamical processes. Three types of organic matter inputs to the river have been considered: phytoplankton Lysis, domestic loads and soil leaching. The values of the parameters involved in this model have been determined by different experiments performed on the natural population of bacteria from the River Meuse (*figure 4*), or by fitting experimental data of biodegradation experiments performed on organic matter from various origins: for example, River Meuse organic matter (*figure 5*) or phytoplanktonic material (*figure 6*). This model of heterotrophic bacterial activity in a river has allowed the seasonal fluctuations of a bacterial biomass and production in the river to be assessed, giving the known hydro-dynamical parameters (wet section and variations of discharge), temperature, domestic load (calculated from the population density) and phytoplanktonic biomass. The data of the calculations of this determinist model of heterotrophic activity agree well with the experimental date (*figures 7, 8, 9, 10*).

This kind of bacterioplankton model could in the near future be used to construct a complete ecological mode of rivers leading to studies on the impact on water quality.

# Modélisation de la biomasse et de l'activité bactérienne dans la Meuse belge

Modelling bacterial biomass  
and activity in the River Meuse (Belgium)

---

P. SERVAIS

---

## RÉSUMÉ

La biomasse et la production primaire phytoplanctonique, ainsi que la biomasse et l'activité bactérienne hétérotrophe, ont été suivies au cours de deux cycles annuels dans le tronçon de la Meuse situé entre la frontière franco-belge et Dinant. Tous ces paramètres présentent des évolutions saisonnières marquées avec des minima hivernaux et des maxima durant l'été. L'analyse des résultats expérimentaux met en évidence le couplage entre la production primaire et la production bactérienne.

Un modèle microbiologique de la dégradation bactérienne de la matière organique en milieu aquatique a été développé ; il est basé sur l'étude de la cinétique des étapes successives de l'interaction entre matière organique et micro-organismes qui la dégradent. Ce modèle de biodégradation a été appliqué au cas du tronçon de Meuse étudié en tenant compte d'une hydrodynamique simplifiée. L'ensemble des valeurs des paramètres pris en compte dans ce modèle, qui permet de calculer les variations saisonnières de la biomasse et de la production bactérienne, a été déterminé expérimentalement ou sur base de simulations d'expériences de biodégradation. Les résultats des calculs de

ce modèle déterministe des activités microbiologiques sont en assez bon accord avec les résultats expérimentaux.

Mots clés : *Biomasse et production bactérienne, rivière Meuse, modèle de biodégradation.*

## SUMMARY

The phytoplanktonic biomass (chlorophyll-a) and primary production (incorporation of  $^{14}\text{CO}_2$ ), as well as the bacterial biomass (enumeration by epifluorescence microscopy after acridine orange staining) and bacterial production ( $^3\text{H}$ -thymidine incorporation) were followed for two years (1983 and 1984) in the section of the River Meuse located between the Belgian-French border and Dinant (figure 1). All these parameters show seasonal fluctuations with minimum values during winter and maximum values during summer (figure 2). The analysis of these data show the connection between primary production and bacterial activity in this area.

Despite recent progresses in microbial ecology, most models describing organic matter degradation in aquatic ecosystems still basically derive from the STREETER and PHELPS's (1925) model of organic matter pollution, in which the rate of decomposition is assumed to be first order with respect to the organic load. Although these geochemical approaches often yield quite good predictions, they consider organic matter degradation as a chemical property of the organic matter itself, without taking into account the activity of the micro-organisms. Based on a study of the successive stages involved in the interaction between organic matter and heterotrophic bacteria, a microbiological model of bacterial degradation of organic matter in aquatic systems has been developed (BILLEN and SERVAIS, 1988).

The main features of this model, called the H3SB model, can be summarized as follows (figure 3) : organic matter is mostly supplied by primary production and allochthonous inputs in the form of macromolecular biopolymers (H) which cannot be taken up directly by bacteria. Only some small molecules, recognizable by the bacterial permeases, can be used by bacteria. These compounds called direct substrates (S) are produced by exoenzymatic hydrolysis of the high molecular weight compounds. Among these compounds, we distinguish three classes :  $\text{H}_1$ , compounds which are easily and rapidly hydrolyzed into direct substrates ;  $\text{H}_2$ , compounds which are slowly hydrolyzed, and  $\text{H}_3$ , the refractory organic matter. Once taken up by bacteria, direct substrates can be either catabolized and respired or used for the production of bacterial biomass (B). Once formed the bacterial biomass is subject to a mortality process (grazing by heterotrophic microzooplankton or lysis).

This view of the interactions between bacteria and organic matter is certainly idealized. Its usefulness however lies in the fact that excellent methods have been developed for directly

measuring the rate of most of the basic processes listed above (exoenzymatic hydrolysis, uptake of direct substrates, bacterial production and bacterial mortality) and for studying their kinetics and control mechanisms. Mathematical relationships have been proposed for the H3SB model. Equations (1), (2), (3), (4) and (5) describe respectively the time fluctuations of  $H_1$ ,  $H_2$ ,  $H_3$ ,  $S$  and  $B$ . Exoenzymatic hydrolysis and bacterial uptake of direct substrates are characterized by MICHAELIS-MENTEN kinetics, bacterial production is proportional to substrate uptake and bacterial mortality is represented by a first order term.

This basic model of biodegradation has been used to build a model of heterotrophic activity, in the section of the River Meuse studied, taking into account a simplified form of the hydrodynamical processes. Three types of organic matter inputs to the river have been considered : phytoplankton lysis, domestic loads and soil leaching. The values of the parameters involved in this model have been determined by different experiments performed on the natural population of bacteria from the River Meuse (figure 4), or by fitting experimental data of biodegradation experiments performed on organic matter from various origins : for example, River Meuse organic matter (figure 5) or phytoplanktonic material (figure 6). This model of heterotrophic bacterial activity in a river has allowed the seasonal fluctuations of a bacterial biomass and production in the river to be assessed, giving the known hydro-dynamical parameters (wet section and variations of discharge), temperature, domestic load (calculated from the population density) and phytoplanktonic biomass. The data of the calculations of this determinist model of heterotrophic activity agree well with the experimental data (figures 7, 8, 9, 10).

This kind of bacterioplankton model could in the near future be used to construct a complete ecological model of rivers leading to studies on the impact on water quality.

*Key-words : Bacterial biomass and production, river Meuse, biodegradation model.*

---

## INTRODUCTION

---

Les activités microbiologiques déterminent très largement la qualité de l'eau dans les écosystèmes aquatiques. Parmi ces activités, la dégradation de la matière organique par les micro-organismes hétérotrophes qui s'accompagne d'une consommation d'oxydant (l'oxygène en premier lieu) est un des processus majeurs. Ceci justifie pleinement les efforts accomplis récemment par la microbiologie écologique dans l'étude de la dynamique des populations bactériennes hétérotrophes en milieux aquatiques. Néanmoins, jusqu'à présent, peu de ces études ont été entreprises en rivières.

Le travail présenté ici s'attache à l'étude et la modélisation de la dynamique du bactérioplancton dans un tronçon de la Meuse. La Meuse est une rivière longue de 800 km qui prend sa source en France dans le département des Vosges et traverse successivement le nord de la France, la Belgique et les Pays-Bas. Le tronçon étudié se situe entre la frontière franco-belge et Dinant, secteur couramment dénommé Haute-Meuse belge (figure 1). Au cours des années 1983 et 1984, les biomasses et activités phyto- et bactérioplanctoniques ont été mesurées. Cet article fera en premier lieu une rapide synthèse des résultats expérimentaux obtenus pendant cette période, mais son but essentiel est de présenter un modèle microbiologique de la dégradation de la matière organique par les bactéries hétérotrophes, qui a été récemment développé dans notre laboratoire, et l'application de celui-ci à la simulation de l'évolution saisonnière de la biomasse et l'activité bactérienne dans la Haute-Meuse belge.

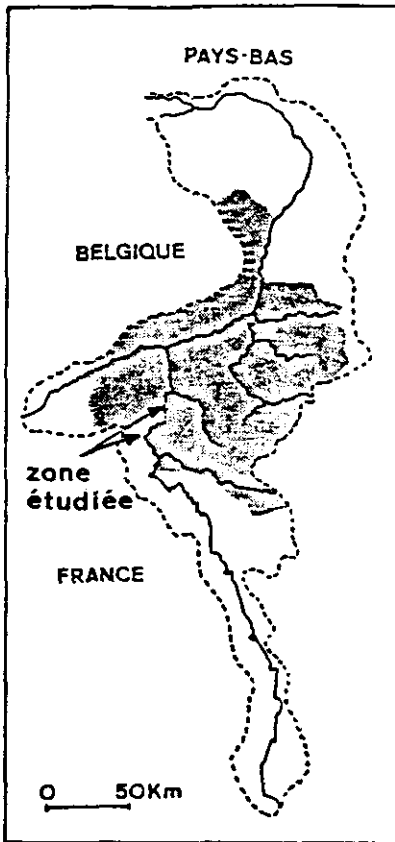


Figure 1. - Carte du bassin hydrographique de la Meuse. Les 2 flèches indiquent le début et la fin du tronçon de rivière étudié (la zone hachurée correspond à la partie belge du bassin).

Figure 1. - Map of the Meuse hydrographical network. The 2 arrows indicate the beginning and the end of the studied area (the shaded area corresponds to the Belgian part of the basin).

La plupart des modèles décrivant la dégradation de la matière organique dans les milieux aquatiques naturels sont encore essentiellement basés sur le modèle de STREETER et PHELPS (1925). Bien que ces modèles soient souvent utiles pour fournir des ordres de grandeur des vitesses de dégradation de la matière organique, ils ont le désavantage de reposer sur une vision un peu simpliste des phénomènes impliqués.

En effet, dans ce type d'approche, la dégradation de la matière organique est traitée comme s'il s'agissait d'une propriété chimique de la matière organique elle-même. L'action des micro-organismes organotrophes responsables du processus n'est pas prise en compte explicitement. Le modèle utilisé dans ce travail est, au contraire, basé sur une analyse minutieuse des interactions entre la matière organique et les micro-organismes qui la dégradent. Appliqué au cas de la rivière Meuse, il permet de simuler les fluctuations de biomasse et d'activité bactérienne au cours de l'année. Ce type de modèle constitue une étape importante dans la réalisation de modèles écologiques complets prenant en compte phytoplancton, bactérioplancton et zooplancton et permettant de simuler l'évolution de paramètres importants de la qualité de l'eau (tel l'oxygène dissous) en réponse à différentes interventions (épuration, aménagements du cours d'eau, rejets supplémentaires, ...).

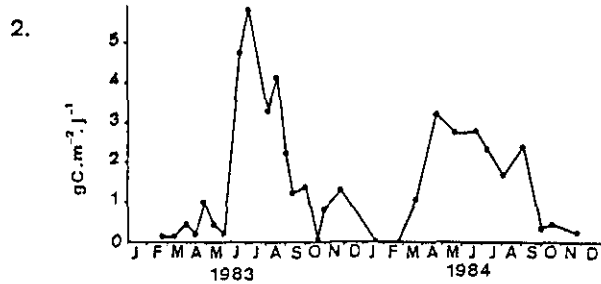
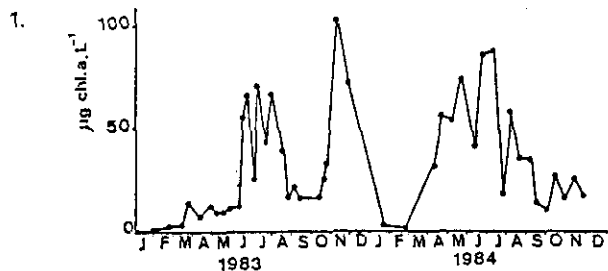
---

## 1 - BIOMASSE ET ACTIVITÉS PHYTOPLANCTONNIQUES ET BACTÉRIOPLANCTONNIQUES

---

L'évolution saisonnière de la concentration en chlorophylle *a*, mesurée par la méthode de VOLLENWEIDER (1974) en 1983 et 1984 est présentée à la figure 2.1. Celle de la production primaire phytoplanctonique, mesurée par la méthode d'incorporation de  $^{14}\text{CO}_2$  est présentée à la figure 2.2 pour les mêmes années. L'ensemble de ces mesures expérimentales ont été effectuées à la station Waulsort, considérée comme représentative de ce secteur Haute-Meuse, dont l'homogénéité longitudinale a été démontrée (BILLEN *et al.*, 1985). Les résultats, discutés en détail par DESCY *et al.* (1987), montrent des biomasses et productions faibles en hiver, suivies par une croissance rapide au printemps. La période de démarrage de la croissance algale semble liée au débit : ainsi en 1983, les débits élevés observés durant tout le printemps ont retardé cette période de croissance à juin. En été, les biomasses (50 à 90  $\mu\text{gChl.a.L}^{-1}$ ) et les productions (4 à 5  $\text{gCm}^{-2}\text{j}^{-1}$ ) sont importantes, mais des fluctuations brusques imputables aux modifications d'intensité lumineuse et à la prédation par le zooplancton peuvent être observées. Le pic important de biomasse mesuré en novembre 1983 apparaît comme un phénomène exceptionnel résultant du chômage (abaissement des barrages) de la Haute-Meuse qui a modifié complètement les conditions hydrologiques pendant la période septembre-octobre de cette année.

Des mesures de biomasse et production bactérienne ont été effectuées parallèlement aux mesures sur le phytoplancton. La biomasse bactérienne a été estimée à partir des dénombrements au microscope à épifluorescence après coloration des bactéries à l'acridine orange selon la technique de HOBBIÉ *et al.* (1977) et la production bactérienne à partir de mesures du taux d'incorporation de thymidine tritiée dans l'A.D.N. bactérien (FUHRMAN et AZAM, 1980, 1982) et d'un facteur de conversion expérimental ( $0,5 \cdot 10^{18}$  bactéries produites par mole de thymidine tritiée incorporée dans les macromolécules) permettant d'exprimer les résultats en biomasse carbonée produite. Les figures 2.3 et 2.4 présentent les résultats qui ont été discutés longuement par SERVAIS (1988). La biomasse bactérienne est faible en hiver et présente un pic estival (biomasse maximale  $0,8 \text{ mgCL}^{-1}$ ) dû à la fois à un nombre élevé de bactéries ( $\pm 4 \cdot 10^6 \text{ bac.ML}^{-1}$ ) et un biovolume important ( $\pm 1,2 \mu\text{m}^3 \text{ cellule}^{-1}$ ). La production bactérienne, pour sa part, est inférieure à  $1 \mu\text{gCL}^{-1}\text{h}^{-1}$  en période hivernale, et supérieure à  $5 \mu\text{gCL}^{-1}\text{h}^{-1}$  en période estivale.

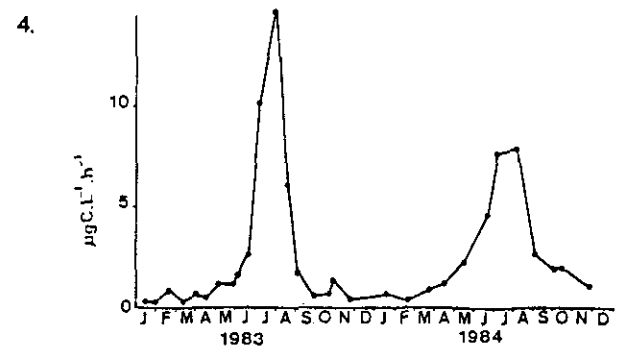
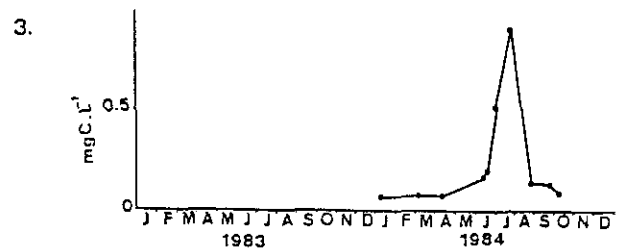


Figures 2.1 - 2.2 - Evolution saisonnière dans le tronçon étudié de :

1. Biomasse phytoplanctonique,
2. Production primaire phytoplanctonique (DESCY *et al.*, 1987).

Figures 2.1 - 2.2 - Seasonal fluctuation in the studied area of :

1. Phytoplanktonic biomass,
2. Phytoplanktonic primary production (DESCY *et al.*, 1987).



Figures 2.3. - 2.4 - Evolution saisonnière dans le tronçon étudié de :

3. Biomasse bactérienne,
4. Production bactérienne (SERVAIS, 1988).

Figures 2.3 - 2.4 - Seasonal fluctuation in the studied area of :

3. Bacterial biomass,
4. Bacterial production (SERVAIS, 1988).

Dans ce secteur, où les apports anthropogènes (rejets domestiques et industriels) sont relativement faibles, on pouvait s'attendre à un couplage étroit entre production primaire et activité hétérotrophe. Les résultats expérimentaux montrent que, aussi bien en 1983 que 1984, ce couplage existe ; les débuts de périodes d'intense activité bactérienne succèdent aux périodes de démarrage de la production phytoplanctonique. Néanmoins en 1983, le laps de temps entre ces deux moments paraît court, tandis qu'en 1984, cet écart est beaucoup plus long. De ces différences de comportement entre les deux années étudiées, il apparaît que le phytoplancton n'est pas le seul facteur de contrôle de l'activité bactérienne et que d'autres facteurs influençant l'activité bactérienne doivent être pris en compte (débit, température, rejets organiques, ...). Le modèle que nous proposons dans la suite de l'article peut être, à cet effet, un outil intéressant pour comprendre les différents processus régulant la dynamique du bactérioplancton en rivière.

---

## 2 - MODÉLISATION DE LA BIOMASSE ET DE L'ACTIVITÉ BACTÉRIENNE EN RIVIÈRE

---

### 2.1 Principe et équation du modèle général de dégradation bactérienne de la matière organique

Sur base des connaissances microbiologiques actuelles et de diverses études menées sur le sujet dans notre laboratoire (BILLEN *et al.*, 1980 ; SOMVILLE et BILLEN, 1983 ; SERVAIS *et al.*, 1985, 1987), nous avons proposé un schéma conceptuel des interactions matière organique-bactéries (figure 3) (BILLEN et SERVAIS, 1988) appelé modèle H3SB et dont les grandes lignes peuvent être résumées de la manière suivante.

On peut distinguer deux sources principales d'apport de matières organiques au réseau hydrographique : la production primaire endogène et les apports extérieurs (allochtones).

La matière organique (H) présente dans l'eau l'est essentiellement sous forme de composés qui ne peuvent être directement absorbés par les bactéries hétérotrophes.

En effet, seules peuvent être directement utilisées pour la croissance bactérienne un certain nombre de petites molécules reconnues par les perméases, donc susceptibles de pénétrer dans les cellules (ROGERS, 1961).

Ces petites molécules, que nous appellerons *substrats directs* (S), forment donc le stock de matière organique directement utilisable qui contrôle effectivement la croissance bactérienne. Ils sont produits par *hydrolyse exoenzymatique* des composés organiques de haut poids moléculaire. Parmi ceux-ci, il est utile de distinguer au moins trois stocks : H<sub>1</sub>, composés facilement et rapidement hydrolysables en molécules utilisables par les bactéries ; H<sub>2</sub>, composés lentement hydrolysables ; et H<sub>3</sub>, composés non hydrolysables et donc inutilisables par les bactéries (SERVAIS, 1986 ; BILLEN et SERVAIS, 1988).



Les substrats directs produits par l'hydrolyse exoenzymatique de  $H_1$  et  $H_2$  sont prélevés par les bactéries hétérotrophes (activité organotrophe). Ils sont en partie oxydés en  $CO_2$  ou servent à la production de biomasse bactérienne (B). La part de la production de biomasse dans l'utilisation totale de matière organique est définie par le rendement de croissance (Y) des bactéries.

La biomasse bactérienne (B) est sujette à un processus de mortalité, consistant à la fois en un broutage par des prédateurs, tels que les nanoflagellés hétérotrophes ou les ciliés, et en un processus de lyse cellulaire.

Cette vision du processus de biodégradation est naturellement idéalisée ; son utilité réside néanmoins dans le fait que des méthodes performantes ont été développées pour la mesure directe des différentes étapes reprises ci-dessus : hydrolyse exoenzymatique (SOMVILLE et BILLEN, 1983 ; SOMVILLE, 1984), prélèvement des substrats directs (WRIGHT et HOBBIÉ, 1966 ; WILLIAMS, 1970 ; BILLEN *et al.*, 1980), production bactérienne (FUHRMAN et AZAM, 1980, 1982), mortalité bactérienne (SERVAIS *et al.*, 1985). Ces méthodes permettent l'étude de la cinétique et des mécanismes de contrôle des diverses étapes.

Ceci nous a permis de proposer une formalisation mathématique de l'utilisation de la matière organique par les bactéries hétérotrophes. Dans celle-ci, les étapes d'hydrolyse exoenzymatique et d'utilisation des substrats directs par les bactéries sont caractérisées par des cinétiques de type MICHAELIS-MENTEN (SOMVILLE et BILLEN, 1983 ; WRIGHT et HOBBIÉ, 1966 ; WILLIAMS, 1973). La production bactérienne est considérée comme proportionnelle au prélèvement de l'ensemble des substrats directs et la mortalité bactérienne est représentée par une cinétique du premier ordre par rapport à sa biomasse (SERVAIS *et al.*, 1985). Les équations d'évolution temporelle de  $H_1$ ,  $H_2$ ,  $H_3$ , S et B s'écrivent :

$$\frac{dH_1}{dt} = - e_1 \max \frac{H_1}{H_1 + K_{H_1}} B + P_1 + \sum H_1 \quad (1)$$

$$\frac{dH_2}{dt} = - e_2 \max \frac{H_2}{H_2 + K_{H_2}} B + P_2 + \sum H_2 \quad (2)$$

$$\frac{dH_3}{dt} = P_3 + \sum H_3 \quad (3)$$

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} = & (e_1 \max \frac{H_1}{H_1 + K_{H_1}} + e_2 \max \frac{H_2}{H_2 + K_{H_2}}) B \\ & - b \max \frac{S}{S + K_S} \cdot B + P_S + \sum S \end{aligned} \quad (4)$$

$$\frac{dB}{dt} = (Y_b \max \frac{S}{S + K_S} - k_d) B + P_B + \sum B \quad (5)$$

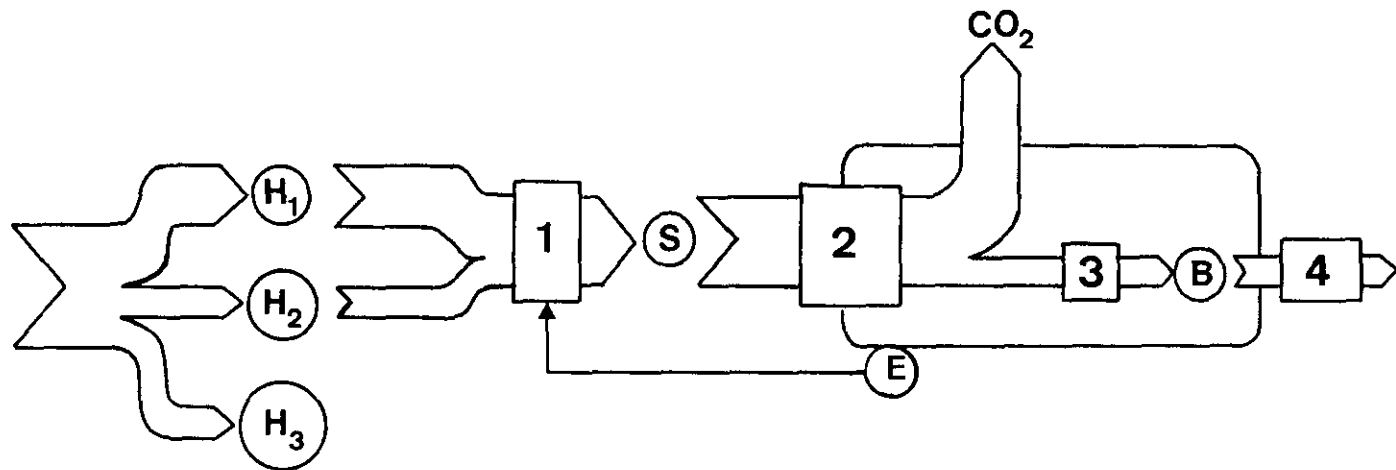


Figure 3. - Représentation schématique des processus élémentaires impliqués dans la dégradation de la matière organique par les bactéries en milieu aquatique.  $H_1$  représente le stock de matière organique rapidement biodégradable,  $H_2$ , celui de matière organique lentement biodégradable,  $H_3$ , celui de matière organique non biodégradable ; S représente le pool des substrats directs, B la biomasse bactérienne et E les exoenzymes bactériens. Les processus sont numérotés comme suit : 1 représente l'hydrolyse exoenzymatique, 2 l'activité organotrophe, 3 la production bactérienne et 4 la mortalité bactérienne.

Figure 3. - Diagrammatic representation of the processes involved in the bacterial degradation of organic matter in waters.  $H_1$  is the rapidly biodegradable organic matter,  $H_2$  the slowly biodegradable organic matter,  $H_3$  the non-biodegradable organic matter ; S is the direct substrates pool, B the bacterial biomass and E the bacterial exoenzymes. Processes are numbered as follows : 1 represents the exoenzymatic hydrolysis, 2 the organotrophic activity, 3 the bacterial production and 4 the bacterial mortality.

Dans ce système, pour chaque classe  $i$  (1, 2 et 3) de matière organique,

- $H_i$  (mgCL<sup>-1</sup>) représente la concentration de matière organique de classe  $i$ ,
- $P_i$  (mgCL<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>) représente le flux d'apport de matière organique de classe  $i$  au système,
- $e_{i\max}$  (h<sup>-1</sup>) et  $K_{H_i}$  (mgCL<sup>-1</sup>) sont respectivement la vitesse maximale par unité de biomasse bactérienne et la constante de demi-saturation de l'hydrolyse exoenzymatique de la matière organique de classe  $i$ ,
- et
- $P_s$  (mgCL<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>) représente le flux d'apport de substrats directs au système,
- $P_B$  (mgCL<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>) représente le flux d'apport de biomasse bactérienne au système,
- $\Delta$  est un opérateur représentant les processus hydrodynamiques affectant les espèces considérées dans le milieu étudié,
- $b_{\max}$  (h<sup>-1</sup>) et  $K_S$  (mgCL<sup>-1</sup>) sont la vitesse maximale par unité de biomasse bactérienne et la constante de demi-saturation du prélèvement de l'ensemble des substrats directs,
- $Y$  est le rendement de croissance,
- $k_d$  (h<sup>-1</sup>) est la constante du premier ordre de mortalité bactérienne.

## 2.2 Application du modèle H3SB à une rivière

Le but de ce chapitre est de montrer comment le modèle H3SB de dégradation de la matière organique peut être appliqué au cas d'une rivière. Voyons donc comment les équations de ce modèle doivent être modifiées dans ce cas particulier. Pour ce qui est de la biomasse bactérienne (B), l'équation du bilan de conservation de la biomasse peut s'écrire en négligeant la dispersion longitudinale et en se plaçant dans un tronçon de rivière ne recevant que de petits apports dont le débit sera considéré comme réparti de manière continue tout au long du tronçon (NIHOUL *et al.*, 1979) :

$$\frac{\delta B}{\delta t} = P_v + \frac{P_1}{A} - \frac{1}{A} \frac{\delta Q}{\delta x} \cdot B \quad (6)$$

où :

A est la section mouillée de la rivière (m<sup>2</sup>)

Q son débit (m<sup>3</sup> h<sup>-1</sup>)

- x distance horizontale prise le long du cours de la rivière (m)  
 $P_v$  la résultante des processus de production et de mortalité du bactérioplancton par unité de volume ( $gCm^{-3}h^{-1}$ )  
 $P_l$  le taux linéique des apports par les affluents latéraux ( $gCm^{-1}h^{-1}$ ).

En considérant la biomasse bactérienne dans les apports latéraux,  $B_r$ , comme constante, et en utilisant l'équation (5) d'évolution temporelle de la biomasse bactérienne du modèle H3SB, l'équation (6) devient :

$$\frac{\delta B}{\delta t} = (Yb_{\max} \frac{S}{S + K_S} - k_d) B - \frac{1}{A} \frac{\delta Q}{\delta x} (B - B_r) \quad (7)$$

où le terme  $\frac{1}{A} \frac{\delta Q}{\delta x}$  représente la dilution par les apports latéraux.

Par apports latéraux, il faut entendre aussi bien les apports diffus provenant, par exemple, d'une nappe aquifère ou du ruissellement sur le bassin versant propre, que les apports ponctuels des affluents. Ces derniers cependant sont traités comme s'ils étaient répartis de manière uniforme sur la longueur du tronçon.

De même l'équation (4) d'évolution de la concentration en substrats directs peut s'écrire :

$$\frac{\delta S}{\delta t} = e_{1\max} \frac{H_1}{H_1 + K_{H_1}} + e_{2\max} \frac{H_2}{H_2 + K_{H_2}} ) B - b_{\max} \frac{S}{S + K_S} B - \frac{1}{A} \frac{\delta Q}{\delta x} (S - S_r) \quad (8)$$

où  $S_r$  représente la concentration en substrats directs dans les apports latéraux.

Pour ce qui est des différentes classes de matières organiques ( $H_1$ ,  $H_2$  et  $H_3$ ), trois types d'apports au système rivière doivent être pris en compte pour chacune des classes :

- (i) l'apport phytoplanctonique résultant de la lyse de la biomasse algale,
- (ii) les rejets ponctuels (rejets domestiques et industriels),
- (iii) les apports provenant du lessivage du bassin versant.

Ces trois types d'apports s'expriment de la manière suivante :

(i) Les termes de lyse phytoplanctonique sont considérés comme proportionnels à la biomasse phytoplanctonique (C) et prennent donc la forme :

$$\epsilon_i k_l C \quad (9)$$

où  $k_l$  est le taux de lyse phytoplanctonique

$\epsilon_i$  représente la fraction de chacune des 3 classes de matières organiques ( $H_1$ ,  $H_2$  et  $H_3$ ) dans ce terme d'apport.

(ii) Les termes de rejets sont constitués d'un flux constant de matière organique rejeté dans la rivière (10) qui s'exprime en quantité de carbone par mètre de rivière et par heure. Pour être exprimés en concentration dans les équations d'évolution de  $H_i$ , les termes de rejets prennent la forme :

$$\beta_i \frac{10}{A} \quad (10)$$

où  $\beta_i$  représente la fraction de chacune des 3 classes de matières organiques dans les rejets.

(iii) Les termes d'apports de matières organiques via le lessivage des sols du bassin versant dépendent du taux de dilution et ont la forme suivante :

$$\frac{1}{A} \frac{\delta Q}{\delta x} L_i \quad (11)$$

où  $L_i$  est la concentration des 3 types de matières organiques dans les apports latéraux résultant du lessivage des sols.

A partir de la forme de ces termes d'apport et des équations (1), (2), (3) du modèle H3SB, on peut déduire les équations d'évolution de  $H_1$ ,  $H_2$  et  $H_3$  dans le modèle rivière :

$$\frac{\delta H_1}{\delta t} = \epsilon_1 k_1 C + \beta_1 \frac{10}{A} - e_1 \max \frac{H_1}{H_1 + K_{H_1}} B - \frac{1}{A} \frac{\delta Q}{\delta x} (H_1 - L_1) \quad (12)$$

$$\frac{\delta H_2}{\delta t} = \epsilon_2 k_1 C + \beta_2 \frac{10}{A} - e_2 \max \frac{H_2}{H_2 + K_{H_2}} B - \frac{1}{A} \frac{\delta Q}{\delta x} (H_2 - L_2) \quad (13)$$

$$\frac{\delta H_3}{\delta t} = \epsilon_3 k_1 C + \beta_3 \frac{10}{A} - \frac{1}{A} \frac{\delta Q}{\delta x} (H_3 - L_3) \quad (14)$$

## 2.3 Détermination de la valeur des paramètres impliqués dans le modèle

### a) Paramètres relatifs au modèle H3SB

Les valeurs numériques des paramètres physiologiques ( $b_{\max}$ ,  $K_s$ ,  $Y$ ,  $k_d$ ) ont pu être déterminées expérimentalement pour les populations bactériennes de rivière en général, de la Meuse en particulier.

Ainsi le rendement de croissance aérobie ( $Y$ ) sur la matière organique de rivière a été déterminé par SERVAIS *et al.* (1987) en suivant simultanément l'accroissement de biomasse et la consommation de carbone dans des cultures de bactéries d'eau de rivière et vaut 0,3.

La constante de mortalité bactérienne a été déterminée en Meuse et vaut en moyenne  $0,02 \text{ h}^{-1}$  à  $20^\circ \text{ C}$  (SERVAIS, 1986).

Une idée de valeur de la vitesse maximale d'utilisation de l'ensemble des substrats directs ( $b_{\max}$ ) peut être tirée de la valeur de taux

maximum de croissance ( $\mu_{\max}$ ), qui a été mesuré sur une communauté bactérienne de la Meuse (figure 4), par la relation :

$$\mu_{\max} = Y_b \frac{dY_b}{dt}$$

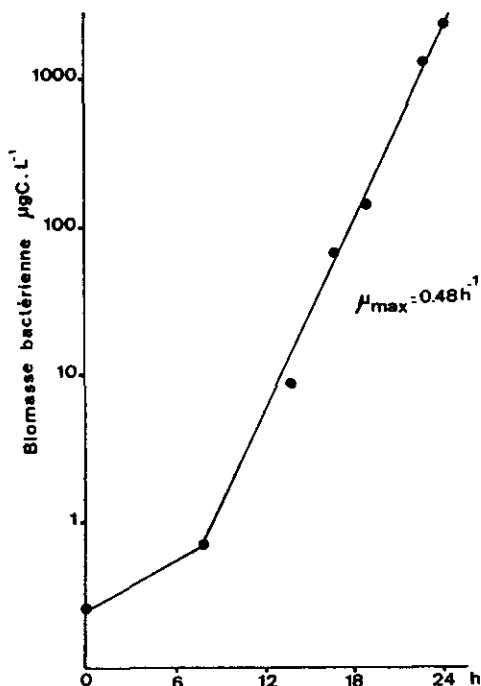


Figure 4. - Détermination du taux de croissance maximum d'une population bactérienne de la Meuse par suivi de l'accroissement de biomasse bactérienne dans un milieu enrichi en glucose (concentration finale 0,1 mM) et acides aminés (concentration finale 2 mM).

Figure 4. - Determination of the maximum growth rate of a bacterial population of the river Meuse by following the increase of bacterial biomass in a medium amended with glucose (final concentration 0.1 mM) and amino-acids (final concentration 2 mM).

La valeur trouvée expérimentalement pour  $\mu_{\max}$  est de  $0,48 \text{ h}^{-1}$  ; en tenant compte d'un rendement de croissance de 0,3 on trouve une valeur de vitesse maximale de prélèvement de l'ensemble des substrats directs à  $20^\circ \text{ C}$  de  $1,6 \text{ h}^{-1}$ .

La constante de demi-saturation de l'utilisation des substrats directs ( $K_s$ ) est un paramètre auquel le comportement d'ensemble de ce type de système est très peu sensible, il détermine seulement le niveau stationnaire de concentration en substrats directs. Une valeur de  $0,1 \text{ mg CL}^{-1}$  pour l'ensemble des substrats directs semble raisonnable (SERVAIS, 1986).

Les paramètres  $e_{1,max}$ ,  $KH_1$ ,  $e_{2,max}$ ,  $KH_2$  caractérisent véritablement la cinétique d'hydrolyse et donc d'utilisation de ces 2 classes de matière organique. Une valeur de  $KH$  des exoprotéases pour l'ensemble des protéines naturelles présentes dans l'eau de Meuse a été déterminée, grâce à une mesure de l'inhibition des protéines naturelles sur l'hydrolyse d'une protéine particulière (SERVAIS, 1986 ; BILLEN et SERVAIS, 1988). Une valeur  $KH = 0,25 \text{ mgCL}^{-1}$  a été obtenue. En l'absence d'autres déterminations de constance de demi-saturation de l'hydrolyse d'autres macromolécules, cette valeur sera utilisée comme  $KH$  de la classe de matière organique la plus rapidement biodégradable (classe d'utilisabilité 1).

Les valeurs de  $e_{1,max}$ ,  $e_{2,max}$  et  $KH_2$  ont pu être déduites des simulations mathématiques par le modèle *H3SB* d'expérience de biodégradation. Dans ces expériences, un échantillon d'eau est stérilisé par filtration sur  $0,2 \mu\text{m}$ , puis réensemencé par des bactéries du milieu, la biomasse bactérienne est ensuite suivie durant 15 à 20 jours. Une série d'expériences menées sur des eaux de rivières de diverses origines a montré que les valeurs de :

$$\begin{array}{ll} e_{1 \text{ max}} = 0,75 \text{ h}^{-1} & KH_1 = 0,25 \text{ mgCL}^{-1} \\ e_{2 \text{ max}} = 0,25 \text{ h}^{-1} & KH_2 = 2,5 \text{ mgCL}^{-1} \end{array}$$

permettent toujours de simuler correctement l'évolution de la biomasse bactérienne par le modèle *H3SB*. La figure 5 représente les résultats expérimentaux et la simulation d'une telle expérience réalisée sur de l'eau de Meuse.

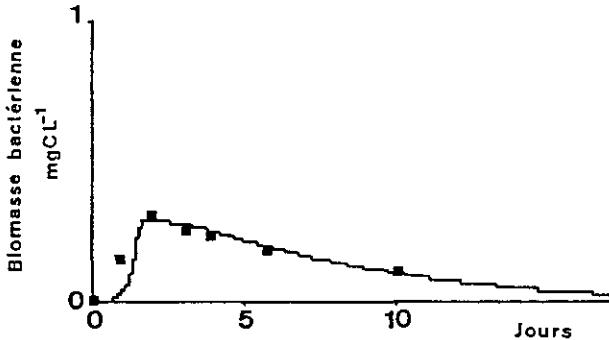


Figure 5. - Résultats expérimentaux (■) de l'évolution de la biomasse bactérienne dans une eau de Meuse filtrée sur  $0,2 \mu\text{m}$  et réensemencée. Simulation (-) par le modèle *H3SB* en tenant compte des paramètres suivants relatifs à l'hydrolyse exoenzymatique :

$$\begin{array}{ll} e_{1,max} = 0,75 \text{ h}^{-1} & KH_1 = 0,25 \text{ mgCL}^{-1} \\ e_{2,max} = 0,25 \text{ h}^{-1} & KH_2 = 2,5 \text{ mgCL}^{-1} \end{array}$$

Figure 5. - Experimental results (■) of the fluctuation of bacterial biomass in a river Meuse water sterilized by  $0.2 \mu\text{m}$  filtration and reinoculated. Simulation (-) with the *H3SB* model taking into account the next values for the parameters related to the exoenzymatic hydrolysis :

$$\begin{array}{ll} e_{1,max} = 0.75 \text{ h}^{-1} & KH_1 = 0.25 \text{ mgCL}^{-1} \\ e_{2,max} = 0.25 \text{ h}^{-1} & KH_2 = 2.5 \text{ mgCL}^{-1} \end{array}$$

## b) Paramètres relatifs aux apports de matière organique

La biomasse bactérienne dans les apports latéraux, Br, a été fixée à  $0,015 \text{ mgCL}^{-1}$  sur base de dénombrements effectués dans une série de petits affluents du bassin mosan ; la concentration en substrats directs dans les apports latéraux, Sr, influence peu le comportement global du système et a été fixée à  $0,01 \text{ mgCL}^{-1}$ .

Le taux de lyse phytoplanctonique est fixé à  $0,018 \text{ h}^{-1}$  à  $20^\circ \text{ C}$  sur base des valeurs de taux de disparition du phytoplancton aux périodes où le broutage par le zooplancton et la sédimentation sont négligeables (SERVAIS, 1986).

Les fractions de  $H_1$ ,  $H_2$  et  $H_3$  dans la matière organique d'origine phytoplanctonique ( $\epsilon_1$ ,  $\epsilon_2$  et  $\epsilon_3$ ) provenant des rejets ( $\beta_1$ ,  $\beta_2$  et  $\beta_3$ ) ont été fixées sur base des simulations mathématiques par le modèle H3SB d'expériences de biodégradation, effectuées respectivement sur un lysat de phytoplancton de Meuse et sur de l'eau prélevée à la sortie d'un collecteur d'égoût. La figure 6 présente la simulation d'une expérience de biodégradation sur lysat de phytoplancton (BILLEN et SERVAIS, 1988).

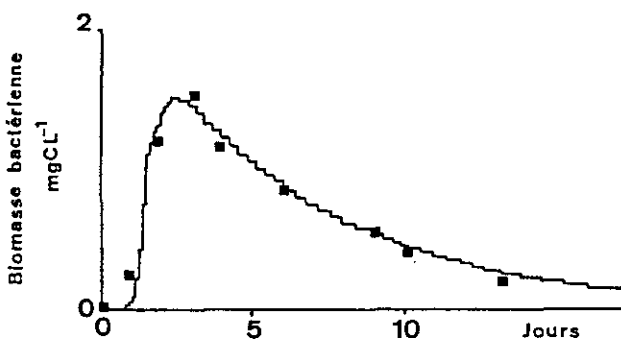


Figure 6. - Evolution de la biomasse bactérienne dans une expérience batch sur matériel phytoplanctonique dissous :

- (■) résultats expérimentaux
- (-) simulation par le modèle H3SB : concentration initiale en  $H_1$   $3,08 \text{ mgCL}^{-1}$ ,  $H_2 = 3,08 \text{ mgCL}^{-1}$ ,  $H_3 = 2,64 \text{ mgCL}^{-1}$  ( $\epsilon_1 = 0,35$ ,  $\epsilon_2 = 0,35$ ,  $\epsilon_3 = 0,3$ ).

Figure 6. - Fluctuation of bacterial biomass in a batch experiment performed with dissolved phytoplanktonic material :

- (■) experimental results
- (-) simulation with the H3SB model : initial concentration of  $H_1$   $3.08 \text{ mgCL}^{-1}$ ,  $H_2 = 3.08 \text{ mgCL}^{-1}$ ,  $H_3 = 2.64 \text{ mgCL}^{-1}$  ( $\epsilon_1 = 0.35$ ,  $\epsilon_2 = 0.35$ ,  $\epsilon_3 = 0.3$ ).

Les concentrations en  $H_1$ ,  $H_2$  et  $H_3$  de l'eau de lessivage ont été fixées sur base des simulations d'expériences de biodégradation réalisées sur des eaux de divers ruisseaux forestiers du bassin mosan dont le contenu en matière organique résulte des interactions eau-sol.



L'ensemble des valeurs des paramètres impliqués dans ce modèle de dégradation de la matière organique appliqué au cas d'une rivière et déterminé de manière expérimentale est repris au tableau 1. Pour certains paramètres, il est nécessaire de moduler leurs valeurs, déterminées à 20 °C, en fonction de la température du milieu. Ceux-ci sont donc à multiplier par une fonction de température FT dont la forme est la suivante :

$$FT = Q_{10} \left( \frac{T - 20}{10} \right)$$

où T est la température du milieu.

Cette loi exponentielle avec une valeur de  $Q_{10}$  égale à 2 a été utilisée dans ce travail sur base de résultats expérimentaux de l'effet de la température sur différents processus bactériens tels que la production et la mortalité (SERVAIS, 1986).

Tableau 1. - Valeurs numériques des paramètres impliqués dans le modèle de dégradation de la matière organique en rivière.

Table 1. - Values of the parameters related to the model of organic matter degradation in river.

Paramètres relatifs au modèle H3SB	Paramètres relatifs aux apports de matière organique
$e_1 \text{ max} = 0,75 \cdot FT \text{ (h}^{-1}\text{)}$	$B_x = 0,015 \text{ (mgCL}^{-1}\text{)}$
$e_2 \text{ max} = 0,25 \cdot FT \text{ (h}^{-1}\text{)}$	$S_r = 0,010 \text{ (mgCL}^{-1}\text{)}$
	$k_1 = 0,018 \cdot FT \text{ (h}^{-1}\text{)}$
$K_{H_1} = 0,25 \text{ (mgCL}^{-1}\text{)}$	$\epsilon_1 = 0,35$
$K_{H_2} = 2,5 \text{ (mgCL}^{-1}\text{)}$	$\epsilon_2 = 0,35$
$Y = 0,3$	$\epsilon_3 = 0,30$
$b_{\text{max}} = 1,6 \cdot FT \text{ (h}^{-1}\text{)}$	$\beta_1 = 0,32$
$K_S = 0,1 \text{ (mgCL}^{-1}\text{)}$	$\beta_2 = 0,13$
$k_d = 0,02 \cdot FT \text{ (h}^{-1}\text{)}$	$\beta_3 = 0,55$
	$L_1 = 0,23 \text{ (mgCL}^{-1}\text{)}$
	$L_2 = 0,045 \text{ (mgCL}^{-1}\text{)}$
	$L_3 = 2,4 \text{ (mgCL}^{-1}\text{)}$

### 3 - APPLICATION DU MODÈLE À LA MEUSE BELGE

Le modèle que nous venons de décrire dans ses principes a été utilisé pour calculer numériquement l'évolution saisonnière de la biomasse et de l'activité bactérienne dans le tronçon étudié de la Meuse Belge.

Pratiquement, le modèle calcule par pas de 0,1 heure les variations de B, S, H<sub>1</sub>, H<sub>2</sub> et H<sub>3</sub>, grâce aux équations (7), (8), (12), (13), (14), à partir de valeurs initiales de ces variables fixées sur base des observations.

Les valeurs numériques des paramètres intervenant dans les équations ont été, soit déterminées expérimentalement, soit déduites des simulations par le modèle H3SB des expériences de biodégradation. Aucun ajustement de paramètres n'est donc à effectuer sur les résultats expérimentaux que l'on cherche à modéliser.

Cinq données d'entrées sont nécessaires à la résolution du calcul.

- . La valeur de la densité linéique de rejet (10). Sur base des densités de population, les rejets industriels pouvant être négligés dans cette région, elle a été fixée à 0,5 gC par mètre de rivière et par heure.
- . La concentration en chlorophylle *a* (CHLORO) qui permet le calcul de la biomasse phytoplanctonique (C) par la relation :

$$C \text{ (mgCL}^{-1}\text{)} = 0,035 \cdot \text{CHLORO (}\mu\text{gChl.a L}^{-1}\text{)} \text{ (DESCY } et \text{ al., 1987).}$$

- . La température qui permet le calcul de la valeur de la fonction FT.
- . La section mouillée (A) produit de la largeur (considérée constante au cours de l'année) et de la hauteur (légèrement variable).
- . Le taux de dilution  $\frac{1}{A} \frac{\partial Q}{\partial x}$  calculé à partir de l'évolution longitudinale du débit de la rivière.

La valeur de la densité linéique de rejet (10) est considérée comme constante au cours de l'année. Les valeurs des quatre dernières données sont introduites, sur base des mesures (chlorophylle, température) ou de calculs simples (section mouillée, taux de dilution), dans le modèle década par década. Une valeur identique est donc conservée pour le calcul durant 10 jours.

Les évolutions saisonnières de la biomasse et la production bactérienne ont été calculées pour 1983 et 1984 ; les figures 7 à 10 représentent les résultats de ces calculs ; sur ces figures sont également portés les résultats expérimentaux. Notons que ces résultats expérimentaux sont des résultats ponctuels, alors que les simulations résultent d'un calcul où les données d'entrée sont moyennées sur 10 jours.

En 1983, les simulations ont été interrompues à la mi-septembre, en raison de la mise en chômage (ouverture de l'ensemble des barrages) de la Meuse pendant un mois, ce qui modifie complètement les conditions hydrodynamiques durant cette période. La production bactérienne calculée simule correctement le niveau hivernal ainsi que le début et la fin de la période d'intense activité bactérienne. Le maximum atteint est légèrement sous-estimé par le calcul.

Pour la simulation de l'évolution de la production bactérienne en 1984, les niveaux hivernaux sont correctement simulés, ainsi que les valeurs estivales. Le modèle prévoit un démarrage un peu précoce. Pour la biomasse bactérienne, l'accord est nettement moins bon tout au moins durant la période estivale.

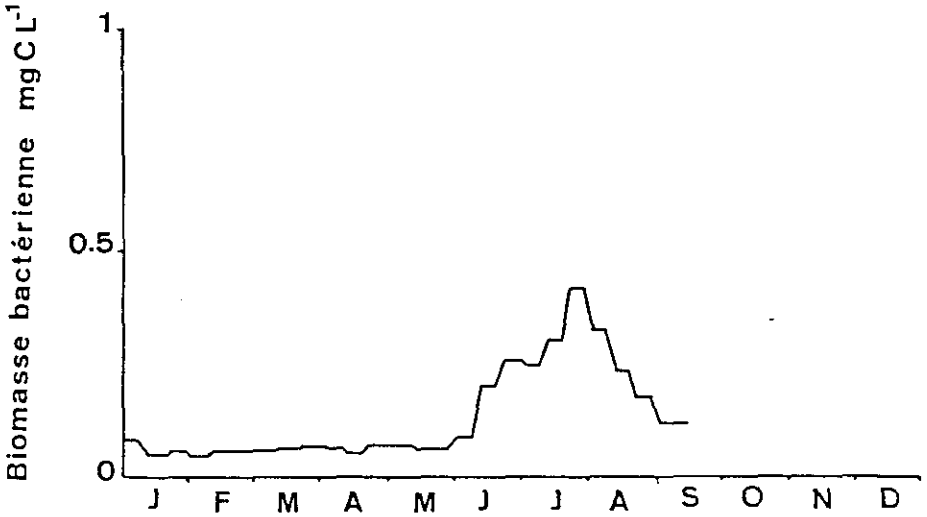


Figure 7. - Simulation de la biomasse bactérienne par le modèle en 1983.

Figure 7. - Simulation of bacterial biomass with the model in 1983.

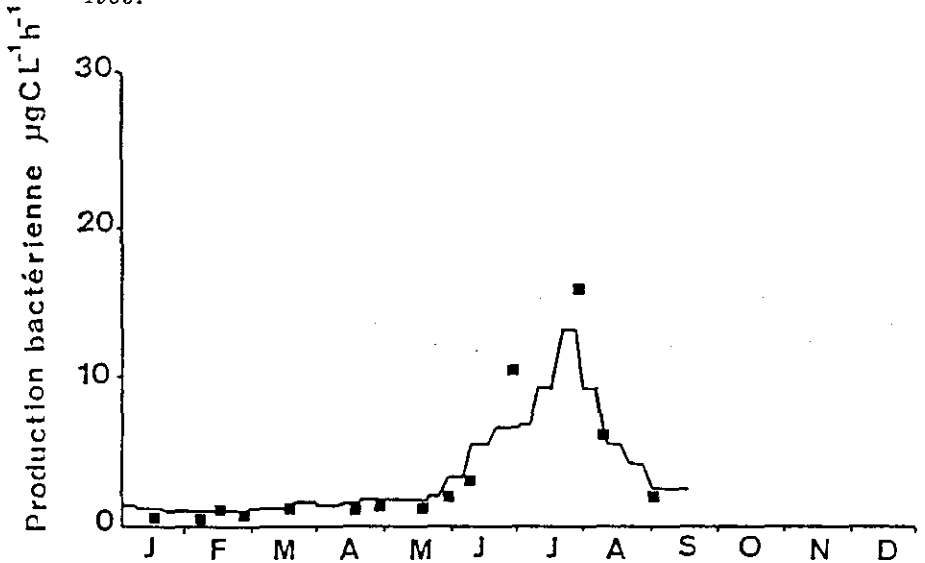


Figure 8. - Simulation de la production bactérienne par le modèle en 1983 (■ représentent les résultats expérimentaux).

Figure 8. - Simulation of bacterial production with the model in 1983 (■ represent the experimental data).

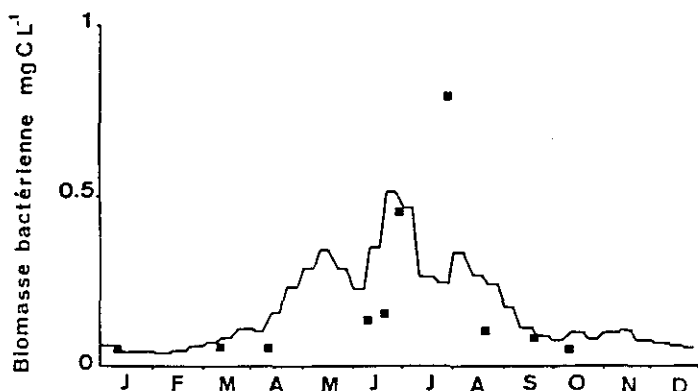


Figure 9. - Simulation de la biomasse bactérienne par le modèle en 1984 (■ représentent les résultats expérimentaux).

Figure 9. - Simulation of the bacterial biomass with the model in 1984 (■ represent the experimental data).

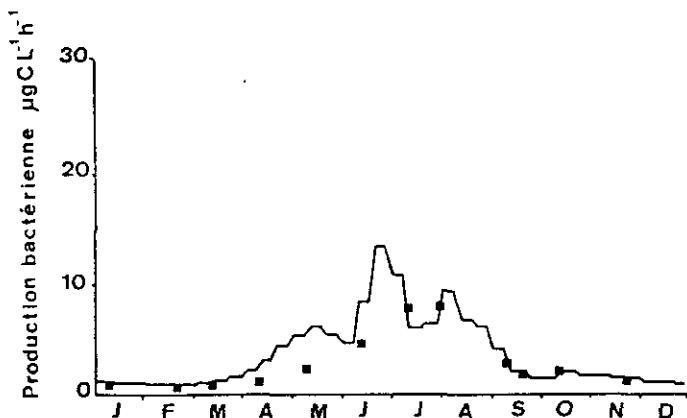


Figure 10. - Simulation de la production bactérienne par le modèle en 1984 (■ représentent les résultats expérimentaux).

Figure 10. - Simulation of bacterial production with the model in 1984 (■ represent the experimental data).

Suite à l'analyse de ces figures, il apparaît qu'un bon accord est obtenu entre les valeurs calculées et mesurées de production bactérienne, accord qui semble moins bon pour la biomasse bactérienne. Le modèle permet donc, à partir d'un minimum d'observations (chlorophylle  $a$  et température), ainsi qu'un minimum de connaissance sur le fonctionnement hydrodynamique de la rivière (taux de dilution) et sur les apports de matières organiques, de simuler les grands traits de la dynamique du bactérioplancton dans la rivière.

---

#### 4 - CONCLUSION

---

Sur base de l'analyse des cinétiques des différentes étapes de la dégradation bactérienne de la matière organique, un modèle de l'activité des bactéries hétérotrophes planctoniques a pu être construit. Ce modèle a servi de base à un modèle du bactérioplancton en rivière qui, bien qu'extrêmement simplifié du point de vue hydrodynamique, permet de simuler les évolutions saisonnières de la biomasse et de l'activité bactérienne en Meuse. Il est important d'insister sur le fait que, si les valeurs de certains paramètres ont été obtenues par simulation, elles l'ont été sur des expériences de biodégradation tout à fait indépendantes des évolutions saisonnières. Aucun ajustement de paramètres n'a donc été effectué sur les données à simuler, afin d'améliorer la modélisation.

Ce type de modèle bactérioplancton pourra dans la suite être utilisé dans l'élaboration de modèles complets de l'écosystème permettant de prévoir l'effet de différentes perturbations sur la qualité des eaux, et ainsi permettre une gestion rationnelle de l'écosystème.

---

#### REMERCIEMENTS

---

L'auteur remercie le Dr. G. BILLEN pour ses conseils lors de la rédaction de cet article.

---

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

---

- BILLEN G., DESCY J.P., EVERBECQ E., SERVAIS P., SMITZ J. (1985). Etude écologique de la Haute-Meuse et modélisation du fonctionnement de l'écosystème aquatique, évaluation de l'impact écologique des centrales nucléaires de Chooz. Rapport pour le Ministère de la Région Wallonne pour l'Eau, l'Environnement et la Vie Rurale. 250 p.
- BILLEN G., JOIRIS C., WIJNANT J., GILLAIN G. (1980). Concentration and microbial utilization of small organic molecules in the Scheldt estuary, the Belgian coastal zone of the North Sea and the English Channel. *Estuar. and Coast. Mar. Sci.*, 11, 279-294.
- BILLEN G., SERVAIS P. (1988). Modélisation des processus de dégradation bactérienne de la matière organique en milieu aquatique. In : Bianchi ed., *Microorganismes dans les écosystèmes océaniques*. Masson, pp. 219-245.
- DESCY J.P., SERVAIS P., SMITZ J., BILLEN G., EVERBECQ R. (1987). Phytoplankton biomass and production in the river Meuse (Belgium). *Wat. Res.*, 21, 1557-1566.
- FUHRMAN J.A., AZAM F. (1980). Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia Antarctica and California. *Appl. Environ. Microbiol.*, 39 : 1085-1095.
- FUHRMAN J.A., AZAM F. (1982). Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton evaluation in marine surface waters : evaluation and field results. *Mar. Biol.*, 66 : 109-120.
- HOBBIE J.E., DALEY R.J., JASPER S. (1977). Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 33 : 1225-1228.

- NIHOUL J., RONDAY F., SMITZ J., BILLEN G. (1979). Hydrodynamic and water quality model of the Scheldt Estuary. In : *Marsh Estuarine systems simulation*. Univ. of South Carolina Press.
- ROGERS H.J. (1961). The dissimilation of high molecular weight organic substances. In : I.C. Gunsalus and R.Y. Stanier (eds). *The Bacteria Vol II*. Academic Press, New-York, 261-318.
- SERVAIS P. (1986). *Etude de la dégradation de la matière organique par les bactéries hétérotrophes en rivière. Développement d'une démarche méthodologique et application à la Meuse belge*. Université Libre de Bruxelles. Faculté des Sciences. Thesis, 271 p.
- SERVAIS P. (1988). Bacterioplanktonic biomass and production in the river Meuse (Belgium). *Hydrobiologia*, 174 : 99-110.
- SERVAIS P., BILLEN G., VIVES-REGO J. (1985). Rate of bacterial mortality in aquatic environments. *Appl. Environ. Microbiol.*, 49 : 1448-1455.
- SERVAIS P., BILLEN G., HASCOET M.C. (1987). Determination of the biodegradable fraction of dissolved organic matter in coasters. *Nat. Res.*, 21 : 445-450.
- STREETER H.W., PHELPS E.B.. Study of the pollution and natural purification of the Ohio River. III. Factors concerned in the phenomena of oxidation and reaeration. *Bull. U.S. Pub. Health Serv.* n° 146, 1925.
- SOMVILLE M. (1984). Measurement and study of substrate specificity of exoglucosidase activity in eutrophic water. *Appl. Environ. Microbiol.*, 48 : 1181-1185.
- SOMVILLE M., BILLEN G. (1983). A method for determining exoproteolytic activity in natural waters. *Limnol. Oceanogr.*, 28 : 190-193.
- VOLLENWEIDER R.A. (1974). A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. *I.B.P. Handbook 12* (2nd edition). Blackwell, Oxford.
- WILLIAMS P.J. (1970). LeB. Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. I. Size distribution and relationship between respiration and incorporation of growth substances. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 50 : 859-870.
- WILLIAMS P.J. LeB. The validity of the application of simple kinetic analysis to heterogenous microbial populations. *Limnol. Oceanogr.*, 1973. 18 : 159-164.
- WRIGHT R.J., HOBBS J.E. (1966). Use of the glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. *Ecology*, 47 : 447-453.