

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES DES ORGANISMES ET ÉCOLOGIE

Limnologie, phytoplancton et production primaire du lac San Jacinto, Bolivie

San Martin Suarez, Ivan

Award date:
2007

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.



**FACULTÉS UNIVERSITAIRES NOTRE-DAME DE LA PAIX
NAMUR**

Faculté des Sciences

**LIMNOLOGIE, PHYTOPLANCTON ET PRODUCTION PRIMAIRE DU LAC SAN JACINTO,
BOLIVIE**

**Mémoire présenté pour l'obtention du grade de
licencié en Sciences biologiques**

San Martin Suarez Ivan

Août 2007

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix
FACULTE DES SCIENCES
Secrétariat du Département de Biologie
Rue de Bruxelles 61 - 5000 NAMUR
Téléphone : + 32(0)81.72.44.18 - Téléfax: + 32(0)81.72.44.20
E-mail: joelle.jonet@fundp.ac.be - <http://www.fundp.ac.be/fundp.html>

**LIMNOLOGIE, PHYTOPLANCTON ET PRODUCTION PRIMAIRE DU LAC SAN JACINTO,
BOLIVIE**

San Martin Suarez Ivan

Résumé

Ce mémoire a permis d'établir une caractérisation de base du Lac de San Jacinto, Province de Tarija (Bolivie). Des échantillonnages hebdomadaires pendant la période de 13/02/07 au 18/06/07 ont montré deux structures très différentes de la colonne d'eau au niveau des paramètres physico-chimiques et de la biomasse algale, correspondant aux conditions contrastées de saison de pluies et de saison sèche. Une tendance à la stratification pour les différents paramètres est observable durant la saison de pluies ; elle s'atténue durant la saison sèche où il y a uniformisation de toute la colonne d'eau. Les concentrations de nutriments sont faibles et plus ou moins constantes pour les deux saisons, à l'exception du phosphore dissous qui est toujours proche de la limite de détection ($5\mu\text{g P.L}^{-1}$) en saison sèche. Tant le phosphore que l'azote sont limitants pour la croissance de biomasse algale dans le lac avec une limitation plus importante par le phosphore. La très faible transparence de l'eau et la faible disponibilité en nutriments, combinée à la stratification, détermine une composition particulière du phytoplancton, dominé par des dinoflagellés (*Peridinium* sp) probablement mixotrophes. En fonction de la chlorophylle a, des teneurs en nutriments et de l'assemblage phytoplanctonique, le lac San Jacinto peut être considéré comme méso-trophe. Cette étude confirme que le principal problème du lac est sa forte turbidité, dues à des matières en suspension argileuses, qui jouent un rôle majeur en absorbant la lumière et en adsorbant le phosphore. Ces conditions limitent fortement la production planctonique, en même temps que la durée d'exploitation du barrage. Elles résultent de graves problèmes de déforestation systématique et d'érosion des bassins versants alimentant le lac. Les autorités locales sont donc confrontées à un problème d'exploitation durable des ressources aquatiques, qui implique de gérer de façon intégrée l'utilisation des sols dans l'ensemble du bassin versant

Mémoire de licence en Sciences Biologiques

Août 2007

Promoteur : Pr. J-P Descy

En passant en revue toutes ces années qui ont mené à l'aboutissement de ce travail, je me rends compte que celles-ci n'auraient pu être aussi enrichissantes sans la contribution d'un grand nombre de personnes. Je me dois donc de les remercier.

Je voudrais tout d'abord remercier le Pr. Jean-Pierre Descy pour m'avoir accueilli au sein de son unité de recherche, pour sa disponibilité et pour la chance qu'il m'a donné de découvrir une petite partie du continent sud américain.

Mes remerciements iront ensuite, à Hugo, pour son soutien tout au long de ce mémoire et sa patience avec mes questions et mon français écrit

Merci à François Laviolette pour son accueil à Tarija, pour être un ami dans un pays étranger, pour ses bons conseils et pour avoir toujours des solutions aux multiples problèmes que nous avons en lors de notre travail en Bolivie.

Merci à Bruno pour m'avoir montré et aide dans le traitement des échantillons en Belgique.

Merci à tout le personnel de COSAALT (Leticia, Edith, Miguel, Enrique et Norberto) et de *la piscigranja* en particulièrement à Deimar Fernandez et Jose pour son soutien lors du travail de laboratoire et de terrain.

Un merci tout spécial à Mayer, Miriam sa femme et Jose, son fils, pour être une famille en Bolivie et pour les très bons plats qu'ils m'apportaient au labo, quand j'y restais de nombreuses heures sans manger.

Merci à Mélanie et Sophie pour m'avoir soutenu dans ces moments difficiles et pour avoir corrigé mon français écrit.

Je remercie la FUCID pour son soutien financier, qui a permis avec son mini-projet la élaboration de ces recherches.

Et merci à ma maman pour avoir cru en mes rêves.

Et merci à tous les gens qui ont rendu ces expériences inoubliables.

Encore merci à tous...

TABLE DE MATIÈRES:

1. INTRODUCTION

1.1. CONTEXTE ET OBJECTIFS.....	1
1.2. CARACTÉRISTIQUES DE BASE QUI DETERMINENT LE FONCTIONNEMENT DES LACS.....	1
1.2.1. Lumière dans l'eau	2
1.2.2. Température de l'eau	5
1.2.3. Nutriments.....	7
1.2.3.1. L'azote.....	8
1.2.3.2. Le Phosphore.....	9
1.2.4. Relations des nutriments avec les populations de phytoplancton.....	9
1.2.5. Recyclage des nutriment.....	11
1.2.6. Oxygène dissous dans l'eau.....	12
1.3. GENERALITES SUR LE PHYTOPLANCTON.....	13
1.4. CARACTERISTIQUES GENERALES DES LES LACS DE BARRAGE	16
1.5. LE LAC SAN JACINTO.....	18

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. SITES DE PRÉLÈVEMENT.....	21
2.2. MESURES RÉALISÉES.....	22
2.2.1. Transparence de l'eau.....	22
2.2.2. Profils physiques limnologiques.....	23
2.2.3. Dosage des nutriments dissous.....	24
2.2.3.1. Dosage de L'azote.....	24
2.2.3.2. Dosage des orthophosphates.....	25
2.2.3.3. Dosage du phosphore total.....	25
2.2.4. Dosage de la composition élémentaire.....	25
2.2.4.1. Mesure du carbone et de l'azote particulaires.....	25
2.2.4.2. Mesure du phosphore particulaire.....	26
2.2.5. Dosage du pigments.....	26
2.2.6. Quantification de la biomasse des différentes classes Phytoplanctonique.....	26
2.2.7. Mesure de la production Primaire	28
2.2.8. Prélèvement des échantillons de phytoplancton.....	28

3. RESULTATS ET DISCUSSION

3.1. CARACTERISTIQUES CLIMATOLOGIQUES	30
3.2. CARACTERISTIQUES PHYSIQUES ET CHIMIQUES.....	31
3.2.1. Lumière et transparence de l'eau.....	31
3.2.2. Température de l'eau.....	33
3.2.3. Oxygène dissous dans l'eau.....	35
3.2.4. Conductivité de l'eau.....	36
3.2.5. Nutriments dans l'eau.....	37
3.2.6. pH de l'eau.....	41
3.3. BIOMASSE ET COMPOSITION DU PHYTOPLANCTON.....	43
3.4. RAPPORTS ELEMENTAIRES DANS LE SESTON.....	50
3.5. PRODUCTION PRIMAIRE.....	52

4. CONCLUSIONS ET PRESPECTIVES.....

54

5. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....

56

1. INTRODUCTION

1.1 CONTEXTE ET OBJECTIFS

La limnologie est une science relativement récente qui a vu le jour vers 1870 et qui étudie l'écologie des eaux douces et épicontinentales. Depuis ses origines et jusqu'à aujourd'hui l'évolution de cette science a été largement influencée par les scientifiques européens (comme Naumann et Thienemann) et nord-américains (comme Birge et Juday). En conséquence, les lacs les plus étudiés sont les lacs européens et nord américains. Mais comme ce sont des lacs de régions tempérées, l'écologie lacustre universelle reste incomplète car les zones tropicales présentent une biologie aquatique différente, avec des nombreux groupes qui sont absents des zones tempérées (Margalef 1983). En partant de ce constat, des scientifiques Européens ont pris l'initiative d'étudier les lacs des régions tropicales comme l'est asiatique (Inde) ou de l'Afrique où il existe de lacs profonds, relativement anciens qui sont uniques grâce à leur grande variété d'espèces de poissons, fruit d'une évolution divergente accélérée.

Comme conséquence de ces facteurs historiques, il existe des nombreuses études et publications sur les lacs et les rivières européens et nord américains, en contraste avec le nombre réduit d'études en zones intertropicales.

Ce mémoire s'inscrit dans le cadre du mini projet FUCID « *Productivité, gestion et exploitation du lac San Jacinto, Bolivie* ». L'objectif principal du projet est d'étudier le lac San Jacinto au niveau limnologique, d'initier la formation en limnologie de ressources humaines dans cette région grâce à la coopération avec des spécialistes du Laboratoire Ecologique d'Eaux Douces (LEED) – Unité de Recherche Biologique des Organismes (URBO). Ce projet serait un prélude à l'établissement d'un programme de gestion des ressources aquatiques de la région dans le cadre d'un développement économique durable.

En bref, l'objectif du mémoire consiste en rassembler une première série de données sur les caractéristiques limnologiques, physiques et chimiques de base et sur les communautés phytoplanctoniques, qui permettront d'évaluer le fonctionnement écologique du lac de barrage San Jacinto.

1.2 CARACTÉRISTIQUES DE BASE QUI DÉTERMINENT LE FONCTIONNEMENT DES LACS

Le fonctionnement d'un écosystème aquatique est très complexe : de nombreux paramètres et compartiments s'intègrent et se mettent en rapport de forme directe et indirecte, et de façon uni- et bidirectionnelle. Pour comprendre de systèmes aussi complexes il est indispensable de simplifier, tout au moins initialement, ces systèmes à leur fonctionnement de base et puis, de plus en plus, intégrer les différents compartiments et paramètres qui affectent et participent à son fonctionnement (Margalef 1983).

Dans les lacs, le compartiment de départ correspond aux producteurs primaires, qui déterminent les autres compartiments et fonctionnement global du système. C'est-à-dire que dans un système lacustre, le phytoplancton et les caractéristiques physico-

chimiques qui déterminent ses conditions de vie constituent le compartiment situé à la base de la pyramide trophique. Les caractéristiques physiques et chimiques de base qui déterminent les conditions de vie du phytoplancton et du lac sont la lumière, la température, les nutriments disponibles et l'oxygène dissous (conséquence de l'activité métabolique du phytoplancton).

1.2.1 Lumière dans l'eau

L'énergie solaire contrôle le métabolisme des lacs dans le sens où elle est utilisée par les organismes autotrophes comme le phytoplancton pour réaliser la photosynthèse et transforme l'énergie lumineuse en énergie chimique potentiel. Les produits de photosynthèse sont des substances organiques avec un haut potentiel de réduction comme le glucose. La capacité des organismes autotrophes de transformer l'énergie solaire en énergie chimique est essentielle pour la productivité d'un système lacustre.

L'énergie solaire pénétrant dans l'eau subit différents processus physiques d'absorption, dissipation en forme de chaleur, réflexion et dispersion. Ces phénomènes ont des effets non négligeables sur la structure thermique, la stratification de la masse d'eau et le régime de circulation de l'eau.

Il existe d'autres facteurs qui exercent un contrôle important sur le milieu comme les cycles des nutriments, distribution des biocénoses et des gaz dissous, ou les adaptations comportementales des organismes. Cependant, les propriétés optiques des lacs sont fondamentales dans la sélection et comportement des organismes aquatiques.

Le rendement de transformation de cette énergie solaire en énergie chimique est loin d'un rendement de 100%, notamment du fait que cette énergie est en grande partie perdue sous forme de chaleur.

C'est pourquoi le rendement métabolique d'un lac dépend de la quantité de lumière qui arrive à la surface de l'eau et de la quantité de lumière qui est utilisable par les organismes autotrophes. La quantité d'énergie solaire qui arrive à la surface de l'eau est déterminée par la constante solaire (quantité d'énergie solaire incidente par unité de temps). Cette constante, varie en fonction de l'angle d'incidence du rayonnement solaire, lequel varie en fonction de la latitude et de la saison. Ainsi, dans les zones équatoriales, les rayons de soleil ont une incidence pratiquement perpendiculaire toute l'année. L'apport d'énergie dans le lac est presque constant, et sa productivité élevée. Par contre, dans les zones tempérées et polaires, l'angle d'incidence des rayons solaires et la photopériode varient beaucoup au cours d'un cycle annuel, et la productivité primaire dans des lacs tempérés du monde est plus variable (Wezel, 1983).

En résumé, la quantité et composition spectrale de radiation solaire directe reçue à la surface d'une masse d'eau varie significativement selon :

- La latitude ;
- La saison ;
- L'heure du jour ;
- L'altitude ;
- Les conditions météorologiques et la pollution de l'atmosphère.

De la lumière qui arrive à la surface d'eau, il y a un pourcentage qui est reflété et qui retourne dans l'atmosphère. Le pourcentage de lumière réfléchié dépend de la surface de réflexion. Plus cette surface de réflexion est importante, plus de lumière est reflétée ; et plus l'angle d'incidence des rayons du soleil est perpendiculaire, moindre est la réflexion à la surface de l'eau (Fig. 1.1). Les valeurs couramment utilisés de pourcentage de réflexion est entre 5% et 6 % en l'été, et 10% en l'hiver (Wetzel, 1983).

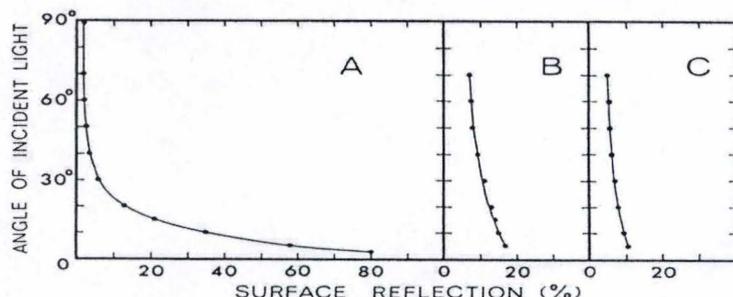


Fig. 1.1 A : sans nuages ; B : une nébulosité modérée ; C : beaucoup de nuages (d'après Wetzel, 1983)

La réflexion de la lumière se fait de façon sélective au niveau qualitatif: la lumière dans le partie rouge du spectre est reflétée de façon plus importante que la lumière de fréquences plus élevées, particulièrement à faibles angles d'incidence. On peut dire que la perte de lumière dans une colonne d'eau se fait pour un quart par réflexion et pour moitié par la dispersion (Wetzel,1983).

De l'énergie qui arrive dans l'eau, une portion est absorbée par l'eau et les matières en suspension (MES), et une parte significative est dispersée. La dispersion est un phénomène qui résulte de la déflexion des quantas par les composants moléculaires dissous dans l'eau, et par les MES. Ce phénomène de dispersion suppose une grande perte d'énergie lumineuse dans les masses d'eau. La quantité d'énergie dispersée dans un volume d'eau peut varier selon différents facteurs :

- La quantité de matière particulaire en suspension et ses propriétés optiques (des particules d'origine volcanique et la silice dispersent moins la lumière que les MES moins transparentes).
- La dispersion de la lumière peut changer significativement avec la profondeur, saison, et localisation du lac, en réponse aux variations de distribution de la matière particulaire. Quand la matière particulaire est concentrée dans une zone intermédiaire, avec des changements forts de densité (metalimnion, dans des lacs thermiquement stratifiés), les taux de sédimentation de particules réduits, la dispersion de la lumière peut augmenter. Des éventuels développements de populations planctoniques dans une strate bien précise peuvent avoir un effet similaire sur la dispersion de la lumière.
- La dispersion de la lumière peut augmenter de forme significative dans des endroits du lac où le vent induit la formation de vagues, lesquelles agitent et suspendent temporairement la matière particulaire provenant des dépôts du littoral.

- Dans les lacs amictiques et dimictiques, quand la circulation des eaux est complète, une partie significative des sédiments peuvent être suspendus et affecter les propriétés de dispersion de la lumière pendant une période de temps prolongée (quelques semaines).

- les apports par les adducteurs impliquent un flux variable de matière organique et inorganique, ce qui suppose une augmentation de la dispersion de la lumière de forme non uniforme.

La durée des modifications décrites plus haut peut être longue ou courte selon la composition et densité du matériel et les caractéristiques morphologiques du lac. Dans les eaux très claires, la dispersion prédominante est dans la zone bleue du spectre visible. Quand la quantité et la taille des MES augmente, les radiations de longueur d'onde plus élevée sont dispersées préférentiellement et il y a une absorption importante des hautes fréquences de lumière.

La quantité de lumière qui rentre dans l'eau dépend de la composition des MES. Le sable, les sédiments riches en CaCO_3 réfléchissent considérablement la lumière par rapport aux sédiments plus colorés de haut contenu organique (Wetzel 1983).

Les différents taux d'atténuation de la lumière dépendent aussi des coefficients d'extinction des différentes longueurs d'ondes et des caractéristiques d'absorption des différentes longueurs d'ondes (Fig.1.2).

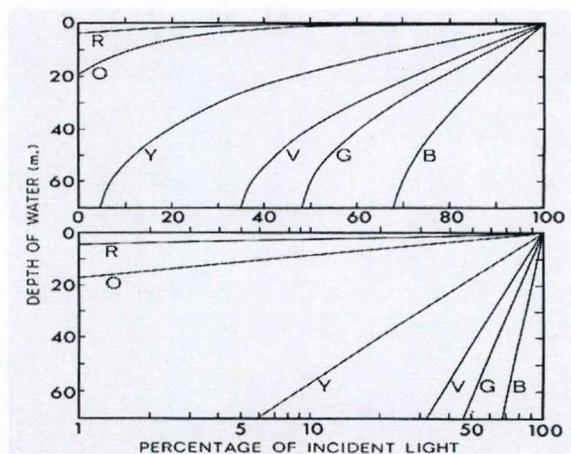


Fig. 1.2 Transmission de la lumière dans l'eau distillée à 6 longueurs d'onde (R-720, O-620, Y-560, G-510, B-460, V-390 nm). Le pourcentage de lumière incidente restant après passage au travers des profondeurs indiquées est exprimé selon une échelle linéaire (en haut) ou logarithmique (en bas). (Wetzel 1983, after Clark 1939)

De toute la lumière dispersée, 80 à 90% retourne à la surface de l'eau et elle est perdue dans l'atmosphère (Wetzel 1983).

Les mécanismes expliqués antérieurement et l'absorption (dissipation de l'énergie lumineuse sous forme de chaleur) sont des mécanismes qui contribuent à la diminution de la lumière avec la profondeur. L'ensemble de ces phénomènes c'est ce qu'on appelle l'atténuation de la lumière. Cette atténuation est exprimée par un coefficient d'atténuation de la lumière qui peut être mesuré avec un quanta mètre

(Licor) ou calculé à partir d'une mesure de transparence avec un disque de Secchi (voir matériel et méthodes).

En plus des phénomènes d'atténuation de la lumière dans la colonne d'eau, il faut rappeler le fait que toutes les longueurs d'ondes ne sont pas utilisées par les producteurs primaires. Uniquement la radiation qui est comprise dans les longueurs d'ondes entre 400 nm et 700 nm est utilisée, c'est la radiation photosynthétiquement active de (PAR). Environ une moitié de la radiation qui rentre dans l'eau est dans les longueurs d'ondes PAR et l'autre moitié correspond aux ondes infrarouges (transport de chaleur) et aux U.V. (qui provoquent la photolyse de matière organique dissoute).

On peut dire que la lumière dérivée des sources de dispersion et de réflexion ont une grande importance pour les organismes qui utilisent directement la lumière pour réaliser la photosynthèse ou qui utilisent indirectement la lumière dans ses réponses comportementales. La pénétration, plus ou moins profonde de la lumière détermine la zone euphotique (profondeur à laquelle on observe seulement 1% de la lumière incidente). La vie photo-autotrophe (comme le phytoplancton) est intimement liée à la profondeur de la zone euphotique, qui détermine finalement l'efficacité de transformation de l'énergie solaire en énergie chimique et donc, l'efficacité métabolique du lac.

1.2.2 Température de l'eau

On a vu que l'absorption de l'énergie solaire par l'eau est influencée par une série de conditions physiques, chimiques et biotiques propres à la masse d'eau. Ces caractéristiques sont dynamiques et changent avec les saisons et au cours du temps géologique (pour des lacs plus anciens).

La quantité d'énergie lumineuse absorbée par une solution augmente exponentiellement avec la distance de parcours de la lumière dans la propre solution. A titre d'exemple, dans l'eau pure, une lumière de 750 nm de longueur d'onde est absorbée à 90% dans le premier mètre et seulement 1% arrive à 2 m. L'absorbance augmente en fonction de la concentration en matière organique dissoute. Comme une grande part de l'énergie solaire est de basse fréquence (surtout infrarouge, > 750nm) une grande partie lumineuse est dispersée sur forme de chaleur, et augmente la température de l'eau superficielle.

La haute chaleur spécifique de l'eau permet la dissipation de l'énergie lumineuse et l'accumulation de chaleur. Outre l'absorption de l'énergie solaire, le bilan thermique d'une masse d'eau est lié aux facteurs suivants:

- Échanges de chaleur direct (radiation) et latent (évaporation, par exemple)
- Forçage physiques du vent ;
- Courants et autres mouvements de l'eau ;
- Morphologie du bassin ;
- Pertes d'eau.

Dans la plupart des lacs, le réchauffement des eaux superficielles induit une stratification thermique. Cette stratification thermique est plus ou moins stable et a une

influence fondamentale sur les cycles physiques et chimiques d'un lac et déterminent également la production ainsi que les processus de décomposition.

Les différences de température de la surface de l'eau peuvent provoquer des courants de convection, mais ce phénomène est faible et insuffisant pour rompre une stratification. C'est surtout l'énergie mécanique du vent qui va contribuer aux phénomènes de mélange de la colonne d'eau.

Dans les régions tempérées, la stratification à long terme est un phénomène qui se produit durant les périodes chaudes de l'année. Durant ces périodes, le réchauffement de l'eau à la surface par action de la radiation solaire se fait de façon plus rapide que les pertes ou distribution de chaleur dans la colonne d'eau. Cela provoque une diminution de la densité des eaux de la surface et la résistance thermique au mélange augmente.

Quand un lac est stratifié on peut différencier 3 zones :

- **Epilimnion** : strate supérieure de densité plus faible, à température plus ou moins uniforme, avec une bonne circulation de l'eau et des particules et substances dissoutes qu'elle contient ;
- **Hypolimnion** : strate inférieure située en dessous de l'épilimnion, avec de l'eau plus dense et plus froide, et relativement peu perturbée ;
- **Metalimnion** : strate de transition avec des changements thermiques significatifs (thermocline) dans peu de mètres de profondeur. Cette strate est située entre l'épilimnion et l'hypolimnion.

La résistance de la densité de stratification thermique et chimique au mélange est une mesure de stabilité mécanique du lac. Cette stabilité par unité de surface peut être mesurée à partir de la quantité de travail ou d'énergie mécanique (ergs) nécessaire pour mélanger un volume d'eau jusqu'à qu'on obtienne une température uniforme. La

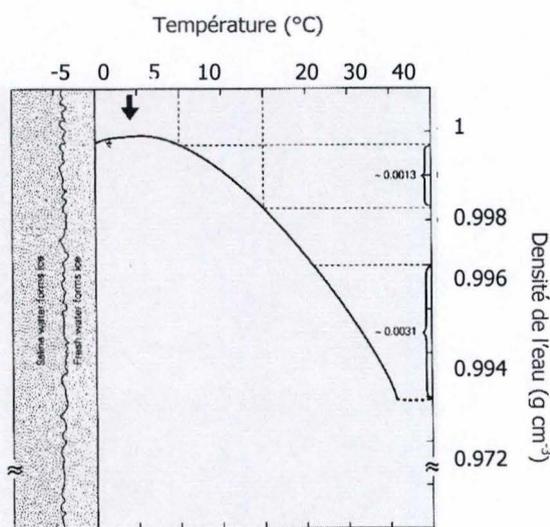


Fig. 1.3 Densité de l'eau en fonction de la température.

relation de la quantité de travail exercé par la force déstabilisatrice (vent par exemple) par unité de surface nécessaire pour mélanger un lac verticalement uniforme au niveau de sa densité (température) est directement proportionnel au volume et à la longueur du lac.

Le phénomène de stratification de la colonne d'eau est en relation avec la température sont dus à une caractéristique particulière de l'eau qui détermine que la densité maximale de l'eau (approximativement 1gr/cm³) a lieu à une température de 4°C, et à des températures supérieures cette densité diminue (fig.1.3). Cette caractéristique détermine que les gradients de

températures se forment plus facilement pour des températures plus élevées. Il en résulte que les lacs situés dans des zones climatiques plus chaudes se stratifient plus facilement (ex : lacs tropicaux).

On peut classifier les systèmes lacustres selon leur cycle annuel de stratification et/ou de mélange, qui sont déterminés par le climat (autrement dit par la latitude et l'altitude), ainsi que la caractéristiques morphologiques et chimiques. Les différents types de lacs sont classifiés selon leur régime de circulation de l'eau et se réfèrent uniquement aux lacs avec une profondeur suffisante pour former une strate hypolimnétique :

- **Amictique** : il n'y a pas de mélange d'eau significatif au long de l'année grâce à la couverture permanente par la glace et le mélange interne est faible.

- **Holomictique** : il y a un mélange vertical complet grâce à l'énergie du vent prédominant et aux courants de convection. Selon le nombre de fois par an qu'un mélange vertical complet a lieu, on classifie ces lacs de:

- Monomictique : un mélange par an
- Dimictique : deux mélanges par an
- Oligomictique : mélange irrégulier et rare
- Polymictique : plus de deux mélanges par an

- **Méromictique** : ces lacs sont stratifiés en permanence ou leur stratification est interrompue irrégulièrement. Cette stratification est souvent liée aux variations chimiques provoquées par les phénomènes chimiques comme la salinité.

Le cycle thermique annuel, dépendant des saisons, n'est pas le seul phénomène physique qui détermine la stratification de la colonne d'eau. Dans certaines régions, et en certaines conditions il existe également un cycle de stratification de durée plus courte, la stratification journalière ou atélomixie. Ce cycle est provoqué par des grandes différences de température durant le jour et la nuit. Ce phénomène peut avoir des répercussions sur les communautés planctoniques car une stratification s'installe pendant le jour et le refroidissement nocturne des eaux superficielles fait que cette eau coule à travers l'épilimnion provoquant une descente de la thermocline, affectant la distribution de nutriments (Barbosa & Padisák, 2002).

1.2.3 Nutriments

Le carbone, le phosphore et l'azote sont les constituants essentiels de la matière vivante. Ces éléments sont essentiels à la structure des cellules vivantes et à leur métabolisme. Habituellement, le phosphore est le nutriment le plus souvent limitant car il est souvent présent en quantité réduite dans des systèmes aquatiques peu perturbés. La limitation par l'azote est souvent temporaire, puisqu'il peut être capté de l'atmosphère par certains organismes (cyanobactéries à hétérocystes). Cette limitation en nutriments limite souvent la productivité du milieu. L'apport de ces nutriments dans un lac peut avoir deux sources principales :

- autochtones : les substances nutritives proviennent du recyclage de la matière organique par la reminéralisation (processus par lequel la matière organique provenant des différents organismes morts comme le phytoplancton est décomposée par les organismes hétérotrophes comme les bactéries); l'excrétion par le zooplancton herbivore peut également contribuer au recyclage des éléments nutritifs ;

- allochtones : matière provenant de sources extérieures au lac, via, par exemple, le lessivage des sols du bassin versant par les précipitations.

Selon la quantité en nutriments dans l'eau, les lacs se classent de la manière suivante :

- **Oligotrophes** : lacs avec peu de nutriments, faibles biomasses de phytoplancton, peu d'activité biologique, dominance des processus physiques. Dans l'épilimnion l'oxygène est proche de la saturation et il y a une faible production primaire. Dans l'hypolimnion, il y a peu de consommation, puisque il y a peu de matière organique particulaire en provenance de l'épilimnion ;

- **Eutrophes** : lacs avec une grande quantité de nutriments, supportant des fortes biomasses algales, une activité biologique forte, forte influence des processus biologiques. Dans l'épilimnion il y a une forte production primaire et l'oxygène est en sursaturation. Dans l'hypolimnion il y a un déficit en oxygène car il existe une forte consommation (biodégradation par les bactéries) lié à la forte quantité de matière organique particulières provenant de l'épilimnion.

- **Mésotrophes** : lacs possédant des caractéristiques intermédiaires (situées entre celles des lacs oligotrophes et celles des lacs eutrophes).

1.2.3.1 L'azote

Dans des systèmes lacustres, l'azote se trouve soit sous la forme inorganique (nitrates, nitrites, ammonium, ammoniac et diazote), lesquels sont utilisées par le phytoplancton et le reste des organismes autotrophes dans son métabolisme, et les formes organiques (azote organique dissous et azote organique particulaire) qui se trouvent sous forme de petites molécules azotées comme l'urée, les acides aminés, etc.

En règle générale, le phytoplancton assimile d'abord l'ammonium puis les nitrates. Néanmoins, cela dépend de l'espèce et de son adaptation au milieu. En effet, le processus d'assimilation peut être modifié.

Le cycle de l'azote est un processus biochimique complexe dans lequel l'azote est transformé en différentes formes chimiques par processus de fixation, assimilation et de réduction en nitrates à partir de l' N_2 (dénitrification). On peut dire que le cycle de l'azote dans les lacs est de nature microbienne : l'oxydation et réduction des substances azotées se fait presque exclusivement par des bactéries. Ces microorganismes sont étroitement liés à l'assimilation photosynthétique et en partie à l'utilisation des nutriments par les algues et les macrophytes. Le rôle des animaux dans le cycle de l'azote est très réduit, mais lors que les conditions de *grazing* sur les populations

bactériennes ou sur d'autres organismes qui transforment l'azote en formes assimilables par les organismes autotrophes sont propices, les taux de transformation d'azote et utilisation diminuent.

En général, les principales sources d'azote dans les lacs vient du recyclage des matières organiques par les bactéries hétérotrophes et des apports du bassin versant. Les apports atmosphériques sont souvent faibles. Un processus supplémentaire peut être important dans les milieux aquatiques oligotrophes : il s'agit de la fixation de l'azote moléculaire (N_2).

Les sources d'azote incluent :

- L'azote contenu dans les sédiments et les précipitations qui tombent directement dans les eaux de surface du lac ;
- La fixation d'azote atmosphérique par des organismes spécialisés ;
- Drainage d'azote terrestre du bassin versant et des eaux souterraines.

Pour les nitrates (gamme de concentration de $\mu\text{g L}^{-1}$ à quelques mg L^{-1}), deux processus d'apport dominant : les apports allochtones par lessivage des sols et la nitrification

Pour l'ammonium (gamme de concentration de quelques $\mu\text{g L}^{-1}$) : la dégradation de la matière organique (ammonification), les excréments des consommateurs et la fixation d' N_2 (bactéries et cyanobactéries diazotrophes)

Les pertes d'azote se produisent par :

- Flux de sortie depuis le bassin ;
- Réduction de NO_3^- et NO_2^- à N_2 durant le processus de dénitrification réalisé par bactéries en conditions anoxiques, qui fait que l'azote gazeux (N_2) résultant de cette dénitrification est perdu dans l'atmosphère ;
- Sédimentation de l'azote organique et inorganique.

1.2.3.2 Le phosphore

Nous trouvons le phosphore dans les écosystèmes aquatiques surtout sur deux formes :

- Formes inorganiques :

- P dissous ou SRP (*soluble reactive phosphorus*)
 - Orthophosphates : PO_4^{3-} , H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} (directement assimilables par les producteurs primaires) ;
 - Polyphosphates ;
- P inorganique particulaire : P colloïdal et P adsorbé sur des particules minérales (argiles, etc.).

- Formes organiques :

- Phosphore organique particulaire (phosphore associé aux matières organiques particulaires, vivantes et mortes) ;
- Phosphore organique dissous (petites molécules phosphorylées, hydrolysables).

Le phosphore total comprend les formes dissoutes et particulaires, ainsi que les formes organiques et inorganiques.

Les entrées de phosphore dans un écosystème lacustre sont, pour le phosphore dissous ou SRP (assimilable), la dégradation de la matière organique et l'hydrolyse des polyphosphates et du phosphore organique dissous (par des phosphatases) ; pour le phosphore particulaire, l'érosion des sols et le ruissellement des eaux des précipitations (non assimilable).

Les processus de perte de phosphore sont plus nombreux et sont dus à :

- La sédimentation du phosphore organique particulaire (POP) ;
- L'adsorption sur les MES minérales et sédimentation ;
- La formation de complexes insolubles avec le Calcium ou le Fer et sédimentation ;
- L'assimilation du SRP par les producteurs primaires et bactéries (POP et sédimentation).

1.2.4 Relations des nutriments avec les populations de phytoplancton

La limitation par la Si est différente de la limitation par le P ou le N, car la dynamique des nutriments est différente. L'N et le P sont excrétés par le zooplancton principalement sous la forme dissoute (ammonium et orthophosphates) qui sont biologiquement disponibles. Ils passent rapidement par les différents compartiments biologiques et par la phase dissoute. Le recyclage du P peut être grandement diminué lorsque le rapport C:P de la nourriture est supérieur au rapport C:P de la biomasse zooplanctonique (Sommer, 1989 ; Sterner, 1989).

Par contre, la sédimentation est le processus principal de perte des diatomées. Même si elles sont broutées (les espèces coloniales sont souvent relativement résistantes au *grazing*), les frustules sont convertis en débris particulaires, dont la plupart sont perdus par sédimentation avant d'être dissous très lentement. La récupération de Si dans l'épilimnion a lieu seulement par transport vertical ou par des apports allochtones. Les diatomées sont donc des espèces précoces de succession ou liées à des conditions de mélange vertical de la colonne d'eau important (Sommer, 1989).

Les *grazers* produisent un rapport Si:P bas car la Si n'est pas libérée sous une forme disponible au contraire du P. Les herbivores vont donc défavoriser la dominance compétitive des diatomées (Sterner, 1989).

Lorsque le zooplancton riche en P (tel que *Daphnia*) devient dominant, le rapport N:P des nutriments recyclés augmente. En présence de *Daphnia*, le P total dans la colonne d'eau diminue à cause d'une augmentation de la sédimentation du P. Contrairement au P, une diminution de l'azote particulaire en suspension est compensé par une augmentation de l'azote dissous (en particulier NH_4^+). Donc le rapport N:P total et dissous dans la colonne d'eau augmente avec la présence de *Daphnia*.

1.2.5 Recyclage des nutriments

Les nutriments libérés par le zooplancton ne sont pas toujours directement disponibles pour le phytoplancton. En cas d'excès de nourriture, les nutriments peuvent être non assimilés et éliminés ou bien être métabolisés et excrétés. Le résultat est totalement différent : les nutriments métabolisés par le zooplancton sont excrétés sous une forme directement disponible pour les autotrophes (NH_4^+ pour N et PO_4^{3-} pour P), alors que les nutriments non métabolisés sont toujours libérés sous une forme particulière et sédimentent (Darchambeau, 2003).

Le rapport N:P corporel du zooplancton (Fig. 6) détermine directement la quantité relative de nutriments limitants qui sera recyclée. La composition différente des taxa zooplanctoniques implique une demande relativement plus grande de P pour *Daphnia* et une demande plus élevée pour N chez les copépodes. Quand les assemblages de zooplancton sont dominés par des taxa ayant un faible rapport N:P du corps (tels que *Daphnia*), la croissance du phytoplancton sera plus probablement limitée par le P car NH_4^+ est recyclé de manière disproportionnée par *Daphnia*. Par contre les assemblages de zooplancton dominés par des animaux avec un rapport N : P du corps élevé (tels que les copépodes) relâchent de manière disproportionnée le P, en augmentant la limitation potentielle en N de la communauté algale : ce qui peut altérer la composition taxonomique du phytoplancton en favorisant d'autres taxa mieux adaptés. La composition élémentaire constante du zooplancton conduit à une limitation de la croissance des autotrophes par le nutriment le plus demandé par le consommateur. Un changement de dominance de *Daphnia* aux copépodes, résulte en un changement correspondant du nutriment limitant : de limité par P, on passe à limité par N lorsque les copépodes dominent (Darchambeau, 2003).

La composition relative en C, N et P des fèces produites par le zooplancton reflète les besoins moyens élémentaires de la communauté zooplanctonique. Quand la communauté est composée d'espèces de crustacés avec une demande du corps élevée en P, le rapport N : P des petites particules qui sédimentent augmente, indiquant une assimilation élevée du P par le zooplancton, et un enrichissement correspondant en N des fèces.

Les taxa avec une faible demande en N comme *Daphnia*, *Diaphanosoma* et *Bosmina* vont produire des fèces avec des rapports N : P élevés, ce qui conduit à un apport de N faible dans l'épilimnion. Il en résulte une limitation par N des algues à la place d'une limitation en P, ce qui favorisera ce zooplancton riche en P.

A l'inverse, les espèces de zooplancton avec une faible demande en P, comme beaucoup de copépodes herbivores, vont produire de fèces avec un rapport N : P bas ce qui conduit à un faible apport de P dans l'épilimnion, favorisant la limitation par P des algues plutôt que par N, ce qui favorisera les copépodes riches en N (Darchambeau, 2003).

1.2.6 Oxygène dissous dans l'eau

L'oxygène dissous est un des paramètres les plus importants dans les systèmes lacustres car il est essentiel pour les organismes aquatiques possédant un métabolisme aérobie. En effet, la solubilité et la dynamique de distribution de l'oxygène dans l'eau sont à la base de la compréhension de la distribution, du comportement et de la croissance des organismes aquatiques.

Les dynamiques de distribution d'oxygène dans les lacs sont déterminées par l'équilibre entre les entrées et les sorties d'oxygène provenant de l'atmosphère et de la photosynthèse ainsi que les pertes provoquées par les oxydations chimiques et biotiques. La distribution de l'oxygène est importante pour les besoins directs de beaucoup d'organismes, la solubilité et la disponibilité de beaucoup de nutriments et par conséquent pour la productivité de l'écosystème aquatique.

La solubilité de l'oxygène dans l'eau diminue au fur et à mesure que la température augmente. Elle diminue sous des pressions atmosphériques basses dues à l'altitude et augmente sous des pressions plus grandes dues au poids de l'eau dans les zones profondes des lacs. La diffusion de l'oxygène de l'atmosphère vers l'eau est un processus relativement lent qui requiert le mélange de l'eau pour que l'oxygène dissous soit redistribué sur la colonne d'eau à partir de l'atmosphère. La distribution subséquente d'oxygène dans l'eau des lacs ayant une stratification thermique est contrôlée par une combinaison des conditions de solubilité, de l'hydrodynamique, des apports d'oxygène à partir de la photosynthèse et des pertes d'oxygène suite aux oxydations chimiques et métaboliques (respiration des organismes autotrophes).

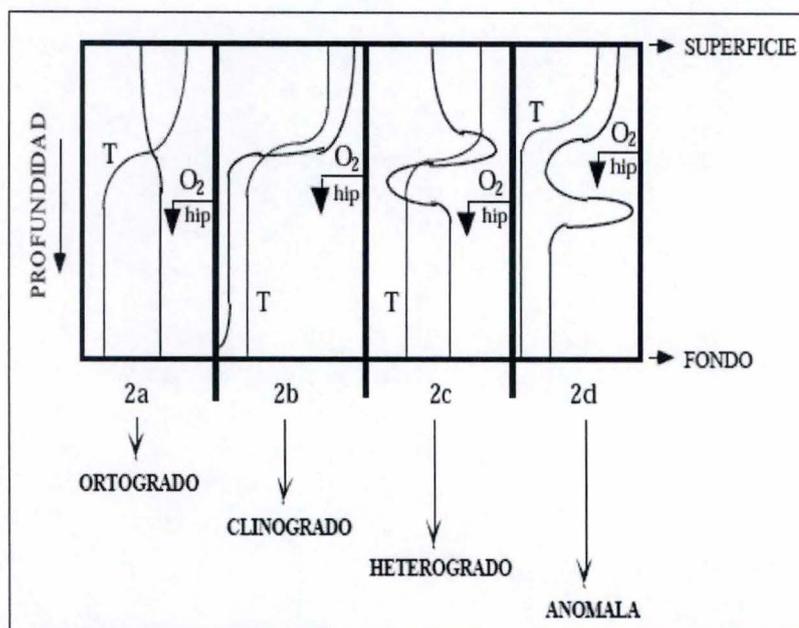
Il y a 4 types de profil de distribution de l'oxygène dissous (fig. 1.4) dans les eaux thermiquement stratifiées:

- **Orthograde** : distribution plus ou moins uniforme de l'oxygène tout au long de la colonne d'eau typique des lacs oligotrophes. Il y a une petite variation de la concentration en oxygène dissous selon la température, mais celle-ci n'est pas significative ;

- **Clinograde** : la quantité d'oxygène dans les eaux de surface (là où il existe une activité photosynthétique élevée) est beaucoup plus importante que dans les eaux profondes. Il y a une réduction considérable de l'oxygène dissous dans l'hypolimnion. Cette distribution est typique des lacs stratifiés où il existe une grande activité photosynthétique dans les premiers mètres (épilimnion) et une grande activité de décomposition anaérobie de la matière organique produite par les organismes photosynthétiques dans l'hypolimnion ;

- **Hétérograde** : il y a une pente irrégulière tout au long du profil en fonction des profondeurs. On distingue les distributions hétérogrades négatives (diminution de l'oxygène dissous) des profils hétérogrades positifs (augmentation de l'oxygène dissous). Les premiers sont le résultat de l'accumulation des organismes hétérotrophes provoquant ainsi une activité respiratoire supérieure à l'activité photosynthétique. Les seconds sont le résultat d'une activité photosynthétique plus grande que l'activité respiratoire ;

- **Anormaux** : les profils anormaux sont le résultat d'une couche d'eau froide riche en oxygène. Ils sont issus de l'entrée, à des profondeurs moyennes, d'affluents possédant des concentrations en oxygène différentes de celles retrouvées dans le reste de la colonne d'eau.



* Modificada de Horne y Goldman (1994).
T=temperatura; O₂=oxígeno; hip=hipolimnio

Fig. 1.4 Profils de distribution de l'oxygène dissous dans une masse d'eau stratifiée.

1.3 GENERALITES SUR LE PHYTOPLANCTON

En région tempérée, la composition taxonomique et l'importance relative des différentes espèces planctoniques subissent des changements continus au cours de l'année. Ce sont les successions saisonnières phyto- et zooplanctoniques. Les successions sont classiquement divisées en successions autogènes, lorsque ce sont les organismes eux-mêmes qui créent les conditions du changement, et les successions allogènes quand les modifications résultent de l'action de facteurs externes.

Le phytoplancton des régions tempérées en milieux eutrophes croît en une série de pics. La croissance des populations est basée sur une reproduction végétative rapide, et une reproduction sexuée plus lente, ayant lieu seulement sous des conditions défavorables. Les premiers blooms algaux débutent au printemps grâce à l'augmentation de la lumière solaire. La croissance en automne se termine suite à la diminution de lumière. Pendant l'été, c'est la limitation par les nutriments et la filtration du zooplancton qui réduisent en général les biomasses phytoplanctoniques.

Le cycle de croissance annuel de chaque espèce est modifié par la disponibilité en nutriments, le degré de stratification thermique, la capacité de mouvement des cellules ou colonies, la compétition interspécifique, la consommation par le zooplancton et le parasitisme par les protozoaires, les champignons, les bactéries et les virus. On reconnaît chez les algues différentes stratégies pour surmonter le manque de nutriments

et la filtration par le zooplancton, dont la production d'enzymes extracellulaires qui libèrent les nutriments liés chimiquement, ainsi que des enzymes intracellulaires qui permettent la prise de nutriments à basse concentration. Certaines algues nagent ou régulent leur flottabilité pour atteindre des conditions de lumière ou de concentrations en nutriments plus favorables ou forment des stades de résistance pour survivre à des conditions défavorables. D'autres peuvent diminuer leur broutage par le zooplancton en produisant des toxines ou des enveloppes gélatineuses protectrices. Une grande taille et la capacité de se reproduire plus rapidement que le zooplancton ne les consomme sont d'autres méthodes pour survivre (Horne et Goldman, 1994).

En hiver, la biomasse et la productivité phytoplanctoniques sont très réduites en raison d'une limitation essentiellement due à de faibles éclaircissements et, secondairement, à de faibles températures. Les espèces présentes appartiennent généralement aux classes des diatomées et Cryptophytes. Parmi les diatomées, les espèces coloniales pennées (Ex : *Asterionella*, *Fragilaria*) ou certaines centriques (Ex : *Stephanodiscus hantzschii*) sont souvent dominantes.

Au printemps, l'augmentation de l'intensité lumineuse dans un milieu enrichi en nutriments par le brassage des eaux permet un développement phytoplanctonique important d'espèces de petite taille avec un taux de croissance élevé, alors que les températures sont encore faibles.

C'est alors que s'amorce la dichotomie classique entre les lacs à tendance oligotrophe, caractérisés par une pauvreté phytoplanctonique estivale, comparable à celle observée à la fin du printemps, et les lacs à tendance eutrophe, marqués par des développements importants de populations algales.

En été, dans les eaux eutrophes, les groupes taxonomiques dominants peuvent être les Chlorophycées, les diatomées et les cyanobactéries fixatrices d'azote atmosphérique, selon les déficiences en nutriments observées successivement. Le broutage sélectif du zooplancton s'exerce au détriment des espèces de petite taille à fort taux de renouvellement et crée ainsi une diversification de la taille des espèces. La fin de l'été se caractérise par la présence d'espèces de grande taille, à croissance lente et peu consommées par le zooplancton.

En automne, un nouveau brassage des eaux à lieu, ramenant des nutriments dans l'épilimnion. Le facteur limitant est alors le plus souvent l'intensité lumineuse. Les espèces sélectionnées sont celles qui sont capables de croître sous faible luminosité et, plus tard, à faible température. Les espèces dominantes sont assez fréquemment des diatomées, et plus rarement des desmidiées .

Le modèle PEG fut créé par un groupe de 30 écologistes qui ont comparé la chimie, la dynamique du phytoplancton et du zooplancton de 24 lacs différents. Il tente de donner une attention équilibrée aux contrôles *bottom-up* et *top-down* dans l'explication de la succession saisonnière. Ce modèle décrit une séquence modèle de 24 étapes de changements saisonniers dans le phytoplancton et le zooplancton d'un lac idéalisé (Sommer, 1989).

La composition spécifique du phytoplancton d'un lac donné est gouvernée par la succession saisonnière dans le sens du modèle PEG, mais aussi par des perturbations

externes dues au hasard. L'hypothèse de la perturbation intermédiaire établit que la fréquence des perturbations dues à des forces externes a un effet sur la diversité de la communauté. Quand la fréquence (ou l'intensité) de ces perturbations est élevée en comparaison au temps de génération des organismes, l'environnement favorise les espèces à stratégie *R* car elles peuvent établir rapidement leurs populations entre les perturbations. Ces organismes sont généralement plutôt petits, ont des taux de croissance spécifiques élevés et subissent des taux de mortalité importants.

Si les perturbations ont lieu à une fréquence trop basse, les stratégies *K* prévalent à condition que le système reste constant pour un intervalle de temps suffisamment long pour permettre un développement suffisant de populations de ces espèces. Ces organismes sont plutôt grands, sont de bons compétiteurs pour les ressources et ont de faibles taux de perte.

Dans les deux cas, la diversité reste faible : des perturbations trop fréquentes rendent difficile le développement d'un grand nombre d'espèces, et de trop rares perturbations permettent à l'exclusion compétitive de réduire la diversité. La diversité maximale est donc maintenue à des fréquences de perturbations intermédiaires car les stratégies *r* et *K* sont toujours en compétition et n'ont pas atteint le point d'exclusion compétitive. La diversité est augmentée puisque un jour ou deux sont nécessaires pour que les espèces favorisées puissent répondre au stimulus par leur division cellulaire. Et il faudra des jours ou des semaines pour réduire le nombre des espèces qui étaient précédemment favorisées. Après, la perturbation suivante met en route un autre processus de sélection. Donc les assemblages diversifiés des espèces présentes, peuvent, en un temps donné, inclure autant d'espèces en déclin qu'en ascendance. (Reynolds, 1997 et Lindenschmidt et Chorus, 1998).

La construction de la paroi cellulaire représente un investissement majeur d'énergie métabolique. Les algues vertes et les dinoflagellés ont une paroi en cellulose. Celle des cyanobactéries est en peptidoglycane, qui demande plus d'énergie que la synthèse de cellulose. Celle des diatomées est construite à partir de SiO_2 dissoute, qui demande 12 fois moins d'énergie que les autres algues pour constituer la paroi (Horne et Goldman, 1994).

Les mouvements au hasard et directionnels utilisant des flagelles existent chez les dinoflagellés, les Chrysophytes, les Cryptophytes, les algues vertes comme les colonies de *Volvox* et les cellules solitaires de *Chlamydomonas*. Leur mouvement leur permet d'accéder à l'optimum de lumière, température et nutriments. Mais le coût énergétique est élevé. Les diatomées et les cyanobactéries ont un avantage en termes d'énergie pour se mouvoir dans la colonne d'eau : l'énergie nécessaire au mouvement vertical des cyanobactéries est faible. Les cyanobactéries filamenteuses ou coloniales disposant de vacuoles gazeuses (ex : *Planktothrix*, *Microcystis*) peuvent migrer verticalement en dépensant moins d'énergie et à plus grande vitesse que des algues flagellées. Les diatomées ne nagent pas et ont des changements de densité relativement faibles. Elles sont favorisées dans les eaux turbulentes, mais dans les conditions stables, stratifiées des lacs chauds, les diatomées peuvent couler sous le métalimnion. Dans ces conditions, les cyanobactéries sont favorisées et souvent dominent. Les dinoflagellés sont aussi fréquents en conditions de stratification. Ce sont de bons nageurs, capables de voyager sur plusieurs mètres en quelques heures (Horne et Goldman, 1994 ; Ferber *et al.*, 2004).

1.4 CARACTERISTIQUES GENERALES DES LES LACS DE BARRAGE

Les lacs de barrage peuvent être considérés comme un hybride entre une rivière et un lac naturel, et leur étude suppose une vision complète de la limnologie. La rivière retenue règle et retarde son flux, s'étend sous forme d'un plan d'eau qui atteint un équilibre, tant du point de vue de la relation avec l'environnement physique comme en ce qui concerne le développement des biocénoses. Le taux de renouvellement de l'eau est plus lent que dans une rivière et plus rapide que dans la plupart des lacs naturels. L'organisation verticale du lac et horizontale de la rivière sont remplacées par une autre organisation intermédiaire et caractéristique, dont un élément important est le fort gradient existant entre le voisinage du barrage et l'embouchure des affluents.

L'alternance entre des périodes de mélange et de stratification, propres à un lac, reste perturbée par les variations dans les mouvements horizontaux de l'eau et de son taux de renouvellement, qui accompagne les changements de côte importants. Finalement, les apports de nutriments dans les eaux superficielles font que la production primaire soit moins dépendante des apports des eaux profondes.

Les organismes les plus favorisés par les régimes hydrologiques changeants dans des courtes périodes de temps sont souvent des macrophytes ou des communautés d'organismes flottants (comme la lentille d'eau et la jacinthe d'eau). Ces communautés créent des grandes difficultés au développement des communautés de phytoplancton, puisqu'elles consomment aussi des nutriments et captent la lumière. Cependant, dans les zones non occupées par ces communautés flottantes, il peut y avoir une grande densité de phytoplancton.

Les réservoirs reçoivent des nutriments avec les affluents superficiels et une quantité de matière organique plus ou moins élevée, qui se dépose sur les eaux profondes, en contribuant à une grande consommation d'oxygène dans l'hypolimnion.

La sédimentation dans un réservoir est très importante puisqu'elle détermine son temps de vie utile. On estime que la majorité de lacs de barrage ne peuvent servir plus que 60 à 70 ans, puisque les sédiments remplissent le fond en réduisant le volume d'eau retenu. L'apport de sédiments dépend de l'usage des sols et de l'érosion dans le bassin versant. Pour cela il est important de maintenir la végétation présente dans les environs du lac et du bassin versant. En plus, les sédiments des lacs sont peu fertiles puisque le phosphore se trouve dans une forme généralement peu mobile et pas réutilisables par l'agriculture, par exemple.

Les caractéristiques particulières des lacs de barrage sont les suivantes :

- Le niveau de l'eau est hautement variable (marnage), l'eau est souvent trouble, des taux de sédimentation élevés, les communautés pauvres et variables, la biomasse relativement faible et un taux de renouvellement de l'eau élevé.

- Le taux de renouvellement de l'eau est plus rapide que dans un lac naturel, puisque l'excès d'eau retenue dans un hypolimnion profond peut être considéré comme inutilisable, ayant une influence négative sur la productivité à cause de développement fréquent de conditions anoxiques.

- L'eau d'une rivière qui pénètre dans un réservoir, s'étend conformément à sa densité. La densité dépend de la température et des MES et moins des substances dissoutes. Les rivières peuvent entrer directement dans le fond du lac quand elles transportent beaucoup de MES (hiver dans l'hémisphère nord) ou entre deux eaux quand il y a une thermocline. Dans ces conditions, la thermocline peut être amenée à disparaître grâce à une eau avec beaucoup de MES, qui se comporte comme un fluide dense. La sédimentation du matériel en suspension se fait plus rapidement que le mélange progressif des eaux. Les profils de température et de substances dissoutes tendent à disparaître dans ces conditions. La présence de couches troubles et d'inversions thermiques est commune dans les lacs de barrage, ainsi que les différences importantes dans les profils thermiques le long de l'axe du réservoir.

- La sortie d'eau en profondeur est caractéristique de beaucoup de lacs de barrage, ce qui est rare dans les lacs naturels. Cette sortie peut conduire à la vidange de l'hypolimnion, avec une exportation de nutriments et un oligotrophisation de tout le lac.

- La transparence de l'eau des réservoirs est généralement inférieure à celle des lacs naturels, puisque dans les réservoirs il peut y avoir plus de MES qui ne sont pas du phytoplancton. La relation entre la profondeur du disque Secchi et la concentration de chlorophylle *a* peut être différente et plus irrégulière dans les réservoirs.

- Le régime thermique des réservoirs est très influencé par le renouvellement d'eau rapide. Si la prise d'eau est profonde, la température moyenne de l'eau peut être plus haute que la normale et le réservoir fonctionne comme un piège à chaleur.

- La thermocline des réservoirs est souvent moins marquée et plus profonde que dans des lacs naturels comparables. Cela est dû surtout à la situation des réservoirs qui souvent se situent au fond des vallées où ils sont hautement exposés à l'action des vents et propices à l'extraction d'eau des zones profondes.

Nous avons vu que les réservoirs se comportent d'une façon différente des lacs naturels, en présentant une structure spatiale riche avec des différences dans les flux locaux de diffusion. Cette caractéristique a une influence majeure sur la structure du plancton et la rapidité et l'irrégularité provoquent des changements importants des abondances et des biomasses.

La production primaire n'est pas très différente de celle des lacs naturels de dimensions comparables, bien que le temps de doublement de la biomasse soit plus rapide dans les lacs de barrage. Dans les lacs de barrage la taux de renouvellement est de 2,1 jours et dans les lacs de 3,6 jours (Margalef, 1983).

Souvent, les réservoirs reçoivent une fourniture extraordinaire de matériel nutritif par unité de surface, mais la turbidité de l'eau contrebalance cet effet et limite la production primaire. Bien que cette alimentation intense change, dans les réservoirs et dans les systèmes forcés en général, les processus de dénitrification en conditions anaérobies dans l'hypolimnion et de précipitation de composés de phosphore et de matière organique sont considérables.

Il y a deux facteurs principaux qui agissent négativement sur le benthos :

- les fluctuations de niveau sur le benthos des bords
- l'anoxie fréquente de l'hypolimnion et la méromixie sur le benthos profond.

Au cours de leur vie, les réservoirs sont d'abord hétérotrophes, à cause de la dégradation de la matière organique qui se trouvait dans les zones inondées. Dans un deuxième temps se produit un processus inverse, et une augmentation de l'eutrophie est très commune dans la plupart des réservoirs suite à l'influence de l'activité humaine. Cela est dû aux apports constants des affluents, qui enrichissent les eaux en matière organique et qui mènent à l'accumulation des sédiments. Au fur et à mesure du remplissage d'un réservoir, la colonisation par toute forme de vie est intense, augmentant la richesse et la biodiversité. Toutefois, cette variété est très souvent réduite à quelques espèces après quelques années, comme conséquence de l'eutrophisation.

1.5 LE LAC SAN JACINTO

Le Lac San Jacinto est un réservoir mis en eau en 1989, situé au pied de la Cordillère des Andes, à une altitude de 1900 m environ, à proximité de la ville de Tarija, Bolivie (fig. 1.5). Le lac est utilisé avant tout pour l'irrigation et l'électricité, mais aussi pour l'eau potable et le tourisme dont la pêche. Le bassin versant du lac est celui du Rio Tolomosa avec une superficie de 43.000 ha ; la plupart des rivières prenant leur source dans la zone andine. Dans la partie fluvio-lacustre du bassin, l'érosion en ravines est très importante, ce qui entraîne un transport important de matières en suspension par les cours d'eau en période de pluies. La gestion du lac dépend des autorités départementales, via le « Proyecto Multiple San Jacinto ».



Figure 1.5 Localisation du lac San Jacinto à Tarija, Bolivie (image Google Earth).

Le réservoir a un volume de 55.106 m³ dont 46. 106 m³ de volume utile et une profondeur maximum de 45m. La surface moyenne du lac est de 560 ha avec un périmètre de 48 km. Le barrage voûté en béton armé a une hauteur de 47m (Fig. 1.6)

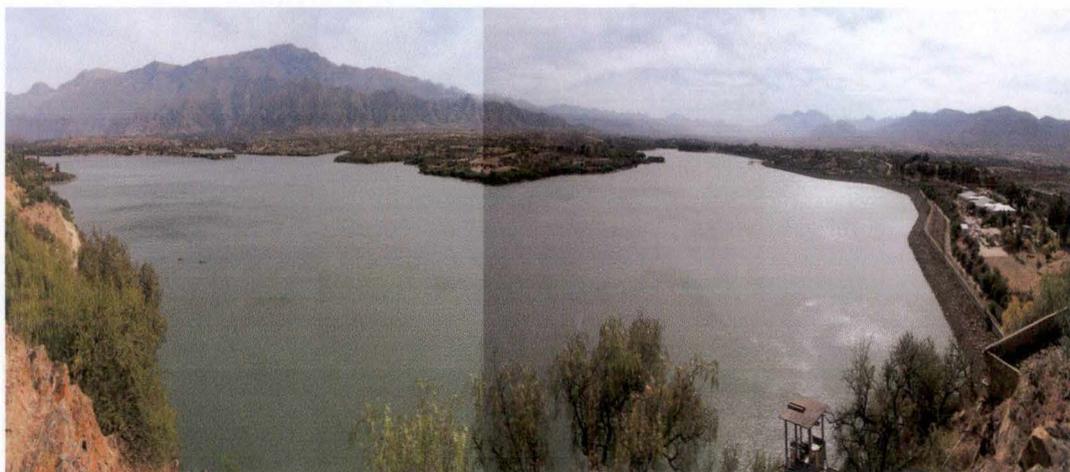


Fig.1.6 Lac de barrage San Jacinto, Tarija (Bolivie).

Les connaissances limnologiques ont été établies tout d'abord grâce à des études réalisées par F. Laviolette, consultant pour le Proyecto Multiple San Jacinto, dans le cadre d'études sur les peuplements de poissons du lac. Ces deux dernières années un financement de la FUCID (Fondation Universitaire pour la Coopération Internationale au Développement) a permis de réaliser deux missions (par J.-P. Descy en janvier 2006 et par H. Sarmiento en décembre 2006) en vue d'obtenir des données limnologiques supplémentaires sur ce lac.

Les connaissances limnologiques existantes sont :

- Les caractéristiques physiques et chimiques du lac peuvent varier avec les conditions climatiques : saison des pluies (novembre- mars) et saison sèche (mars – octobre).

- Dans la saison des pluies la turbidité de l'eau est très élevée et la profondeur de la zone euphotique est limitée à quelques centimètres. Très probablement, ce facteur limite la production primaire.

- Les concentrations en oxygène dissous en profondeur est proche de 3mg/l, ce qui indique *a priori* un caractère plutôt mésotrophe et des conditions favorables au développement de la faune benthique.

- La conductivité des eaux est très faible (30-50 μ S/cm), ce qui implique une faible dureté et faible alcalinité ; en conséquence, les eaux sont peu tamponnées et les valeurs de pH sont proches à la neutralité.

- L'espèce phytoplanctonique la plus abondante est une dinophycée (*Peridinium sp.*). D'autres taxons sont répertoriés : *Chlamydomonas sp.*

(Chlorophycées), *Cryptomonas* sp. et *Plagioselmis* sp. (Cryptophycées). (Déterminations par le Dr O'Farrell de l'université de Buenos Aires).

- Le zooplancton est peu connu, mais on note la présence de rotifères (*Brachionus*, *Keratella*, *Synchaeta*, etc.) de copépodes cyclopoïdes et de cladocères (Laviolette, 2005).

- La faune ichtyologique du bassin comporte une dizaine d'espèces, appartenant surtout aux familles de Characidées et Siluridées. La carpe commune a été introduite et montre une forte croissance (Descy, 2006).

Il est évident que toutes ces informations limnologiques dévoient être confirmées et complétées avec une étude plus approfondie et à long terme, à fin de couvrir les variations météorologiques et hydrologiques liés aux contrastes saisonniers importants, et ainsi obtenir une vision globale de l'évolution et du fonctionnement du lac.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. SITES DE PRÉLÈVEMENT

Les prélèvements ont eu lieu entre les mois de février et juin 2007 avec un échantillonnage hebdomadaire. Cette période comprend l'été avec des températures élevées et des pluies abondantes et l'hiver avec des basses températures et absence de pluie.

Les données présentées dans ce mémoire ont été obtenues à partir de 4 sites différents dans le lac du barrage San Jacinto (Tarija, Bolivie). Les sites choisis ont été déterminés afin de représenter l'ensemble du lac. Il y a un point central (Presa) au niveau du barrage qui représente les caractéristiques générales du lac car ce point est le plus profond où on trouve le mélange de toutes les eaux qui arrivent des différentes parties du bassin. Les trois autres points représentent les trois apports d'eau extérieurs, qui arrivent au bassin du lac (Ouest : des eaux de la rivière Tolomosa ; Sud-Est : des eaux de la Quebrada Tablada et Nord: des eaux de la rivière Molino ou Tolomosa oeste). (Fig.2.1.).

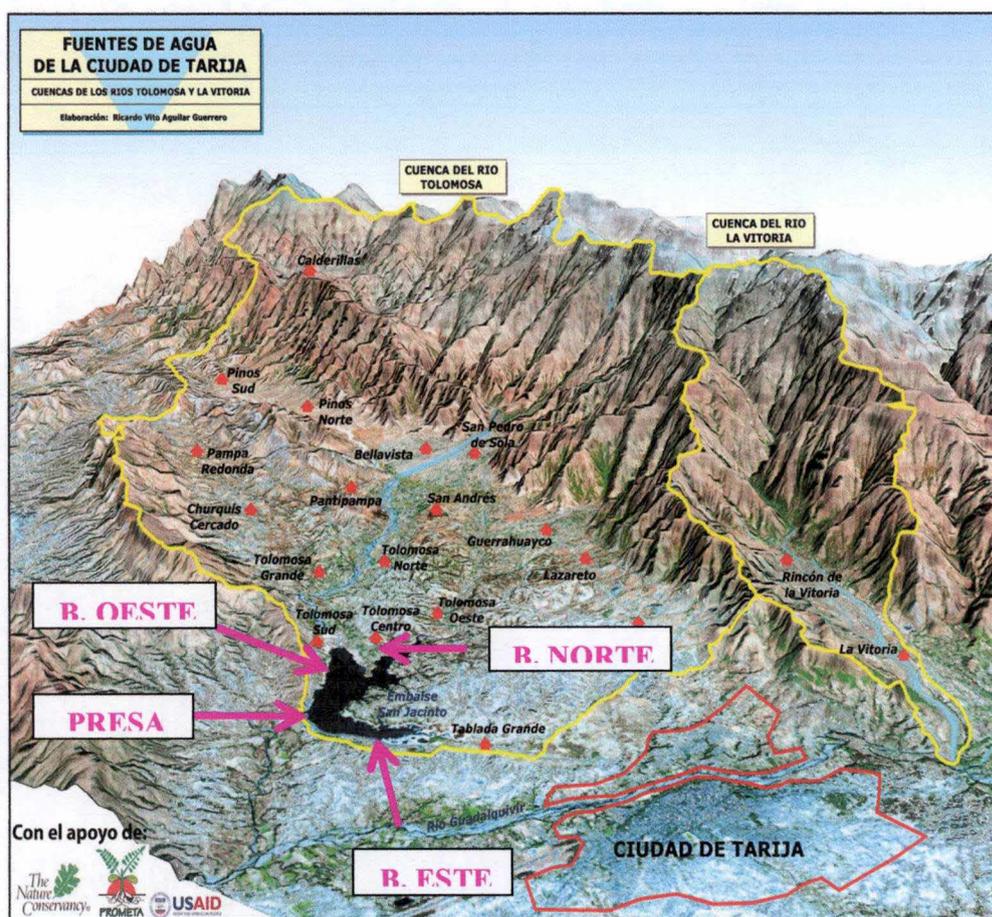


Fig 2.1. Bassin versant du lac San Jacinto et localisations des points d'échantillonnage (document Prometa).

2.2. MESURES RÉALISÉES

A chaque campagne de terrain nous avons réalisé:

- Un profil dans toute la colonne d'eau dans les 4 points (Presa : 0m, 1m, 2m, 4m, 7m, 10, fond ; Nord : 0m, 1m, 2m, 4m fond ; Ouest : 0m, 1m, 2m, fond et Est : 0m, 1m, 2m, 4m, 6m, fond) pour les paramètres physiques suivants :
 - température
 - oxygène dissous
 - pH
 - conductivité
 - mesure de la transparence de l'eau (disque de Secchi)
- Des prélèvements d'eau à des différentes profondeurs (mêmes profondeurs que pour les paramètres physiques) pour l'analyse des nutriments et des pigments, une fois arrivé au laboratoire. Les paramètres dosés au laboratoire sont :
 - dosage de NH_4^+
 - dosage de NO_2^-
 - dosage de NO_3^-
 - dosage de P total
 - dosage du P réactif dissous
 - dosage et détermination des pigments (une fois rentré en Belgique)
 - dosage du C:N:P particulaire (une fois rentré en Belgique)
- Mesure de la production primaire au point principal (Presa)
- Prélèvement des échantillons de zooplancton par un trait de filet vertical (à partir de 7m pour le point Presa et 4m pour les autres points) (Fig. 2.1)
- Fixation de 1,6 L d'eau brute avec quelques gouttes de Lugol pour observations au microscope du phytoplancton (uniquement dans la zone euphotique).
-

2.2.1. Transparence de l'eau

La transparence de l'eau a été estimée par la méthode du disque de Secchi. La profondeur à partir de laquelle ce disque blanc et noir de 20 cm de diamètre n'est plus visible correspond approximativement à 15 % de l'intensité lumineuse à la surface. On descend au bout d'une corde, on note la moyenne entre la profondeur de disparition à la descente et la profondeur de réapparition à la remontée. Il permet une bonne estimation du coefficient d'extinction lumineuse (K) par l'équation suivante:

$$K = 1,7/S$$

Où S = profondeur disque Secchi (m)

La profondeur de la zone euphotique peut ensuite être calculée par la formule :

$$Z_{eu} = 4,6/k$$

2.2.2. Profils physiques limnologiques

Des mesures de température, pH, conductivité et oxygène dissous avec trois sondes différentes ont été réalisés. Le pH a été mesuré par la sonde pH100 YSI environmental, la conductivité a été mesurée par la sonde EC300 YSI environmental, qui mesure en $\mu\text{S}/\text{cm}$ et TDS (total dissolved solids). L'oxygène dissous a été mesuré avec la sonde DO200 YSI environmental, qui mesure en pourcentage de saturation d'oxygène dans l'eau et en mgO_2/L . Les trois sondes mesurent la température, mais pour l'homogénéisation des données à chaque fois nous gardons la mesure de température donnée par la sonde DO200 (oxymètre), (Fig. 2.2).



Fig 2.2 Sondes de mesures physiques (de gauche a droite oxymètre, pH-mètre, conductimètre).

Les différents paramètres ont été mesurés directement dans la bouteille de Van Dorn, à fin de ne pas changer les conditions physico-chimiques des échantillons.

La bouteille de Van Dorn permet de récolter de l'eau venant d'une profondeur voulue, qui servira également aux filtrations (pour l'analyse des nutriments, pigments etc.), à la réalisation du concentré de phytoplancton, et à l'échantillonnage d'eau pour l'incubation de production primaire. C'est un cylindre ouvert aux deux extrémités, qui est suspendu à un câble et qui peut être descendu à la profondeur souhaitée. Un messenger (poids) est alors libéré commandant la fermeture simultanée de deux bouchons et emprisonnant de ce fait le volume d'eau (Fig. 2.3).

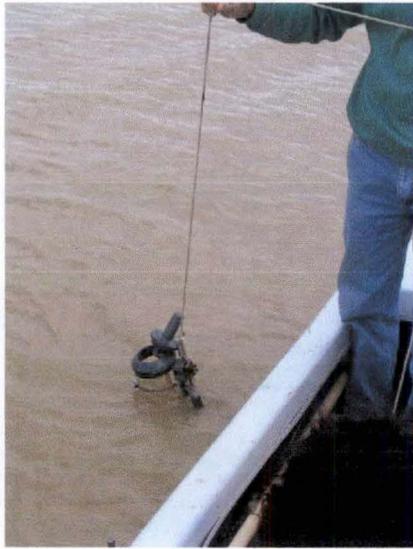


Fig 2.3 Matériel de prélèvement (bouteille de Van Dorn).

2.2.3. Dosage des nutriments dissous

Une fois au laboratoire, les échantillons d'eau sont filtrés sur filtre en fibre de verre Macherey-Nagel GF/5 pour le dosage des principaux nutriments dissous : nitrates, nitrites, ammonium et orthophosphates. Ces analyses sont effectuées selon les méthodes colorimétriques classiques (APHA, 1992). L'eau destinée aux dosages de nutriments était analysée le jour suivant à la filtration, après avoir été conservé au froid.

A cause de la grande turbidité des eaux durant la période de pluies, tous les dosages de nutriments ont été réalisés avec une remise à zéro d'absorbance avec un échantillon d'eau avec sans réactif. De cette manière nous pouvons différencier l'absorbance liée à la turbidité et l'absorbance de la coloration provoquée par le réactif et ainsi éviter des erreurs de dosage.

2.2.3.1 Dosage de l'azote

L'azote inorganique dissous dans l'eau est présent sous trois formes : nitrites, nitrates et ammoniacque.

○ Dosage de l'ammonium

L'ammonium est dosé par une méthode spectrophotométrique basée sur le développement d'un complexe coloré vert en présence d'ions hypochlorites, issu de l'hydrolyse alcaline du dichloroisocyanurate, de salicylate de sodium et de nitroprussiate de sodium. L'absorbance est lue à 665 nm dans des cellules contenant 8 mL de solution.

○ Dosage des nitrites

Les nitrites sont dosés par la méthode à la sulfanilamide. La diazotation de la sulfanilamide en milieu acide en présence de la N-(1-naphtyl)éthylène diamine donne un complexe coloré pourpre susceptible d'un dosage colorimétrique à 520 nm des cellules contenant 8 mL de solution.

○ Dosage de nitrates

Les nitrates sont dosés par le kit nanocolor, qui avec deux réactifs provoque la réduction des nitrates en nitrites, et donne un complexe coloré pourpre susceptible d'un dosage colorimétrique à 540 nm dans des cellules contenant 8 mL de solution.

2.2.3.2 Dosage des orthophosphates

La concentration des orthophosphates dans l'eau est mesurée à partir d'eau filtrée par la formation, en présence d'un complexe de molybdate d'ammonium en milieu acide, d'un complexe phosphomolybdique qui, réduit par l'acide ascorbique, développe une coloration bleue. Celle-ci permet un dosage colorimétrique par lecture à 880 nm dans des cellules contenant 8 mL de solution.

2.2.3.3 Dosage du phosphore total

A partir d'un échantillon d'eau brute, on procède à la digestion dans l'autoclave pendant une heure du phosphore pour minéraliser le phosphore particulaire. En suite, suite à la turbidité de l'eau élevée, nous réalisons une centrifugation des échantillons. Le dosage se fait selon le même procédé que celui du dosage des orthophosphates, sur 8 mL de surnageant.

2.2.4 Dosage de la composition élémentaire

L'étude de la composition élémentaire d'un échantillon de seston (matières en suspension, comprenant le plancton) se réalise en filtrant de l'eau sur un filtre GF/5 (passés au fous préalablement pour éliminer tout carbone résiduel) jusqu'à ce qu'il se sature. Ensuite, nous mettons les filtres dans une étuve à 60 °C durant 2 jours pour les sécher. Avant l'analyse, les filtres sont placés dans un récipient fermé avec des vapeurs d'acide chlorhydrique concentré pendant 24h à fin d'éliminer le carbone inorganique.

2.2.4.1 Mesure du carbone et de l'azote particuliers

L'estimation de la composition en carbone et en azote a été réalisée à l'aide d'un analyseur CARLO ERBA NA 1500. Avant l'analyse des échantillons, l'appareil est calibré à l'aide de quantités connues d'acétanilide (400-4000 µg) placée dans des cupules en étain, et de cupules en étain vides (blancs). Pour chaque échantillon, une portion connue du filtre est prélevée et placée dans une cupule en étain. Les échantillons sont oxydés complètement à une température de 1020°C. Cette combustion libère du CO₂ et un mélange NO-NO₂. Ces oxydes d'azote vont être réduites en N₂ dans une

colonne de réduction. Les gaz obtenus sont séparés par chromatographie en phase gazeuse, et détectés par conductivité thermique (TCD).

2.2.4.2 Mesure du phosphore particulaire

Une portion connue du filtre est remise en suspension dans 3 ml d'eau distillée, et hydrolysée en persulfate. Après le passage en autoclave (60 minutes à 120 °C) pour obtenir l'hydrolyse complète, on ajoute du molybdate d'ammonium qui va réagir avec les orthophosphates. La réaction aboutit à un composé de couleur bleue qui permet le dosage du phosphore particulaire par colorimétrie à 885nm dans une cellule de 1cm de parcours optique.

2.2.5 Dosage des pigments

Les dosages de pigments permettent une détermination précise de la biomasse algale et de la composition des peuplements au niveau des grands groupes d'algues. Cette détermination a été faite en HPLC après extraction à l'acétone 90%. Le système HPLC utilisé comprend un *Waters multisolvent delivery system*, un injecteur automatique *Waters* et deux détecteurs : un détecteur à barrettes de diodes *Waters 996* et un fluorimètre *Waters 470* (réglé pour la détection optimale des chlorophylles et dérivés). La séparation des pigments est obtenue par un gradient ternaire, dérivé de Wright *et al.* (1991). La composition de la phase mobile est identique à celle utilisée par ces auteurs. La colonne de chromatographie est une colonne de type *Waters Nova-Pak C18* de 25 cm de longueur.

De façon standard, le volume d'injection est de 50 µl. La calibration est effectuée sur base de droites de calibration comportant de 3 à 4 points, obtenues par injection de volumes croissants de solutions standards. Celles-ci sont en fait des pigments (chlorophylles et caroténoïdes) purifiés ou de concentration connue fournie par VKI-Denmark.

L'intégration des résultats est réalisée grâce au logiciel Millennium 2, sur des chromatogrammes extraits à une longueur d'onde de 436 nm. L'identification des pigments présents dans les échantillons se fait à la fois via leur temps de rétention et via la correspondance de leur spectre d'absorption à 436 nm avec ceux de pigments connus stockés dans une librairie de spectres. Les concentrations des différents pigments s'expriment en µg/l, en tenant compte du volume d'eau filtrée initialement.

2.2.6. Quantification de la biomasse des différentes classes phytoplanctoniques

La conversion en biomasse (équivalents Chlorophylle *a*) est réalisée à l'aide du logiciel *CHEMTAX* (Mackey *et al.*, 1996 ; Descy *et al.*, 2000). Celui-ci est programmé pour utiliser les pigments marqueurs des classes algales présentes au sein du plancton, afin de quantifier leurs biomasses respectives.

Le programme réalise une analyse factorielle qui minimise $[S - C_0 F_0]$ où :

S : matrice de concentrations des pigments marqueurs (données d'entrée obtenue par l'analyse en HPLC)

F₀ : matrice initiale des rapports marqueurs : chlorophylle *a* (données d'entrée d'après la littérature, c'est-à-dire de valeurs de ces rapports provenant d'analyses de cultures d'algues pures ainsi que de données de terrain) (cf. tableau 2.1).

C₀ : matrice d'abondance des classes algales en équivalents-chlorophylle *a* (ou en contribution des classes à la biomasse planctonique totale estimée par la chlorophylle *a*)

Idéalement, la méthode demande deux pigments en plus de la chlorophylle *a* pour chaque classe phytoplanctonique. Elle permet l'utilisation de pigments marqueurs partagés par plusieurs classes différentes (par exemple la zéaxanthine que possèdent à la fois chlorophycées et cyanobactéries), en plus des marqueurs spécifiques (par exemple la lutéine, présente chez les chlorophytes uniquement).

La matrice initiale suivante a été utilisée :

	PERI	FUCO	NEO	DDX	ALLO	LUT	ZEA	ECHIN	BECAR	Chl <i>b</i>	Chl <i>a</i>
Chlorophytes	0.0000	0.0000	0.0180	0.0000	0.0000	0.1444	0.0180	0.0000	0.0000	0.1530	1.0000
Chrysophytes	0.0000	0.2200	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
Cryptophytes	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.3026	0.0000	0.0000	0.0000	0.0160	0.0000	1.0000
CyanobacteriaT1	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.1090	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
CyanobacteriaT2	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0360	0.0850	0.0000	0.0000	1.0000
Diatoms	0.0000	0.5630	0.0000	0.1290	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
Dinoflagellates	0.8352	0.0000	0.0000	0.1887	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
Euglenophytes	0.0000	0.0000	0.0100	0.2217	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.3000	1.0000

Tab. 2.1 Matrice initiale utilisée par CHEMTAX pour le calcul des biomasses des classes algales dans le lac San Jacinto.

PERI = péridinine

FUCO = fucoxanthine

NEO = néoxanthine

VIOL = violaxanthine

DDX = diadinoxanthine + diatoxanthine

ALLO = alloxanthine

LUT = lutéine

ZEA = zéaxanthine

ECHIN = échinénone

BECAR = α -carotène

Chl *b* = Chlorophylle *b*

Chl *a* = Chlorophylle *a*

Cette matrice montre les classes d'algues prises en compte (en fonction de la composition taxonomique des échantillons) et la répartition des pigments dans ces classes. Deux types de cyanobactéries sont pris en compte. Le type 1 correspondant aux formes coloniales (*Chroococcales*) et le type 2 (comportant de l'échinénone), fréquemment présente chez les cyanobactéries filamenteuses.

2.2.7 Mesure de la production Primaire

Pour mesurer le taux de production primaire on utilise la méthode qui évalue les échanges gazeux résultants de la photosynthèse. On mesure la production d'oxygène par la méthode des bouteilles claires et sombres (*light and dark bottle technique*). Le principe de cette technique est d'incuber *in situ* des échantillons d'eau représentatifs de



la zone euphotique dans des bouteilles transparentes, pendant la partie de la journée où l'intensité lumineuse est maximale. Suite à l'activité photosynthétique du phytoplancton en présence de lumière, une production d'oxygène et une assimilation de CO₂ se produisent dans les bouteilles claires au cours de l'incubation et une consommation d'oxygène et une production de CO₂ se produisent dans les bouteilles sombres, suite à la respiration du phytoplancton, du zooplancton et du bactérioplancton.

Après l'incubation, nous déterminons la quantité d'oxygène présente dans toutes les bouteilles par la méthode de Winkler, basée sur la fixation de l'oxygène à partir de deux réactifs (MnCl₂ et le réactif de Winkler) et le titrage avec du thiosulfate de sodium de titre connu.

La période d'incubation dans cette méthode doit être limitée à un maximum de 4 heures car après plus de 4 heures apparaissent des erreurs de mesure liées aux modifications qui apparaissent du fait de l'isolement des communautés. Ces modifications peuvent être dues à la photosynthèse réalisée par les biomasses planctoniques, qui provoquent une consommation de CO₂, ce qui fait monter le pH, le CO₂ lui-même peut s'épuiser, ralentissant la photosynthèse. A cause de cette limitation de la méthode, les résultats sont extrapolés par la méthode de calcul simplifiée de Talling (1957) à fin d'obtenir la production primaire journalière :

$$\Sigma\Sigma A \text{ (mg C ou O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}\text{)} = n \cdot P_{\max} / k * \ln (2 I_0 / I_k) * \Delta t * 0.9$$

Où

- n est la biomasse phytoplanctonique (en mg chl_a m⁻³)
- P_{max} la capacité photosynthétique du phytoplancton (en mg C ou O₂.mg Chl_a⁻¹.h⁻¹)
- k le coefficient d'extinction (en m⁻¹)
- I₀ l'intensité lumineuse moyenne de la journée (en μE m⁻² s⁻¹)
- I_k l'intensité au seuil de la saturation (en μE m⁻² s⁻¹)
- Δt est la durée du jour en heures

2.2.8. Prélèvement des échantillons de phytoplancton

Un prélèvement avec la bouteille de Van Dorn aux différentes profondeurs de la zone euphotique a été effectué. Les eaux des différentes profondeurs ont été mélangées dans les mêmes proportions, dans une bouteille de 2 litres. L'échantillon a été fixé avec quelques gouttes de Lugol. Ensuite, nous procédons à la concentration des échantillons par sédimentation durant 72h dans des cylindres de 1,6 L. Le

phytoplancton se trouve alors dans le fond du cylindre et nous récoltons l'eau de surface délicatement jusqu'à concentrer l'échantillon dans un flacon de 50 mL. Ces échantillons sont postérieurement observés au microscope optique, une fois ramenés en Belgique. Les identifications ont été effectuées sur base de la bibliographie spécialisée : Bourrelly (1976, 1978, 1980), Compère (1974, 1986, 1989), Geitler (1930, 1932), John *et al.* (2002), Komárek & Anagnostidis (1998), Komárek & Anagnostidis (2005), Komárek & Fott (1983), Krammer & Lange-Bertalot (1988, 1991a, 1991b), Wehr & Sheath (2003), etc.

3. RESULTATS ET DISCUSSION

3.1 CARACTERISTIQUES CLIMATOLOGIQUES

Dans les résultats obtenus il est important de tenir compte des caractéristiques climatiques comme les saisons et les précipitations qui ont un impact sur la structure de la colonne d'eau. Malgré la courte durée de cette étude nous avons pu couvrir deux époques saisonnières bien contrastées: la saison des pluies et la saison sèche avec les conditions de température correspondantes (Fig. 3.1). La saison de pluies comprend les mois d'octobre jusqu'à avril-mai (l'été), avec températures maximales (moyenne mensuelle) de 25,9 °C et des températures minimales (moyenne mensuelle) 12,5 °C ; et une moyenne de précipitations de 79,2 mm La saison sèche (l'hiver) comprend les mois de mai/juin jusqu'à octobre, avec de températures maximales (moyenne mensuelle) de 25,7 °C et minimales (moyenne mensuelle) de 4,4 °C ; avec une moyenne de précipitations de 0,4 mm (données Senamhi 2006).

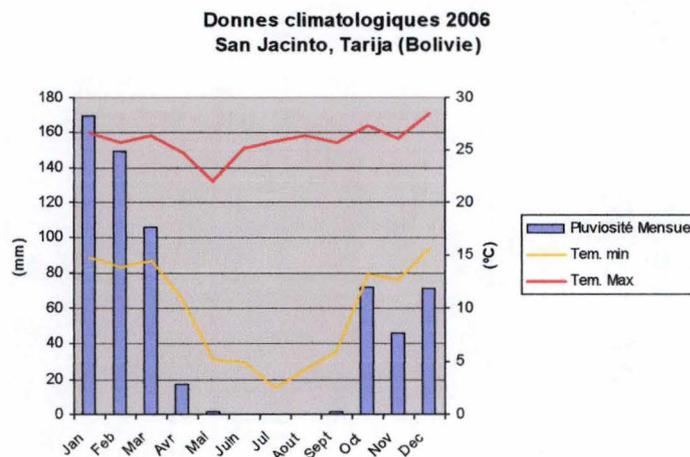


Fig. 3.1 Données météorologique (moyenne mensuelle) en 2006 à Tarija, Bolivie.

On peut observer deux aspects fondamentaux entre les deux saisons :

- le régime de pluies est presque proche de zéro pendant la saison sèche et de plus de 100 mm³ dans la plupart de les mois de la saison des pluies;
- L'amplitude thermique journalière pendant la saison des pluies est au tour de 12 °C alors qu'en saison sèche, cette amplitude atteint plus de 20 °C.

Cette amplitude élevée n'est pas liée aux températures maximales (puisque durant la journée elles sont plus ou moins constantes), mais liée à la chute des températures minimales durant la nuit pendant la saison sèche.

La présente étude s'est déroulée de février jusqu'à fin juin, couvrant une partie des deux principales saisons. Nous pouvons dire que *a priori* ce lac se trouve dans une région avec des caractéristiques météorologiques différentes de celles des lacs européens où les transitions entre les deux principales saisons (l'hiver et l'été) sont

progressives, mais également différentes de celles des zones tropicales ou équatoriales comme lacs africains où il existe les deux saisons de pluies et sèche mais il n'existent pas de différences de température significatives durant toute l'année (Sarmiento et al., 2006).

Une particularité de cette région est que la saison la plus froide correspond à la saison avec moins de pluviosité, et la saison la plus chaude correspond à la saison humide. Le facteur altitude joue également un rôle important dans le cycle annuel et la structure thermique du lac, suite au refroidissement nocturne et au taux élevé de radiation UV qui rentre dans le lac. Ainsi, on peut s'attendre à des caractéristiques limnologiques (profils de température, oxygène, lumière, etc.) bien particulières au Lac San Jacinto.

3.2 CARACTERISTIQUES PHYSIQUES ET CHIMIQUES

3.2.1 Lumière et transparence de l'eau

Les résultats de l'atténuation de la lumière en fonction de la profondeur montrent une évolution contrastée depuis les premiers échantillonnages (saison de pluies) jusqu'aux derniers (saison sèche). La pénétration de la lumière dans la colonne d'eau a tendance à augmenter au cours de début de la saison sèche, mais l'intensité lumineuse incidente diminue suite à l'inclinaison du soleil et les journées sont plus courtes (Fig. 3.2).

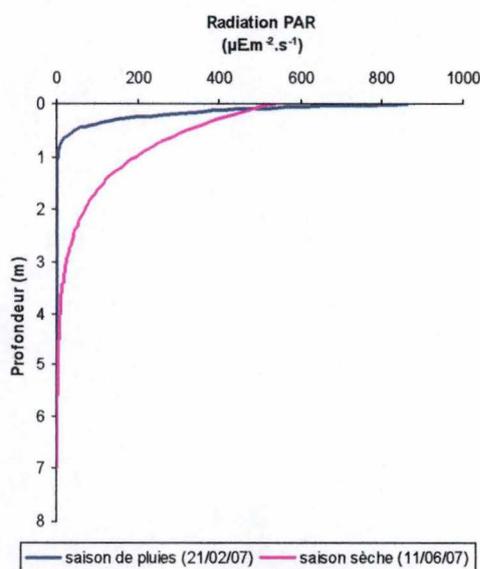


Fig. 3.2 : Relation intensité lumineuse - profondeur au point d'échantillonnage Presa. L'intensité lumineuse est exprimée en PAR (radiation photosynthétiquement active) qui comprend les longueurs d'ondes entre 400 et 700 nm.

Pendant la saison des pluies la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau ne dépasse pas le premier mètre de profondeur bien que l'intensité lumineuse incidente à la surface soit élevée (autour de $850 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Au contraire, pendant la saison sèche, la lumière arrive jusqu'à 4m de profondeur, même si l'intensité lumineuse en surface est inférieure (autour de $530 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Ce phénomène apparemment incohérent, est dû à la turbidité de l'eau qui est plus élevée pendant la saison de pluies à cause des matières en suspension (MES) fines (argiles) apportées par les rivières, qui ont un débit plus élevé à cette période de l'année.

Dans la partie fluvio-lacustre du bassin nord, l'érosion des ravines formées de roche sédimentaire est très importante, ce qui entraîne un transport important de MES (Tolomosa et Molino surtout). Cette turbidité contribue à l'atténuation de la lumière dans la colonne d'eau de manière beaucoup plus importante que la biomasse phytoplanctonique (Fig. 3.3 et 3.4).

Comme on peut donc s'y attendre, la transparence de l'eau et profondeur de la zone euphotique (Z_{eu}) sont inversement proportionnelles à la concentration de MES dans le lac (Fig.3.5).

Les différences d'intensité lumineuse à la surface de l'eau sont dues simplement à une variation de la constante solaire (voire section 1.2.1. intro), qui change l'angle d'incidence des rayons solaires sur l'atmosphère de la terre. Il en résulte qu'en saison des pluies (été austral) les rayons arrivent à ce point de la Terre de façon plus perpendiculaire qu'en saison sèche (hiver austral).

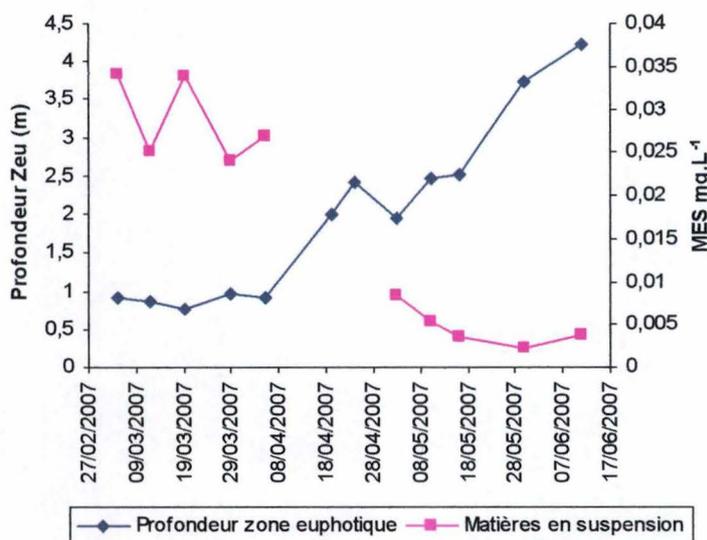


Fig. 3.3 Evolution de la profondeur de la zone euphotique et des MES avec le temps au point d'échantillonnage Presa.

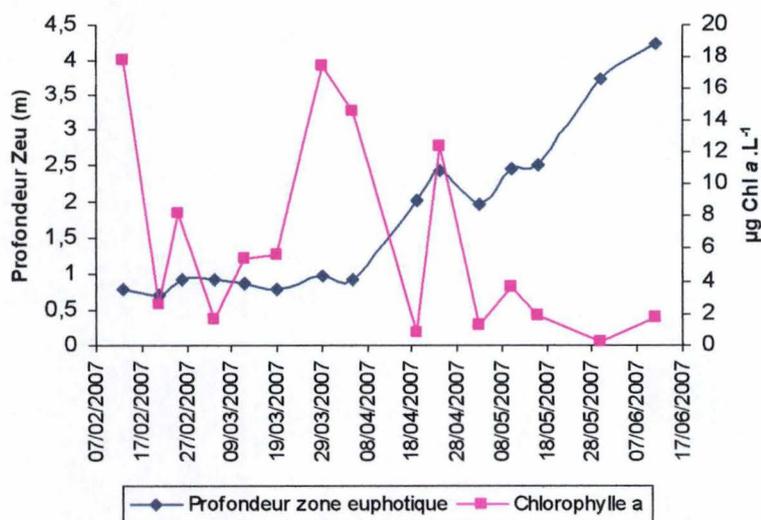


Fig. 3.4 Evolution de la profondeur de la zone euphotique et de la concentration en chlorophylle a en fonction du temps au point d'échantillonnage Presa.

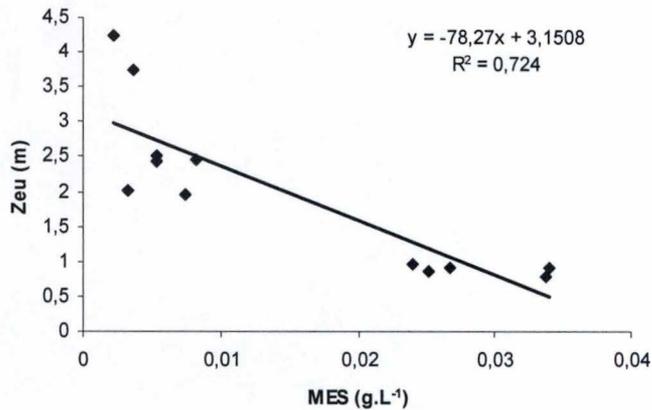


Fig. 3.5 Relation entre la profondeur de la zone euphotique et la quantité de MES au point d'échantillonnage Presa.

3.2.2. Température de l'eau

La température est le factor physique qui détermine la structure de la colonne d'eau au niveau du mélange des eaux, des nutriments et des gaz dissous (voir section 2.2 introduction). Il est donc primordial de connaître les profils de température dans la colonne d'eau et d'observer leur variation au cours du temps à fin de comprendre le fonctionnement des divers mécanismes physiques, chimiques et biologiques du lac.

Le lac San Jacinto a été stratifié durant la saison de pluies où les températures de la surface varient entre 27 et 23 °C et les températures en profondeur ne sont pas inférieures à 19 °C. Pendant la saison sèche la colonne d'eau s'est homogénéisée progressivement : à cette saison ; la température en surface a varié entre 16 et 22 °C et en profondeur autour de 14 °C.

L'évolution de la stratification dans le lac San Jacinto semble assez claire : en saison des pluies les eaux sont plus chaudes et la colonne d'eau est stratifiée, mais avec le refroidissement nocturne accentué, (suite à l'altitude, à l'inclinaison solaire et aux journées plus courtes) ; en saison sèche, le lac se déstratifie et la colonne d'eau est pratiquement homogène en termes de température. On peut toutefois observer également des périodes de mélange plus courtes (ou de stratification moins marquée) à certains moments (Fig. 3.6). Ces épisodes de mélange des eaux dans la saison de stratification peuvent être liés aux pluies qui apportent des eaux plus froides et qui non seulement provoquent de courants de convection, mais en plus augmentent la quantité d'eau dans le barrage, réduisant le temps de séjour de l'eau dans le réservoir. Comme la sortie d'eau se fait en partie par la surface, ceci a pour conséquence une perte non négligeable d'eau de l'épilimnion, et une diminution globale de la température de l'eau du lac. Au fur et à mesure que l'on s'approche de la saison de pluies la colonne d'eau se refroidi progressivement et un processus d'homogénéisation de la colonne de l'eau a lieu (Fig. 3.6). Il est probable que au cours de la saison sèche la colonne d'eau se restratifie car les conditions météorologiques plus favorables (Fig. 3.1) avec des hautes températures maximales peuvent provoquer une stratification journalière qui durant la nuit se défait suite à la baisse de température en surface. Ce phénomène, appelé atélomixie, peut avoir une grande influence sur l'écologie du phytoplancton (Barbosa et Padiśák, 2002).

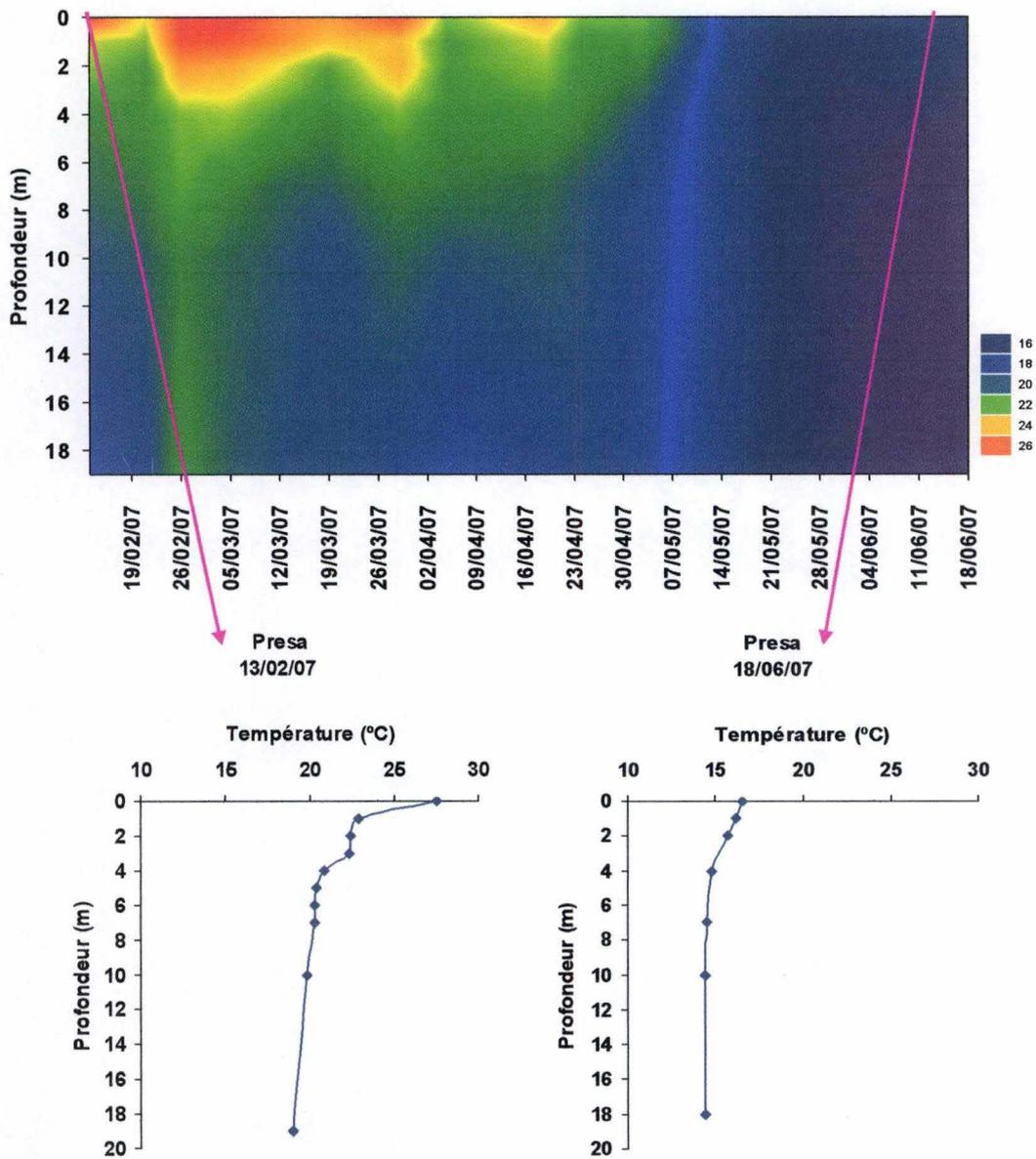


Fig. 3.6 Evolution de la température (exprimée en °C) au cours du temps au point d'échantillonnage Presa et deux profils de température, un en saison des pluies (13/02/07) et l'autre en saison sèche (18/06/07).

Ainsi, le lac San Jacinto peut être considéré comme un lac polymictique chaud : ce type de régime est caractéristique des lacs équatoriaux et subéquatoriaux d'altitude, avec superficie relativement élevée, de profondeur modérée.

3.2.3. Oxygène dissous dans l'eau

Les principales sources d'oxygène du lac sont la production primaire et la réaération en surface renforcée par l'action du vent car la couverture macrophytique est partielle et limitée dans le temps (Laviolette, 2006).

La distribution de l'oxygène dissous dans la colonne d'eau est fortement liée à la température, pas uniquement à cause de la ségrégation physique des masses d'eau à densité différente, mais aussi parce que la concentration en oxygène à la saturation varie avec la température (voir section 2.2.4 introduction).

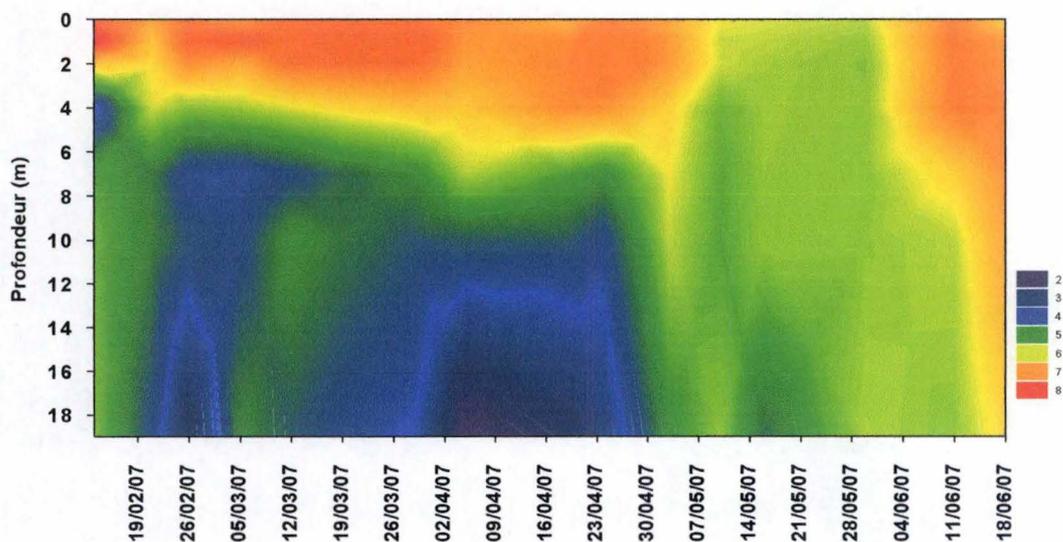


Fig.3.7 Evolution des concentrations en oxygène (mg.L^{-1}) dissous au cours du temps au point principal Presa, Lac San Jacinto.

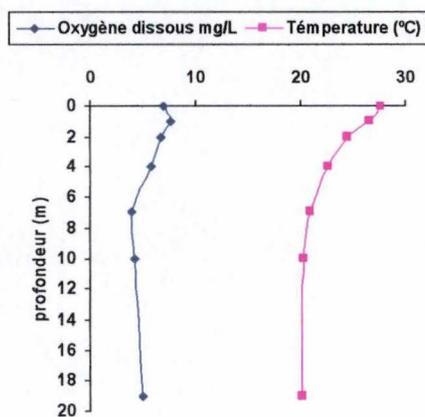


Fig. 3.8 Température et oxygène dissous en fonction de la profondeur au Lac San Jacinto le 9/04/07.

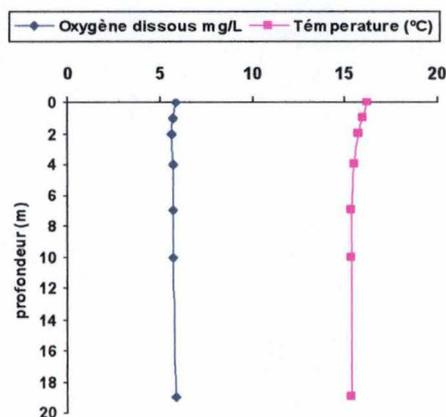


Fig. 3.9 Température et oxygène dissous en fonction de la profondeur au Lac San Jacinto le 30/05/07.

Dans le lac San Jacinto, la concentration moyenne d'oxygène dissous tout au long de cette étude a été plus ou moins constante (approximativement 6 mg.L^{-1}). En revanche, de différences significatives peuvent être observées verticalement, dans la colonne d'eau. En saison des pluies il y a une stratification, et les eaux de surface ont une teneur en oxygène plus élevées qu'en profondeur, avec des variations de 8 à 2 mg.L^{-1} les jours où la stratification est plus marquée. Pendant la saison sèche, suite au mélange des eaux, les différences entre la surface et le fond ne sont pas très significatives (approximativement 7 à 6 et 5 mg.L^{-1} , respectivement). La stratification que l'on trouve pendant la saison de pluies (Fig. 3.7) correspond à une stratification clinograde (voire section 2.2.4 introduction).

En comparant l'évolution au cours du temps de la concentration d'oxygène (Fig. 3.7) avec la température de l'eau (Fig. 3.6) on peut observer une correspondance : quand il y a une stratification de la température, il y a aussi une stratification de l'oxygène. Dans ce cas, l'effet réaération et production primaire surpassent l'effet des différences de solubilité dues à des différences de température (Fig. 3.8 et 3.9).

D'une manière générale, nous pouvons considérer le lac San Jacinto comme bien oxygéné durant toute l'année (ou presque) en conséquence des mouvements d'eau continus et à une production primaire qui n'est pas excessivement élevée, limitant la sédimentation de la matière organique vers l'hypolimnion (voire section 2.2.2). Cette bonne oxygénation de toute la colonne d'eau favorise les conditions de vie des différents organismes hétérotrophes comme les poissons, le zooplancton, le zoobenthos, les microorganismes qui dégradent la matière organique, etc.

3.2.4. Conductivité de l'eau

La conductivité est un indicateur de la quantité d'ions ou sels existants dans l'eau. Ces ions comme le Mg^{2+} et le Ca^{2+} sont des micronutriments essentiels pour le métabolisme des algues et du phytoplancton et d'autres organismes. Pour cela, on observe en générale, une augmentation de la conductivité avec la profondeur. Le processus inverse se produit dans le fond où la libération d'ions a lieu. Mais la source principale de ces ions est la dissolution des roches du bassin. Ainsi, les lacs situés dans bassin versant comportant des roches calcaires présentent des conductivités plus élevées suite aux apports importants d'ions.

Le Lac San Jacinto a une très faible conductivité ($33,6 \mu\text{S.cm}^{-2}$ en moyenne, maximum de $40,8 \mu\text{S.cm}^{-2}$ et minimum de $29,5 \mu\text{S.cm}^{-2}$). Ces valeurs sont assez homogènes tant dans la colonne d'eau qu'au cours du temps.

La très faible conductivité est certainement liée au type de sol du bassin versant du lac (de nature sédimentaire avec roches argileuses, qui ne sont pas très chargées en ions et très peu solubles).

La faible conductivité et en particulier la pauvreté en calcium, important pour la croissance des animaux, peut être un facteur limitant par la production du lac.

3.2.5. Nutriments dans l'eau

Les principaux macronutriments du phytoplancton sont l'azote et le phosphore. La silice peut avoir son importance notamment pour la croissance des diatomées et certaines Chrysophycées qui l'utilisent comme constituant de structures particulières (valves ou écailles). Normalement les nutriments dans les lacs stratifiés sont répartis différemment dans la colonne d'eau : dans l'épilimnion la concentration en nutriments est faible due à la consommation des organismes autotrophes comme le phytoplancton ; en profondeur, la concentration de nutriments augmente due à la sédimentation et au recyclage et à la diminution de la consommation (par la disparition des organismes autotrophes à cause d'un manque de lumière). Dans le lac San Jacinto la distribution verticale des nutriments est uniforme car ils sont présents à faible concentration et en plus, les épisodes de mélange sont fréquents.

Le phosphore est assimilé principalement sous forme d'orthophosphates (PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-), qui correspondent approximativement au SRP (voire section 2.3.3 de l'introduction). Dans le lac San Jacinto, les concentrations de phosphore dissous ou SRP sont très faibles et plus ou moins constantes au cours du temps. Les valeurs moyennes dans l'épilimnion du point principal (Presa) sont de $4,20 \mu\text{g P-PO}_4\text{.L}^{-1}$ et la valeur maximale de $9,16 \mu\text{g P-PO}_4\text{.L}^{-1}$ le 24/04/07 (fin de la saison des pluies). Dans les différents bras qui reçoivent l'eau des affluents (rivière Molino, rivière Tolomosa et Quebrada Tablada), les concentrations sont aussi très faibles et similaires à celles de Presa à l'exception du bras Norte (affluent Molino) qui affiche des valeurs de SRP supérieures dans une bonne partie de la saison des pluies, avec une moyenne de $5,25 \mu\text{g P-PO}_4\text{.L}^{-1}$ et un pic de $15,2 \mu\text{g P-PO}_4\text{.L}^{-1}$ (Fig. 3.10). L'évolution des concentrations de SRP au cours du temps montre une diminution au cours de la saison sèche vers des valeurs proches de la limite de détection (de $5 \mu\text{g P-PO}_4\text{.L}^{-1}$). Cette diminution est probablement liée au régime hydrologique qui fait que les apports en phosphore entraînés par les eaux de pluies à partir du bassin versant diminuent.

La concentration de phosphore total augmente en saison sèche. Ceci est particulièrement visible dans les différents bras (Fig. 3.11). La moyenne dans le point central (Presa) a été de $240 \mu\text{g P.L}^{-1}$ et la valeur maximale de $600 \mu\text{g P.L}^{-1}$ le 30/05/07. Dans les bras ces valeurs sont supérieures à celles du lac, tant les valeurs moyennes que les valeurs maximales (voir Tab. 3.1).

Tab. 1. Valeurs de phosphore total des Bras du lac exprimés en mg.L^{-1} .

	B. Norte	B. Oeste	B. Este
Valeur moyenne	0,32	0,26	0,27
Valeur maximal	1,09	0,88 (29/03/07)	0,80

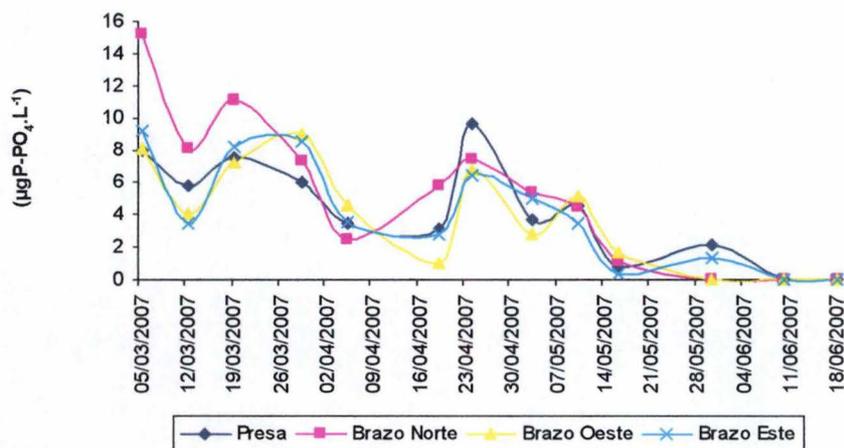


Fig. 3.10 Phosphore dissous dans l'épilimnion vers le temps des différents points d'échantillonnage. (Lac San Jacinto, 2007)

Une bonne partie du phosphore total correspond au phosphore contenu dans les microorganismes mais aussi celui qui est lié aux particules. L'augmentation des valeurs de phosphore total durant la saison sèche correspond probablement à la diminution du débit qui rentre dans le lac, ce qui diminue la dilution des apports. Comme dans les bras la diminution du niveau d'eau (profondeur) est significative, la remontée de nutriments des sédiments est plus propice, ce qui pourrait expliquer ces variations de phosphore total, plus significatives dans les bras que dans le point central (Presa).

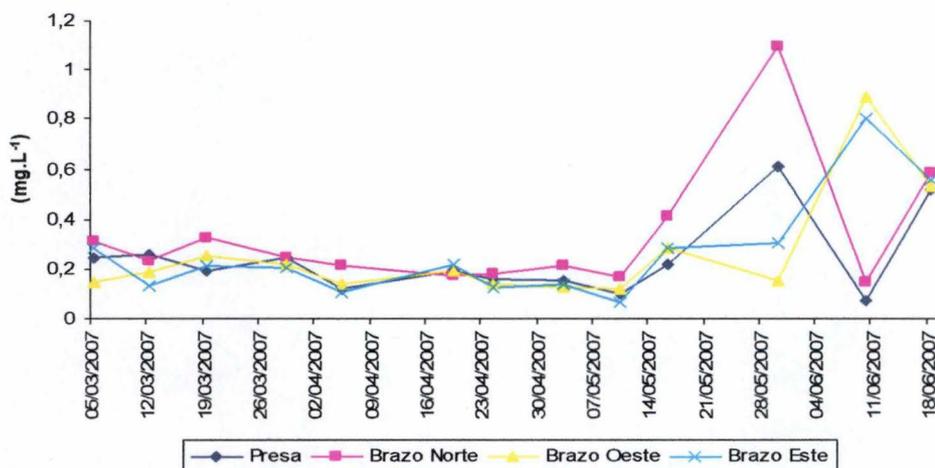


Fig. 3.11 Concentrations de phosphore total dans l'épilimnion au cours du temps dans les différents points d'échantillonnage (Lac San Jacinto, 2007)

Différentes formes d'azote sont assimilables par le phytoplancton : formes minérales (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^-), gazeuse (N_2) et organiques (NOD, azote organique dissous). L'ammonium NH_4^+ est la forme d'azote directement assimilée préférentiellement par les végétaux : elle peut être utilisée sans aucune modification pour la synthèse protéique. Les nitrites jouent un rôle peu important dans l'alimentation

azotée des algues étant donné qu'ils se trouvent généralement en faible concentration dans les milieux aquatiques. Les nitrates deviennent les principales sources d'azote lorsque la concentration en NH_4^+ diminue et atteint une valeur seuil de l'ordre de $0,5 \mu\text{M}$ (Descy 2005). Les autres formes d'azote assimilables sont l'azote organique dissous provenant de l'hydrolyse de substances organiques, comme des acides aminés, et le diazote qui est assimilé par les cyanobactéries et autres bactéries qui fixent l'azote atmosphérique.

Les concentrations de NH_4^+ dans le lac San Jacinto ont une évolution parallèle dans tous les points de échantillonnage et les concentrations moyennes varient entre $0,027$ et $0,015 \text{ mg N-NH}_4^+ \cdot \text{L}^{-1}$. Les valeurs maximales varient entre $0,59$ et $0,39 \text{ mg N-NH}_4^+ \cdot \text{L}^{-1}$ à l'exception du $29/03/07$ dans le bras Oeste où la concentration de NH_4^+ arrive à $0,12 \text{ mg N-NH}_4^+ \cdot \text{L}^{-1}$ (Fig. 3.12).

Les concentrations de NO_2^- sont très faibles dans tout le lac, avec des valeurs moyennes entre $0,34$ - $0,58 \mu\text{g N-NO}_2^- \cdot \text{L}^{-1}$ au point d'échantillonnage principal (Presa). Les valeurs les plus élevées correspondent aux bras Oeste et Este (entre 3 et $1,9 \mu\text{g N-NO}_2^- \cdot \text{L}^{-1}$). La distribution au cours du temps semble diminuer, pour arriver à des valeurs proches de zéro dès l'arrivée de la saison sèche (Fig. 3.13).

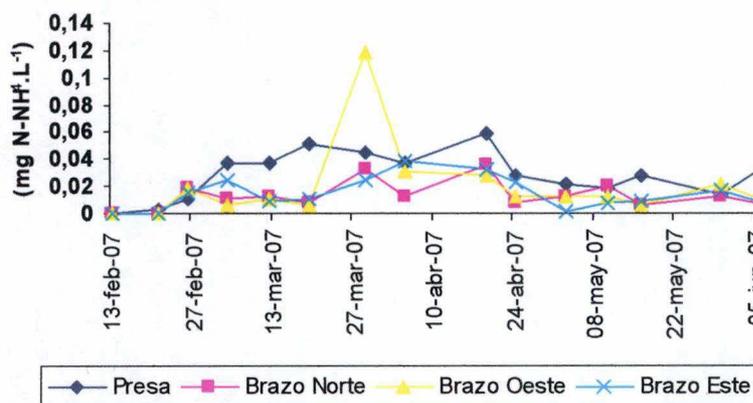


Fig. 3.12 Evolution de la concentration de N-NH_4^+ dans l'épilimnion au cours du temps dans les différents points d'échantillonnage (Lac San Jacinto, 2007)

Les valeurs de NO_3^- sont aussi très faibles dans l'ensemble du lac, avec valeurs moyennes entre $0,42$ et $0,49 \text{ mg N-NO}_3^- \cdot \text{L}^{-1}$ au point d'échantillonnage principal (Presa). Les valeurs maximales (entre $0,06$ et $0,11 \text{ mg N-NO}_3^- \cdot \text{L}^{-1}$) ont été observées dans les bras Norte et Este, et le minimal à la Presa. L'évolution au cours du temps est similaire dans tous les points et il n'y a pas de différence significative d'une saison à l'autre (Fig. 3.14). Nous pouvons toutefois observer deux pics durant la saison des pluies. Par exemple un pic maximal apparaît le $5/03/07$, surtout dans le bras Este, et diminue progressivement ensuite jusqu'à atteindre un minimum le $12/03/07$.

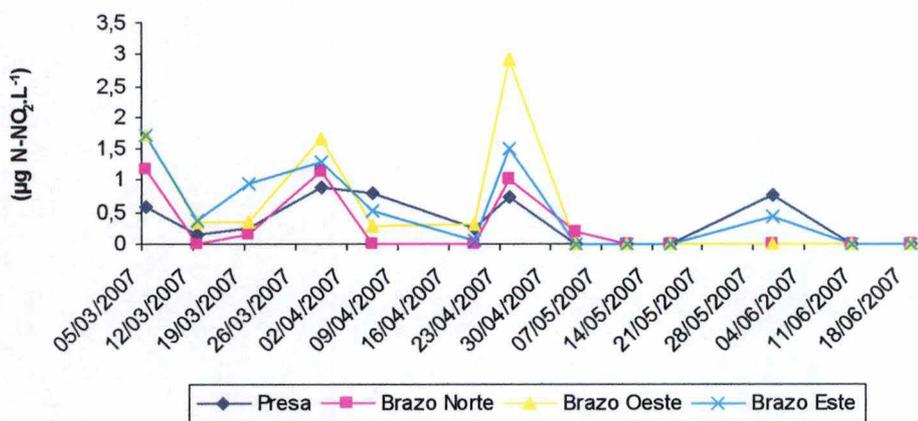


Fig. 3.13 Concentrations de nitrites (en $\mu\text{g N-NO}_2^+ \cdot \text{L}^{-1}$) dans l'épilimnion au cours du temps dans les différents points d'échantillonnage (Lac San Jacinto, 2007)

En général, on peut constater que la quantité de nutriments dans le lac San Jacinto est faible tant en saison des pluies qu'en saison sèche. Toutefois il faut tenir compte des apports ponctuels provenant du bassin versant (observés dans les différents bras). Les concentrations sont plus ou moins constantes au cours du temps, à l'exception du phosphore total, qui augmente durant la saison sèche, ce qui serait lié à une diminution du niveau d'eau.

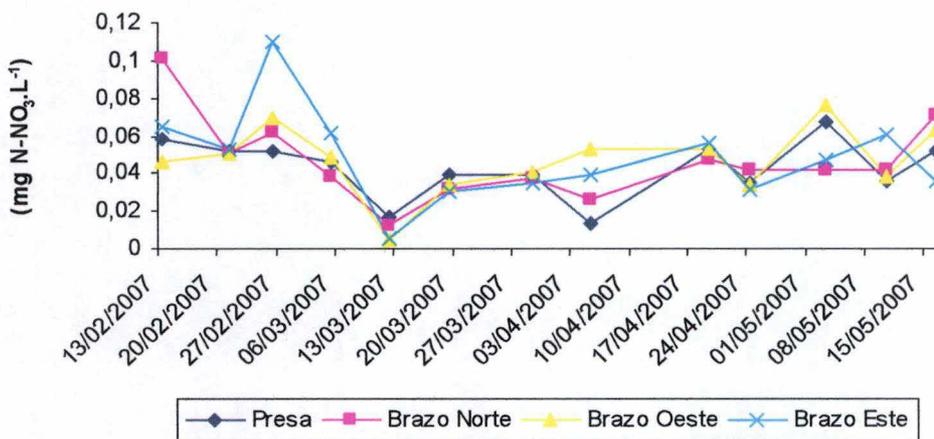


Fig. 3.14 Concentration en nitrates (en $\text{mg N-NO}_3^+ \cdot \text{L}^{-1}$) dans l'épilimnion au cours du temps dans les différents points d'échantillonnage (Lac San Jacinto, 2007)

3.2.6 pH de l'eau

Le pH est la mesure de la concentration en protons dissous dans l'eau. Quand la concentration de ces protons est supérieure à 10^{-7} , on parle d'une eau acide. Par contre, lorsqu'elle est inférieure à 10^{-7} , on a une eau basique ou alcaline.

Dans la nature, ce sont les formes de C inorganique qui déterminent le pH d'une eau. La concentration des différentes formes de C inorganique dans l'eau dépendent des:

- processus de dissolution des roches (et de la nature des roches du bassin versant)
- des équilibres et des processus physico-chimiques
- des activités biologiques

Dans les premiers mètres de la colonne d'eau, les algues consomment le CO_2 (dissous) ce qui va faire tendre la réaction vers la formation de CO_2 à partir du HCO_3^- provenant de la dissolution des roches. Bien que les plantes assimilent toujours plus facilement le CO_2 , celles qui peuvent utiliser les HCO_3^- ne seront jamais en manque de carbone inorganique, dont la fixation photosynthétique fait augmenter le pH de l'eau.

Au plus la profondeur augmente, au plus il y a production de CO_2 , du fait de la dégradation de la matière organique et de la respiration des organismes aquatiques. En augmentant la concentration de CO_2 , on va aller vers la formation de carbonate (CO_3^{2-}), ce qui va libérer beaucoup de protons dans l'eau et donc diminuer le pH.

L'équilibre des réactions des différentes formes de carbone inorganique dans l'eau est représenté dans la formule suivante:



Quand le métabolisme prédominant dans l'eau est l'autotrophe, l'équilibre se déplace vers la gauche et il y a une diminution de protons et partant augmentation de l'alcalinité du milieu. Le processus inverse quand le métabolisme prédominant est hétérotrophe, avec une acidification du milieu. (Descy, 2006).

L'alcalinité du milieu est un facteur qui représente l'état métabolique du milieu : dans eaux alcalines les variations de pH sont faibles et il y a plus de production; dans les eaux acides les variations de pH sont plus grandes et il y a moins de production car les organismes autotrophes peuvent être limités par le carbone (Wetzel, 1983).

Les eaux de le lac Sant Jacinto ont un pH moyen de 7,19 et les valeurs varient entre 5,9 et 8,9. Les variations verticales dans la colonne d'eau dans la saison des pluies (période de stratification) sont importantes ; le pH dans l'épilimnion est plus élevé et diminue avec la profondeur. Pendant la saison de sèche il y a une homogénéisation dans toute la colonne d'eau avec un pH proche de la neutralité (entre 7 et 7,5).

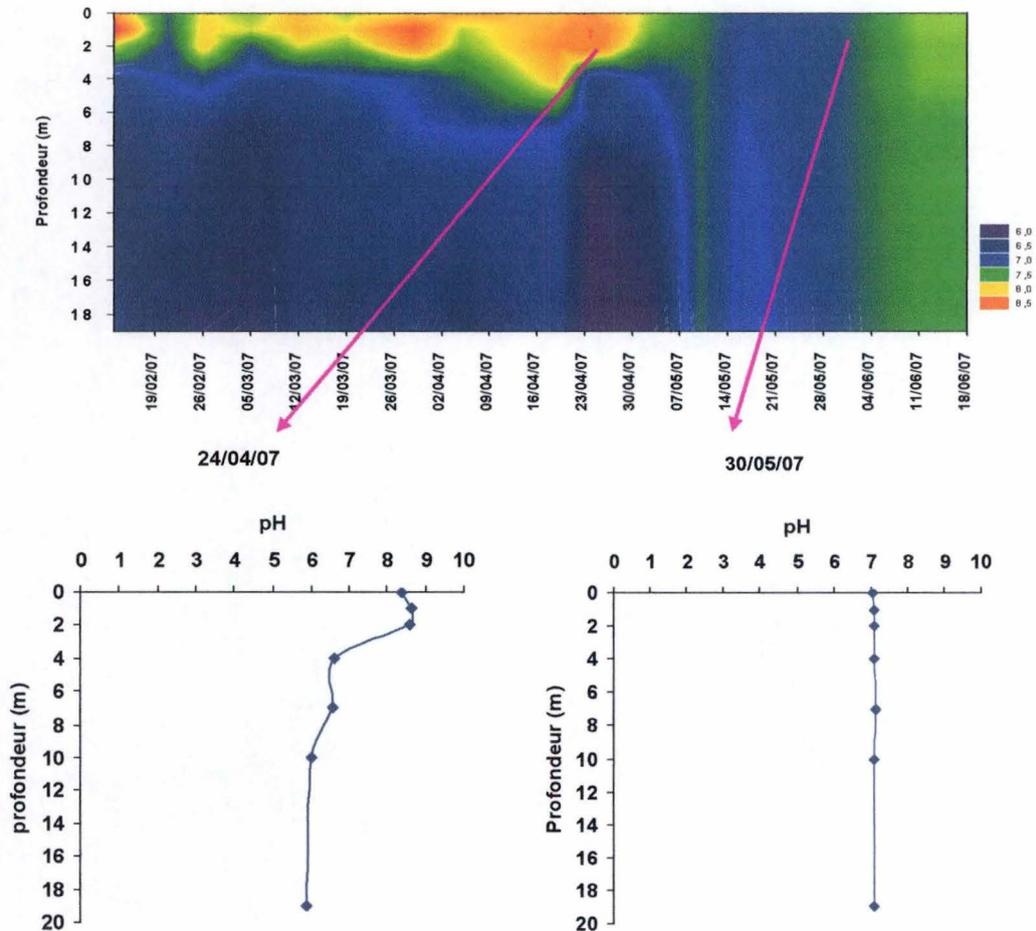


Fig. 3.15. Evolution du pH au cours du temps dans le point d'échantillonnage principal (Presa), et profils verticaux du 24/04/07 et du 30/05/07 (Lac San Jacinto, 2007)

La nette stratification au niveau du pH pendant la saison de pluies (due à la stratification thermique) est certainement liée à l'activité biologique, notamment du phytoplancton proche de la surface. Pour cette raison la zone à pH plus élevé est de plus en plus profonde à mesure que zone euphotique augmente (avec l'arrivée de la saison sèche). Les valeurs de pH plus bas dans les eaux profondes sont certainement liées à l'activité hétérotrophe. Toutefois, à l'arrivée de la saison sèche le mélange d'eau homogénéise toute la colonne d'eau et ces différences entre la surface et le fond ne sont plus visibles (Fig. 3.15).

En résumé, le pH au lac Sant Jacinto est proche de la neutralité, mais avec les périodes de stratification (surtout durant la saison de pluies) les eaux tendent à devenir plus alcalines en surface suite à la activité des organismes autotrophes et à s'acidifier en profondeur par l'activité des organismes hétérotrophes.

3.3 BIOMASSE ET COMPOSITION DU PHYTOPLANCTON

La biomasse algale comporte la grande majorité de la matière organique présente à un moment donné dans un échantillon de seston. Dans un lac, elle varie typiquement avec la profondeur : elle est homogène dans la zone de mélange et décroît au-delà de celle-ci, sauf s'il y a des communautés bien développées en profondeur (DCM : « *deep chlorophyll maxima* ») (Descy, 2005). La méthode la plus simple pour évaluer la biomasse totale du phytoplancton est la mesure de la chlorophylle *a* (Chl *a*), qui est présente chez toutes les algues.

La quantité moyenne de chlorophylle *a* dans le lac est de 9,46 mg.m⁻³ mais cette moyenne varie selon les différents points d'échantillonnage. Les points Norte et Este présentent les concentrations moyennes plus élevées et la Presa les concentrations les plus faibles (Tab. 3.3 et fig. 3.16).

Table 3.3 Concentrations moyenne de chlorophylle *a* dans les différents points d'échantillonnage (Lac San Jacinto, 2007).

	<i>Presa</i>	<i>Norte</i>	<i>Oeste</i>	<i>Este</i>	<i>total</i>
Concentration Chl <i>a</i> (mg.m ⁻³)	6,32	12,38	9,00	10,13	9,46

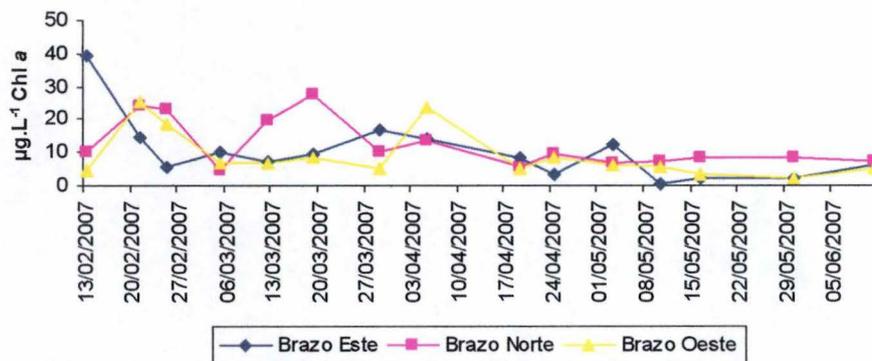


Fig.3.16 Evolution de la concentration de Chl *a* au cours du temps dans les bras du Lac San Jacinto (2007).

L'évolution de la biomasse phytoplanctonique au cours du temps a montré deux principales tendances: les valeurs de biomasse les plus élevées sont observées pendant la saison des pluies et d'une manière générale plus faibles en saison sèche (Figs. 3.18 et 3.19) ; La biomasse algale tend à être plus concentrée dans les premiers mètres (la plus part de la biomasse est située à 1 m de profondeur). Le DCM a tendance à se former de plus en plus profondément au cours de la saison sèche (Fig. 3.17) puisque la zone euphotique augmente pendant cette période (voir plus haut la section transparence de l'eau).

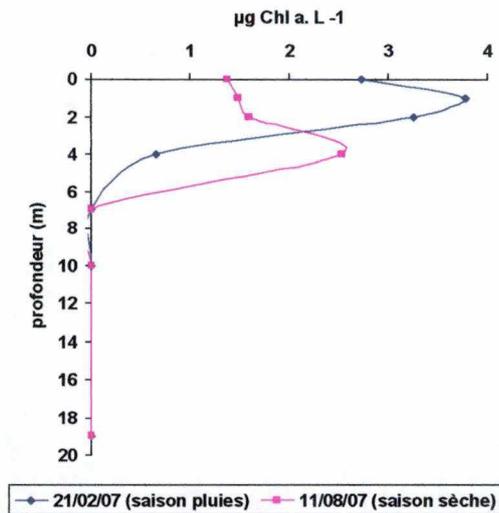


Fig. 3.17 Profils typiques de concentration de chlorophylle a en fonction de la profondeur, un en saison de pluies (le 21/02/07) et l'autre en saison sèche (le 11/08/07). (Lac San Jacinto, 2007).

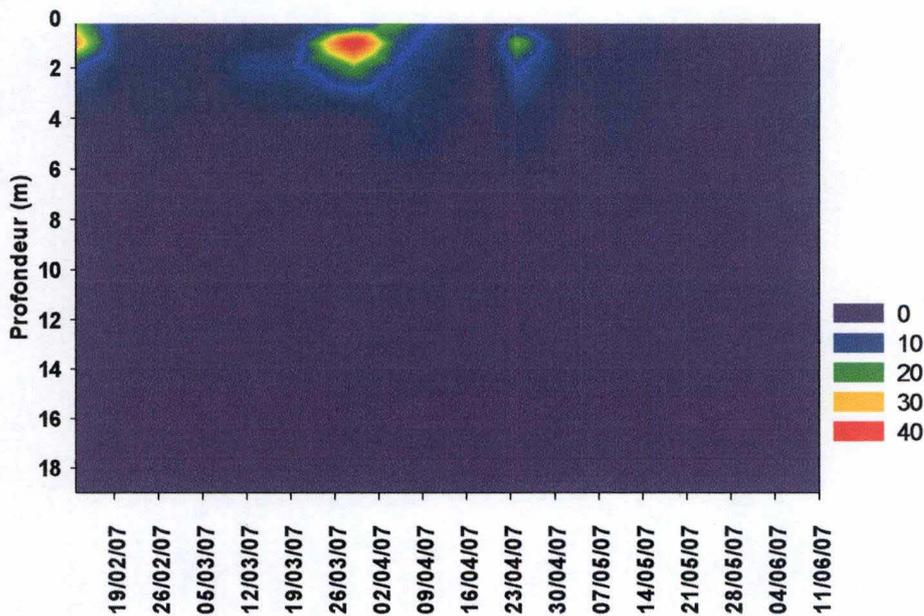


Fig. 3.18 Evolution de la concentration de chlorophylle a au cours du temps au point d'échantillonnage principal (Presa), exprimé en $\mu\text{g chl a.L}^{-1}$ (Lac San Jacinto, 2007).

Durant la saison de pluies les variations de concentration de la biomasse d'un jour à autre sont très significatives et il peut y avoir des concentrations de 17 mg.m^{-3} et 2 mg.m^{-3} quelques jours plus tard. On peut expliquer ce phénomène par le fait que la vidange fait par le haut quand il y a trop d'eau dans le barrage (Fig. 3.19).

Dans la saison des pluies nous trouvons deux grands pics de biomasse à la fin du mois de mars (le 19/03/07 et le 26/03/07) et à la fin du mois d'avril (le 24/04/07), correspondant à des pics de concentration en SRP (Figs. 3.12 et 3.18).

En résumé, nous pouvons dire que la biomasse phytoplanctonique dans le lac est relativement faible, ainsi que les nutriments, correspond à des valeurs dans la gamme mésotrophe (Wetzel, 1983).

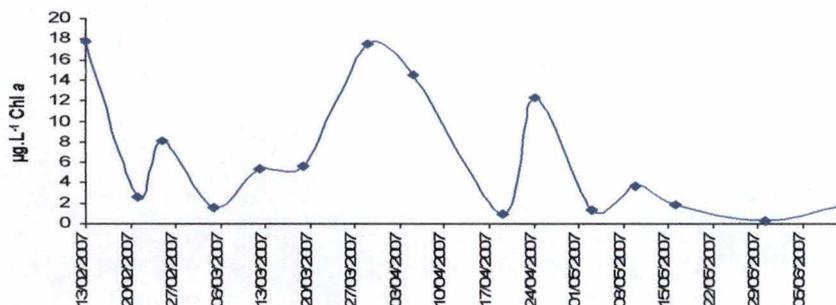


Fig.3.19 Evolution de la concentration en Chlorophylle a au cours du temps au point de prélèvement principal (Presa). (Lac San Jacinto, 2007).

La composition de la communauté algale est présentée sur base de l'analyse des pigments algaux pour le suivi de la biomasse des classes de phytoplancton. Les résultats des différentes classes d'algues sont illustrés dans la Fig. 3.20. Le phytoplancton est très clairement dominé par les dinoflagellés. Les autres groupes d'algues sont présents en très petite quantité, pratiquement insignifiante en comparaison avec les dinoflagellés.

L'essentiel de la production primaire planctonique et la dynamique phytoplanctonique au cours du temps sont largement dominés par les dinoflagellés. Cette n'est en fait représentée que par une espèce de *Peridinium* (photo 1). Un nombre très important d'espèces de ce genre sont hétérotrophes ou mixotrophes. La position trophique de cette espèce en particulier reste à déterminer. Un trait biologique qui explique le succès de ces organismes dans un tel milieu est la capacité de déplacement vertical, grâce à sa taille et à ses deux flagelles, qui lui permettent de s'adapter aux conditions de lumière et nutriments idéales dans la colonne d'eau. Il est bon de rappeler ici que seules les cellules mobiles de grande taille peuvent se déplacer effectivement dans l'eau, du fait qu'elles ont un « Reynolds number » réduit : ce nombre exprime la viscosité cinématique, qui est inversement proportionnelle à la taille des particules se déplaçant dans l'eau. Ainsi, des petites cellules, même si elles sont flagellées, sont incapables de se déplacer dans un milieu trop visqueux pour elles (Purcell, 1977). Ainsi, les conditions de turbidité particulièrement élevées du Lac san Jacinto n'affectent pas beaucoup *Peridinium* sp., car il a développé des stratégies pour migrer vers la surface pour obtenir une lumière suffisante pour sa photosynthèse, alors qu'en séjour en profondeur peut lui permettre d'accéder à des nutriments en concentration plus élevées qu'en surface, ou encore d'échapper à la prédation par le zooplancton ou autres prédateurs invertébrés.

Selon la classification fonctionnelle développée par Reynolds *et al.* (2002) l'assemblage présent au lac San Jacinto serait la L₀, typique de l'épilimnion de lacs mésotrophes pendant l'été, qui tolère très bien la ségrégation de nutriments, mais qui est sensible aux périodes de mélange prolongées.

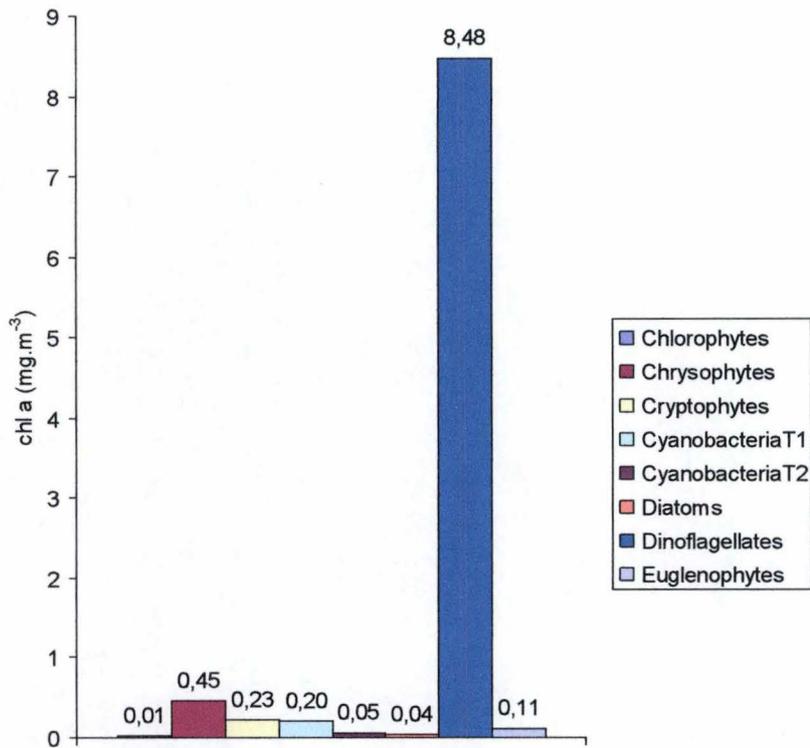


Fig. 3.20. Concentrations moyennes en chlorophylle a des différents groupes du phytoplancton de les 4 points d'échantillonnage (Lac San Jacinto, 2007).

Comme le *Peridinium* sp. a été très abondant tout le temps, la dynamique de la biomasse décrite antérieurement correspond quasiment à la distribution de cette espèce, soit une plus grande abondance en saison des pluies et une diminution pendant la saison sèche. Sa distribution dans la colonne d'eau est variable mais souvent, les valeurs maximales sont à 1m de profondeur (Fig. 3.21).

La variabilité des communautés phytoplanctoniques dans l'ensemble des points d'échantillonnage sont négligeables, les dinoflagellés sont dominant partout. Toutefois, des différences apparaissent au niveau de la biomasse totale. Les bras avec à plus forte biomasse sont les bras Norte avec une quantité de dinoflagellés proche des 16 mg Chl a. m⁻³ en saison des pluies et 8 mg Chl a. m⁻³ en saison sèche ; et le bras Este avec une quantité de dinoflagellés proche des 12 mg Chl a. m⁻³ en saison des pluies et 7 mg Chl a. m⁻³ en saison sèche. Par contre, la biomasse dans les bras Oeste et Presa sont nettement inférieurs, avec une valeur moyenne minimale dans Presa d'un peu plus de 8 mg Chl a. m⁻³ pendant la saison des pluies et une valeur de 5 mg Chl a. m⁻³ en saison sèche (Fig.22).

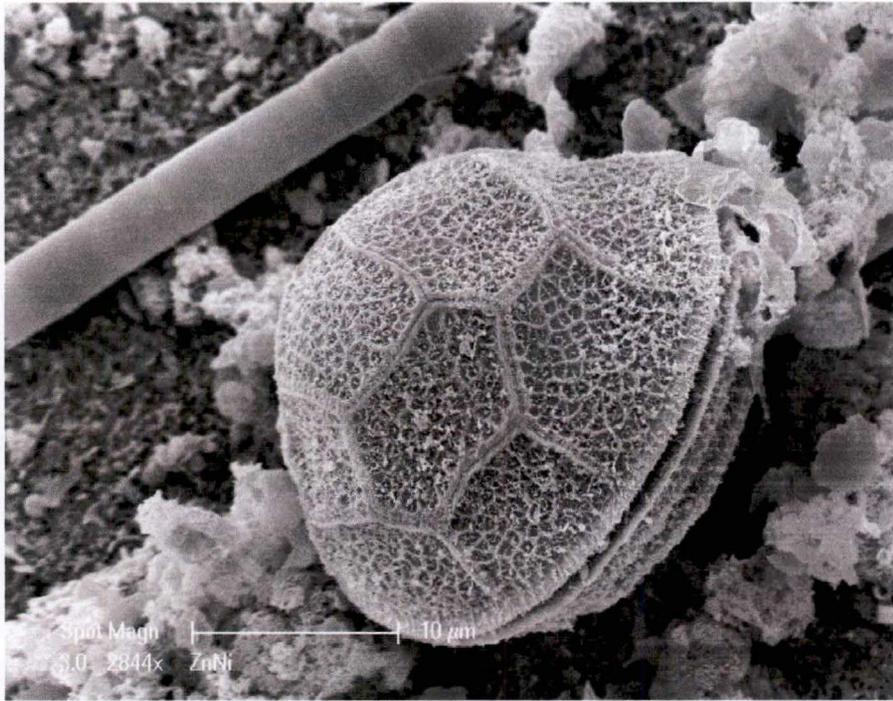


Photo1 *Peridinium* sp. au microscope électronique à balayage dans un échantillon du lac San Jacinto.

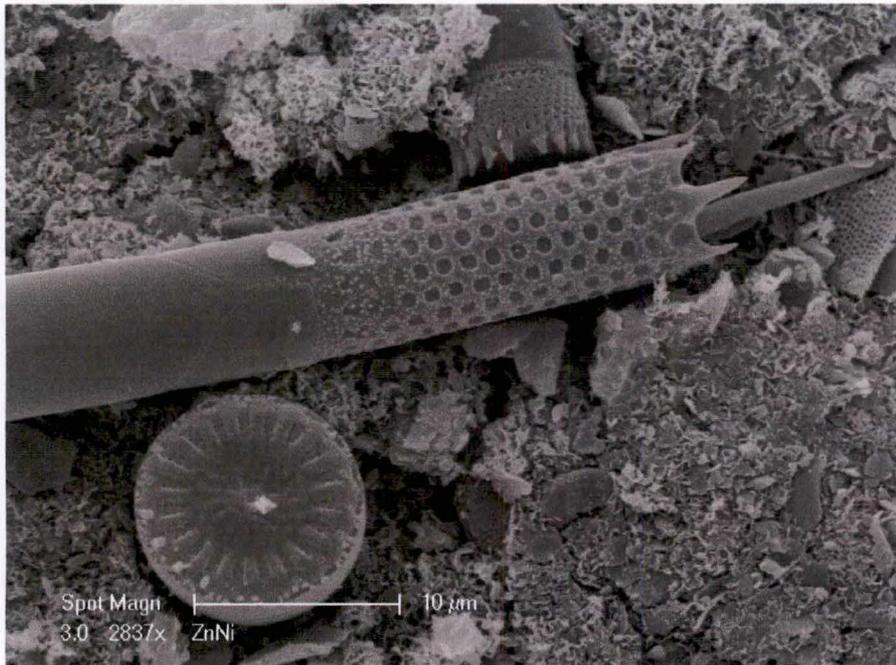


Photo 2. Diatomées centriques au microscope électronique a balayage dans un échantillon du lac San Jacinto.

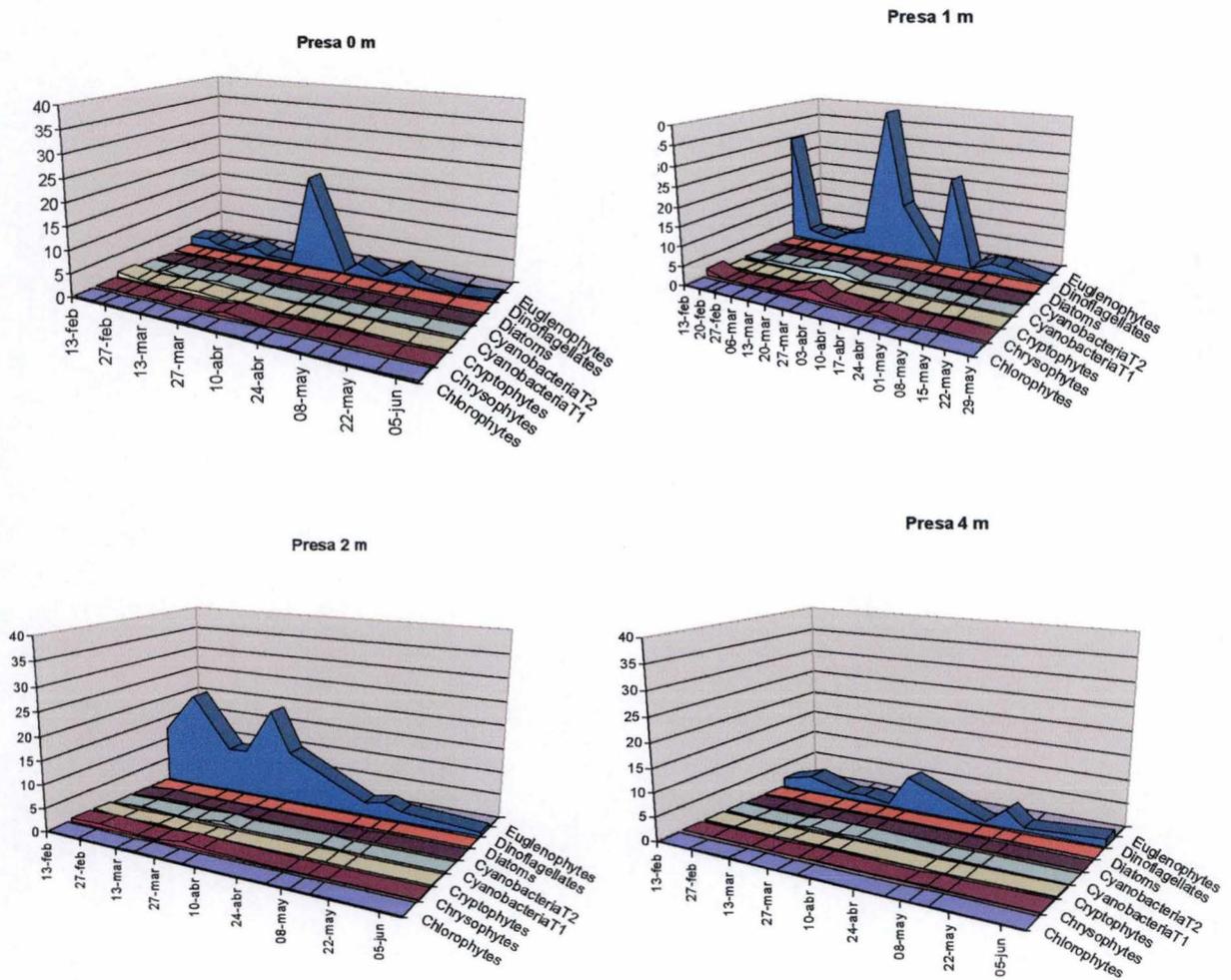


Fig. 3.21 Evolution des communautés phytoplanctoniques (en $\text{mg}_{\text{eq}} \text{Chl } a \cdot \text{m}^{-3}$) à différentes profondeurs de la zone euphotique au cours du temps dans le point d'échantillonnage principal (Presa). (Lac San Jacinto, 2007).

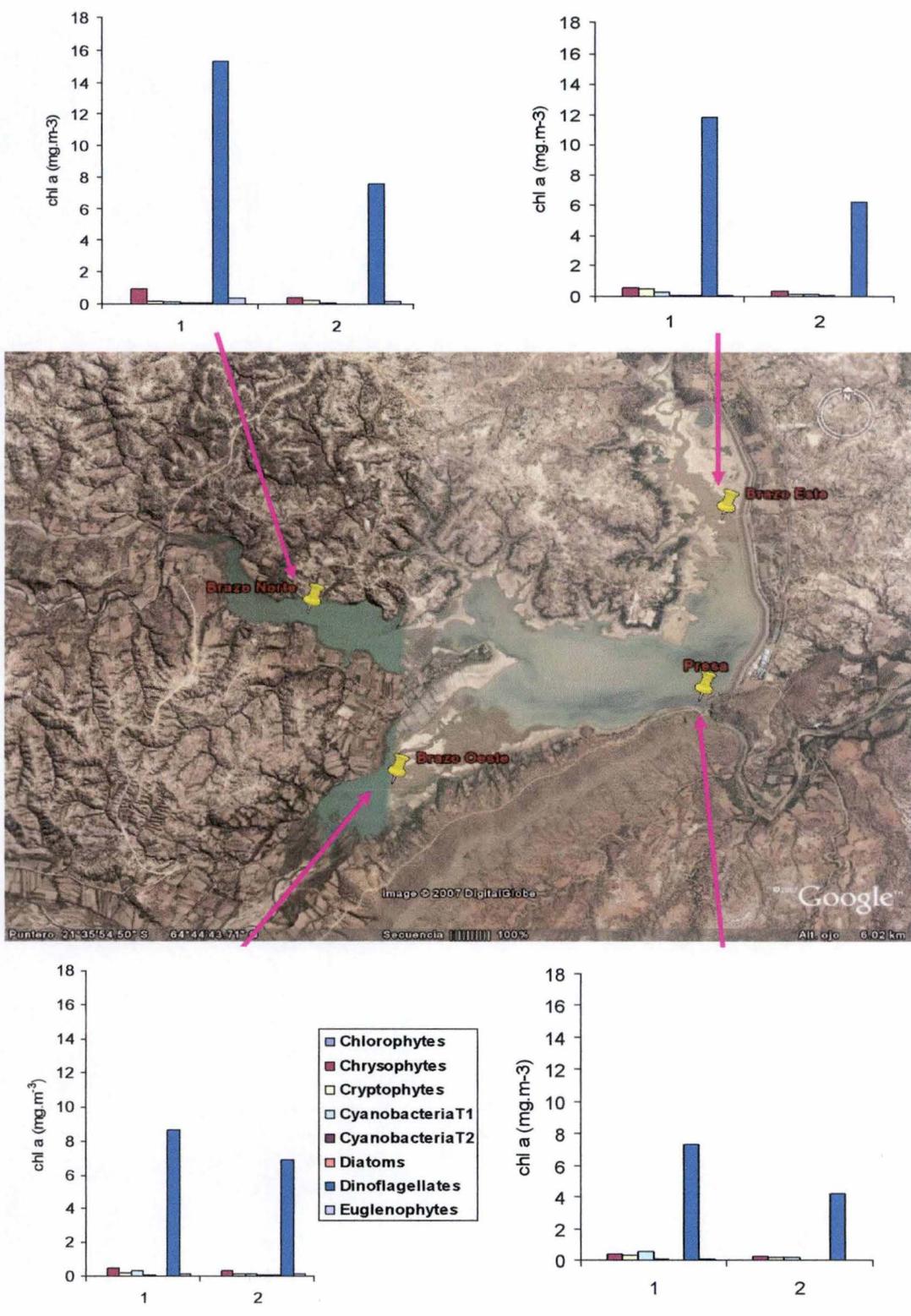


Fig. 3.22 Composition des communautés phytoplanctoniques (en mg_{eq} Chl a.m⁻³) dans les différents points d'échantillonnage et dans les deux saisons (1: saison des pluies ; 2: saison sèche). (Lac San Jacinto, 2007).

3.4 RAPPORTS ELEMENTAIRES DANS LE SESTON

Table 2. Valeurs seuil de rapports élémentaires qui expriment la limitation nutritionnelle du phytoplancton (Hecky et al., 1993)

Ratio	Deficiency	Degree of nutrient deficiency		
		None	Moderate	Severe
C:N	N	<8.3	8.3-14.6	>14.6
N:P	P	<22	—	>22
C:P	P	<129	129-258	>258
C:Chl <i>a</i>	General	<4.2	4.2-8.3	>8.3
APA:				
Chl <i>a</i>	P	<0.003	0.003-0.005	>0.005

(matière en suspension totale, contenant le plancton). Les valeurs qui indiquent la déficience en nutriments du phytoplancton d'eau douce sont présentées dans le Tab. 2. (Hecky et al., 1993).

Les valeurs du rapport C:N obtenus dans le lac San Jacinto sont la plupart du temps supérieures à 8.3, et selon les valeurs établies par Hecky et al. (1993) le phytoplancton du lac San Jacinto aurait un déficit modéré en azote durant la saison de pluies. Cette limitation semble diminuer avec l'arrivée de la saison sèche puisque le rapport C:N est un peu bas que 8.3 les dernières semaines de prélèvement (voire fig. 3.23).

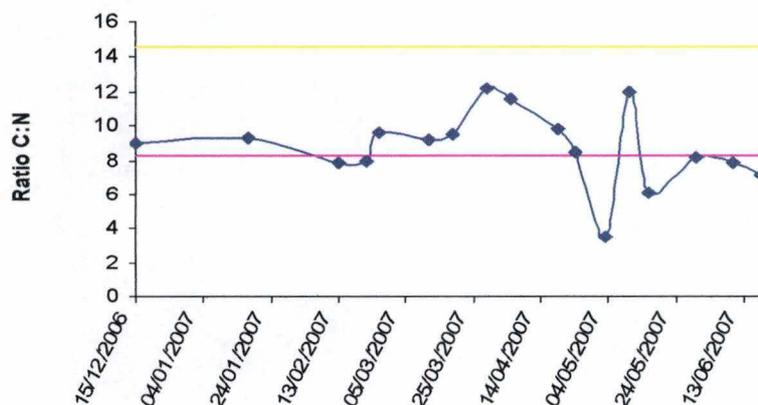


Fig. 3.23 Relation C:N au cours du temps au point de prélèvement Presa. La ligne rose indique la limite inférieure d'une limitation modérée, la ligne jaune indique la limite inférieure d'une limitation sévère. (Lac San Jacinto, 2007).

Les rapports C:P et N:P indiquent des déficiences en phosphore dans le seston. Selon Hecky et al. (2003) valeurs de C:P largement supérieures à 258 sont symptôme d'une forte limitation en phosphore. En effet, les valeurs de C:P dans le lac San Jacinto sont la plupart du temps supérieures à 258 et jamais plus bas que 129. Les valeurs de N:P sont presque toujours supérieures à 22, ce qui selon Hecky et al. (1993) confirme la limitation par le phosphore (Figs. 3.24 et 3.25).

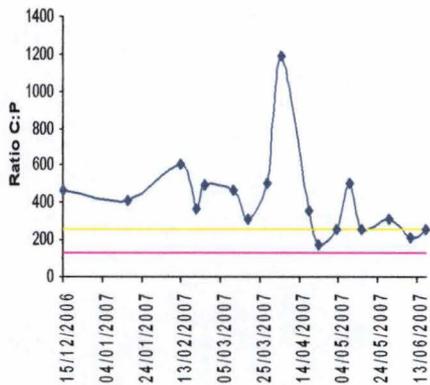


Fig.3.24 Relation C:P au cours du temps au point de prélèvement Presa. La ligne rose indique la limite inférieure d'une limitation modérée, la ligne jaune indique la limite inférieure d'une limitation sévère. (Lac San Jacinto, 2007).

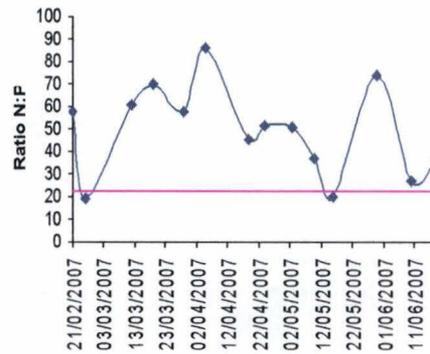


Fig.3.25 Relation N:P au cours du temps au point de prélèvement Presa. La ligne rose indique la limite inférieure d'une limitation par le P. (Lac San Jacinto, 2007).

En résumé, le lac San Jacinto présente des concentrations de nutriments (phosphore et azote) très faibles, ce qui entraîne une limitation en nutriments, surtout en phosphore, ce qui est indiqué par les rapports élémentaires dans le seston. La biomasse phytoplanctonique est plus élevée pendant la saison des pluies quand la quantité d'apports en nutriments (par les pluies qui drainent tout le bassin versant) est plus élevée. Toutefois, ces pluies entraînent aussi des quantités énormes de MES ce qui justifie les faibles transparences observées à cette époque de l'année. Les organismes les plus adaptés à des telles conditions sont les dinoflagellés, qui dominent largement le peuplement algal. Les rapports C:N et C:P élevés (pour le phytoplancton) à cette époque de l'année suggèrent que ces dinoflagellés pourraient avoir un régime mixotrophe, ingérant des bactéries pour obtenir les nutriments déficients dans l'eau. L'arrêt des pluies et la diminution des apports en nutriments et des MES provoque une augmentation de la profondeur de la zone euphotique mais aussi une diminution de la biomasse algale. Dans ces conditions, les dinoflagellés sont sûrement plus vulnérables au *grazing* par le zooplancton et comme le prévoit l'approche des groupes fonctionnels de Reynolds *et al.* (2002), ces organismes ne sont pas adaptés à des périodes de mélange trop importants. Enfin, une diminution de la température de l'eau pourrait aussi justifier la recrudescence de cette population.

Selon la concentration de nutriments, le phosphore total ($\sim 0,3 \text{ mg.L}^{-1}$) et la chlorophylle *a* ($9,46 \text{ mg.m}^{-3}$) (pic maximum de $76,3 \text{ mg.m}^{-3}$) nous pouvons considérer le lac San Jacinto comme mésotrophe (Wetzel, 1983), ce qui est bien confirmé par le groupe fonctionnel de phytoplancton dominant dans ce lac. La profondeur Secchi n'est pas un paramètre à tenir en compte grâce à ce que la turbidité dans le lac San Jacinto n'est pas un paramètre déterminé par la biomasse phytoplanctonique sino par les MES.

3.5 PRODUCTION PRIMAIRE

Globalement, la photosynthèse des pigments chlorophylliens est un processus de transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique, qui permet la synthèse de nouvelles molécules organiques. De façon très simplifiée, le processus se résume comme suit:



L'activité photosynthétique peut donc se mesurer soit par l'assimilation du CO_2 soit par la production d' O_2 . Il y a, d'après cette équation, une mole d' O_2 fixé pour une mole de CO_2 assimilé. Cependant, dans des populations naturelles, le quotient O_2 produit / CO_2 assimilé (PQ ou quotient photosynthétique) est supérieur à 1 (souvent de l'ordre de 1,25); on doit en tenir compte dans les conversions, qui sont alors:

- 1 mole de CO_2 assimilé = 1,25 mole d' O_2 produit
- 1 mg de CO_2 assimilé = 3,3 mg d' O_2 produit

Les résultats de production primaire que nous avons correspondent aux mois de février et mars (saison des pluies). Il ne s'agit que d'une estimation préliminaire qui ne prétend pas être représentative de la productivité globale de ce système aquatique puisque il faudrait estimer cette production à des époques de l'année différentes et à des profondeurs bien particulières (là où se trouvent les dinoflagellés). Ainsi, des quelques incubations effectuées, la moyenne de production primaire obtenue pour cette période est de 4,15 $\text{O}_2 \text{ mg O}_2 \cdot \text{m}^{-2}$ et 1,25 $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$.

Nous pouvons observer un maximum de production primaire dans les jours 12/03/07 et 19/03/07 de 2,01 $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ et 2,45 $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$, respectivement, mais il ya une diminution très significative dans les semaines suivantes, avec une valeur 0,59 $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$. Cette valeur est le minimum observé et correspond a une concentration de chlorophylle *a* maximale (Fig. 3.26 et 3.27).

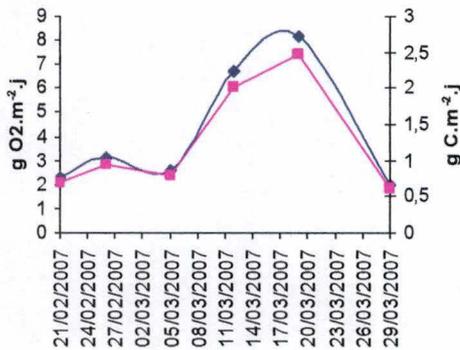


Fig. 26 Production primaire en oxygène et carbone pour les mois de février et mars. (Lac San Jacinto, 2007).

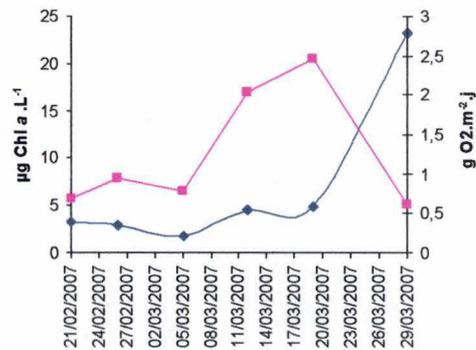


Fig. 27 Production primaire et Chl a pour les mois de février et mars. (Lac San Jacinto, 2007).

Les résultats obtenus de production primaire sont assez incomplets, et les données disponibles ne couvrent que de la saison des pluies. Dans le chapitre précédent nous avons discuté sur les facteurs qui conditionnent cette population particulière (lumière, biomasse phytoplanctonique, nutriments et mixotrophie).

En extrapolant les valeurs obtenus en ce période sur une année on obtiendrait une production de $454,8 \text{ g C m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ ce qui correspondrait à une production d'un lac mésotrophe ou eutrophe en zone tempérée (Margalef, 1983). Il est bien connu qu'à biomasse équivalente, les taux de production primaire sont généralement plus élevés dans zones intertropicales (Sarmiento, 2006).

En résumé, ces résultats de production primaire sont loin d'être concluants, plus de mesures seraient nécessaires, sur un gradient lumineux plus large. La mise en place d'un tel dispositif est un défi technique, suite à la faible épaisseur de la zone euphotique qui ne permet pas de disposer les différentes bouteilles à des intensités lumineuses graduellement moins intenses. De plus, les communautés de dinoflagellés sont souvent situées à des profondeurs bien précises et il est difficile d'intégrer leur production à toute la colonne d'eau.

4. CONCLUSIONS ET PRESPECTIVES

Ce mémoire a permis d'établir une caractérisation initiale du Lac San Jacinto. Elle confirme et complète les appréciations obtenues par les spécialistes en limnologie J.P. Descy et H. Sarmento dans les missions ponctuelles antérieures, dans le cadre du mini-projet FUCID. Cette étude a également contribué à compléter les observations réalisées par l'agronome spécialiste en production de poisson, F. Laviolette, dans le cadre des introductions de carpe commune dans le lac.

Des échantillonnages hebdomadaires dans le lac San Jacinto pendant la période de 13/02/07 au 18/06/07 a démontré deux structures très différentes de la colonne d'eau au niveau des paramètres physico-chimiques et de la biomasse algale, correspondant aux conditions contrastées de saison des pluies et de saison sèche. Ces observations confirment celles de Laviolette (2005) dans son rapport « Investigaciones limnológicas y pesqueras en el embalse San Jacinto, Tarija (Bolivia) ».

La turbidité élevée pendant la saison des pluies fait que la zone euphotique atteint à peine un mètre de profondeur. Au fur et à mesure que la saison de sèche arrive, la turbidité diminue progressivement et la profondeur de la zone euphotique augmente jusqu'à 4m.

Dans la saison de pluies la structure de la colonne d'eau a une tendance à la stratification thermique, qui a des répercussions dans la distribution verticale des concentrations d'oxygène dissous et de pH. Les températures de l'eau de surface sont assez élevées (23- 27 °C) et plus ou moins constants, et les eaux ont une turbidité extrêmement élevée due aux apports de MES à partir des affluents qui drainent un substrat sédimentaire argileux facilement érodé par l'action de la pluie. Toutefois, cette stratification peut être interrompue ponctuellement par l'action de l'eau de pluie (plus froide qui tombe sur la surface du lac) et du vent, qui provoquent des courants de convection et le mélange de toute la colonne d'eau. La vidange qui se fait par débordement du barrage en période de hautes eaux diminue le temps de séjour de l'eau dans le lac et contribue sans doute à réduire la stratification.

Au fur et à mesure que la saison sèche approche, les eaux tendent à se refroidir dans toute la colonne d'eau, suite aux faibles températures observées durant la nuit. Le réchauffement proche de la surface pendant la journée provoque une parfois une restratification (journalière), et l'atémixie est sûrement présente (voir section résultats et discussion). Durant la saison sèche la température de la colonne d'eau s'homogénéise, ce qui donne lieu à un mélange complet.

Les concentrations de nutriments (azote et phosphore) du lac sont très faibles et plus ou moins constantes dans les deux saisons et dans la colonne d'eau. Les apports des affluents sont assez faibles car les activités humaines dans le bassin versant comme l'industrie et l'agriculture extensive sont inexistantes. Les ratios C:N, C:P et N:P indiquent des limitations tant par l'azote comme par le phosphore, mais la limitation en phosphore semble être plus sévère.

L'algue dominante est le dinoflagellé *Peridinium* sp. L'évolution de la biomasse tend à diminuer avec l'arrivée la saison sèche. Il semble y avoir une apparente contradiction car les eaux sont plus transparentes à ce moment là, mais le *Peridinium*

sp. semble parfaitement adapté aux conditions de stratification et de faible lumière par sa mobilité, et en même temps très sensible au mélange prolongé. L'hypothèse de mixotrophie n'étant pas écartée, *Peridinium* sp. a certainement des avantages par rapport aux autres taxons qui ne sont jamais présents en grande quantité. Enfin, l'impact du zooplancton sur les populations de *Peridinium* sp. reste à déterminer. Les dinoflagellés sont connus pour être des « stratèges » K : leur relativement grande taille ne leur permet pas une croissance rapide, mais permet un stockage intracellulaire des nutriments pour faire face à des périodes de carence. Leur faculté de déplacement dans la colonne d'eau est un avantage pour migrer en profondeur afin d'y assimiler les nutriments dans les couches plus profondes des lacs. Dans le cas du San Jacinto, leur migration verticale leur permet en plus de rechercher la lumière adéquate pour leur photosynthèse dans les couches éclairées proches de la surface. Ce type d'adaptation est essentiel dans le cas de milieux comme le Lac San Jacinto, ce qui est bien démontré par la quasi-exclusion des autres algues.

Les données de production primaire sont incomplètes et correspondent à une courte période de la saison des pluies où la biomasse phytoplanctonique a des valeurs plus élevées. L'extrapolation à des valeurs de production annuelle est risquée et mène sans doute à une surestimation. Toutefois, nous pouvons estimer la production primaire à $4,15 \text{ mg O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$, ce qui correspondrait à environ $450 \text{ g C m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$, soit une productivité moyenne caractéristique de lacs mésotrophes (Wetzel, 2001). Une étude plus complète de la production primaire serait nécessaire mais la mise en place d'un dispositif qui puisse couvrir un gradient lumineux plus large peut s'avérer difficile, vu que la zone euphotique est très réduite. De plus, les communautés de dinoflagellés sont souvent situées à des profondeurs bien précises et il est difficile d'intégrer cette production à toute la colonne d'eau.

En résumé, nous pouvons classer le lac San Jacinto comme mésotrophe, avec des valeurs de nutriments et de biomasse algale relativement faibles, mais avec, à première vue, des valeurs de production primaire assez élevée pour cette gamme d'état trophique.

Le phosphore dissous qui rentre dans le système est préférentiellement adsorbé par les MES ce qui rend la disponibilité en phosphore dissous très faible. Il s'agit donc, à ce point de vue, d'un environnement extrême, à la fois par sa forte limitation en phosphore et par la turbidité importante qui rend l'accès à la lumière très difficile. Les MES ont donc un rôle primordial, en absorbant la lumière et en adsorbant le phosphore. La seule manière de contrôler de façon durable les entrées en MES serait de gérer de façon intégrée l'utilisation des sols dans l'ensemble du bassin versant. La déforestation systématique et l'érosion qu'y en découlent sont les principaux problèmes de gestion des autorités locales. Des actions ont été entreprises par la construction de bassins de sédimentation afin de retenir les sédiments en amont du lac, mais ces solutions s'avèrent fragiles et de courte durée. Des actions dans ce domaine sont essentielles, puisque les apports de sédiments ont une influence primordiale sur la productivité du lac, mais aussi sur le temps de vie du barrage qui se remplit rapidement et réduit le volume d'eau utile.

Nous espérons que ce document peut être un outil de travail pour les travaux postérieurs, soit d'un point de vue de la limnologie soit au niveau de la gestion et de l'exploitation des ressources piscicoles dans le lac San Jacinto.

5. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- A.P.H.A. (1992) Standard methods for the examination of water and wastewater (18th Edition), American Public Health Association, New York.
- Bourrelly P., (1976) Les algues d'eau douce. Tome 1 : algues vertes. Editions N. Boubée & Cie, Paris, 572 p.
- Bourrelly P., (1978) Les algues d'eau douce. Tome 2 : algues jaunes et brunes. Editions N. Boubée & Cie, Paris, 438 p.
- Bourrelly P., (1980) Les algues d'eau douce. Tome 3 : les algues bleues et rouges. Editions N. Boubée & Cie, Paris, 512 p.
- Compère P., (1974) Algues de la région du lac Tchad. Cahiers de l'O.R.S.T.O.M., série hydrobiologie 8-10.
- Compère P., (1986) Flore pratique des algues d'eau douce de Belgique. 1. Cyanophyceae. Meise, Jardin Botanique National de Belgique, 120p.
- Compère P., (1989) Flore pratique des algues d'eau douce de Belgique. 2. Pyrrophytes, Raphidophytes, Euglenophytes. Meise, Jardin Botanique National de Belgique, 208 p.
- Darchambeau, F. (2003) Responses of zooplankton to variation in elemental composition of algae: Regulation at individual and ecosystem levels. Thèse de doctorat. Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix (Namur), 188 pp.
- Descy, J.P., Higgins, H.W., Mackey, D.J., Hurley, J.P. & Frost, T.M. (2000) Pigment ratios and phytoplankton assessment in northern Wisconsin lakes. *J. Phycol.*, 36, 274-286.
- Descy, J.-P., Leporeq, B., Viroux, L., François, C. & Servais, P. (2002) Phytoplankton production, exudation and bacterial reassimilation in the river Meuse (Belgium). *J. Plankton Res.*, 24, 161-166.
- Descy J.P (2006) Rapport de la première mission du mini-projet FUCID : synthèse des connaissances actuelles sur le lac San Jacinto et son bassin et perspectives de mis sur pied d'un projet CUD. 8pp.
- Descy, J.-P., André, L., Vyverman, W. & Deleersnijder, E. (2006) Climate variability as recorded in Lake Tanganyika (Climlake). p. 119. Belgian Science Policy, Brussels.
- Francisco A. R. Barbosa & Judit Padisák. (2002). The forgotten lake stratification pattern: atelomixis, and its ecological importance. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 28 1385-1395.
- Feber, L. R., S. N., Lini, A. et Livingston, G. P. (2003). Do cyanobacteria dominate in eutrophic lakes because they fix atmospheric nitrogen? *Freshwater Biol.*, 48 363-381.
- Hecky, R. E. & Fee, E. J. (1981) Primary production and rates of algal growth in lake

Tanganyika. *Limno. Oceanogr* 26: 532-547.

Horne, A. J. & Goldman, C. R. (1994). Phytoplankton and Periphyton. *Limnology*. McGraw-Hill, Inc., Chap. 12 & 13, 226-264 & 265-298.

Komárek J. & Anagnostidis K. (1998) Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales – In Ettl H., Gärtner G., Heynig H. & Mollenhauer D. (Eds), *Süsswasserflora von Mitteleuropa* 19/1. Jena-Stuttgart-Lübeck-Ulm, Gustav Fischer, 548 p.

Komárek K. & Anagnostidis K. (2005). Cyanoprokaryota 2. Teil/ 2nd Part: Oscillatoriales - In BÜDEL B., KRIENITZ L., GÄRTNER G. & SCHAGERL M. (ed.), *Süsswasserflora von Mitteleuropa* 19/2. Heidelberg, Elsevier/Spektrum, 759 p.

Komárek J. & Fott B. (1983). Chlorophyceae (Grünalgen), Ordnung Chlorococcales. - In HUBER-PESTALOZZI G. [red.]: *Das Phytoplankton des Süßwassers, Die Binnengewässer* 16, 7/1. Stuttgart, Schweizerbart Verlag, 1044 p.

Krammer K. & Lange-Bertalot H. (1988) Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. In Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. & Mollenhauer, D. (Eds) *Süsswasserflora von Mitteleuropa*, Band 2/2. Jena, Gustav Fischer Verlag, 596 p.

Krammer K. & Lange-Bertalot H. (1991a). Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. In Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. & Mollenhauer, D. (Eds) *Süsswasserflora von Mitteleuropa*, Band 2/3. Jena, Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, 576 p.

Krammer K. & Lange-Bertalot H. (1991b). Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*, Gesamtliteraturverzeichnis Teil 1-4. In Ettl, H., Gärtner, G., Gerloff, J., Heynig, H. & Mollenhauer, D. (Eds) *Süsswasserflora von Mitteleuropa*, Band 2/4. Jena, Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, 437 p.

Margalef R. (1983). *Limnología*. Ediciones Omega, 1009 pag.

Mackey, M.D., Mackey, D.J., Higgins, H.W. & Wright, S.W. (1996) CHEMTAX - A program for estimating class abundances from chemical markers: Application to HPLC measurements of phytoplankton. *Mar. Ecol.-Progr. Ser.*, 144, 265-283.

Laviolette F. (2005). *Rapport annuel: Investigaciones limnológicas y pesqueras en el embalse San Jacinto Tarija (Bolivia)*. 80pp.

Lindenschmidt, K. E. et Chorus, I. (1998) The effect of water column mixing on phytoplankton succession, diversity and similarity. *J. Plankton Res.* 20 (10), 1927-1951

Purcell, E. M. (1977) Life at low Reynolds number. *Am. J. Physics* 45(1): 3-11.

Reynolds, C., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L. & Melo, S. (2002) Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J. Plankton Res.* 24, 417-428.

Sarmiento, H. (2006) Phytoplankton ecology of Lake Kivu (Eastern Africa). PhD thesis, University of Namur, Namur, 182 pp

Sarmiento H, Leporcq B. J.P. Descy (2007) Rapport final : Etablissement d'une typologie et d'une classification écologique des retenues de Wallonie pour répondre aux exigences de la directive cadre 200/60/CE sur l'eau 35pp.

Sarmiento H. (2006) Rapport de mission du mini-projet FUCID : Productivité, gestion et exploitation de la San Jacinto (Tarija), Bolivie. 13pp.

Sommer, U. (1989). Toward a Darwinian Ecology of Plankton. *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*. Ed. Sommer U., Chap. 1, 1-8

Sommer, U. (1989). The Role of Competition for Ressources in Phytoplankton Succession. *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*. Ed. Sommer U., Chap. 3, 57-106

Wetzel, R. G. (1983). Limnology (Second edition). Saunders College Publishing. 767 pp.

Wetzel, R. G. (2002). Limnology (Third edition). Saunders College Publishing. 850 pp.

Wright, S.W., Jeffrey, S.W., Mantoura, R.F.C., Llewellyn, C.A., Bjornland, T., Repeta, D. & Welschmeyer, N. (1991) Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine-phytoplankton. *Mar. Ecol.-Progr. Ser.*, 77, 183-196.