Institutional Repository - Research Portal
Dépôt Institutionnel - Portail de la Recherche
researchportal.unamur.be
University of Namur

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES DES ORGANISMES ET ÉCOLOGIE

Etude des acides gras dans la chaîne trophique pélagique du lac Kivu

Homblette, Nathalie

Award date:
2006

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.

Download date: 16. May. 2024

FACULTES UNIVERSITAIRES NOTRE-DAME DE LA PAIX

NAMUR

Faculté des Sciences

ETUDE DES ACIDES GRAS DANS LA CHAINE TROPHIQUE PELAGIQUE DU LAC KIVU

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

Nathalie HOMBLETTE

Août 2006

Le voyage réalisé dans le cadre de ce mémoire a été financé par la C.U.D.

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

Etude des acides gras dans la chaîne trophique pélagique du lac Kivu

HOMBLETTE Nathalie

Résumé

Ce travail est une contribution à l'étude du fonctionnement de l'écosystème pélagique du lac Kivu, Afrique de l'Est. Nous nous sommes particulièrement intéressés à l'étude des acides gras dans les principaux composants du réseau trophique du lac Kivu (phytoplancton, zooplancton, poissons).

L'étude a été réalisée au cours de la saison des pluies, de février à avril 2006, dans le bassin Sud du lac Kivu. Outre les prélèvements de plancton effectués une fois par semaine, les conditions limnologiques ont été suivies, ainsi que la biomasse et la composition taxonomique du phytoplancton, à l'aide des biomarqueurs pigmentaires. Les teneurs en acides gras du phytoplancton, du zooplancton et des alevins et adultes de *Limnothrissa miodon* ont été déterminées par chromatographie en phase gazeuse après traitement des échantillons par la méthode de Folch (1957). *L. miodon* contient 30, 8 % d'acides gras polyinsaturés par rapport aux lipides totaux. Le zooplancton, dominé par les copépodes, présente notamment des teneurs en DHA élevée : 14,5 ± 4,5 % par rapport aux autres acides gras essentiels. Le plancton de taille comprise entre 10 et 50 µm, consommable par les copépodes, présente des teneurs en DHA (10,5 ± 2,6 %) plus importantes que les autres classes de taille de plancton. La classe de taille de plancton < 10 µm se distingue surtout de la précédente par sa plus faible teneur en DHA et EPA et sa plus forte concentration en LIN. L'analyse pigmentaire de ces fractions montre qu'elles sont constituées principalement de diatomées pour la fraction intermédiaire et de cyanobactéries et Cryptophycées pour la fraction < 10 µm. La production du zooplancton du lac Kivu semble donc être dépendante du développement des diatomées et des Cryptophycées. Les adultes et alevins de L. miodon ont des teneurs en DHA de 12,96 % et 8,32 respectivement, ce qui résulte du fait que le régime alimentaire de ce poisson est essentiellement composé de copépodes.

Mémoire de licence en Sciences biologiques
Août 2006
Promoteur : Pr. J.-P. Descy

J'aimerais tout d'abord remercier le Pr. Jean-Pierre Descy pour m'avoir accueilli dans son unité de recherche et pour m'avoir donné la chance de découvrir une petite partie de la richesse naturelle du continent africain. Un grand merci également à l'ensemble des membres de l'URBO qui ont contribué d'une façon ou d'une autre à l'élaboration de ce travail.

Merci à Monsieur Christian Desvilettes et Aurélie de Clermont-Ferrand qui nous ont donné de leur temps pour la préparation et l'analyse d'une partie de nos échantillons.

Merci à Bruno pour son aide tout le long des manip au labo, ses conseils d'interprétation et pour cette chouette semaine dans les sens uniques de Clermont-Ferrand.

Merci Nico, de là jusque là (tu comprends) … Pourquoi ? tout d'abord pour tout ce que tu m'as donné comme connaissance, pour les raccourcis clavier que maintenant tout l'URBO connaît, pour ta précieuse aide apportée durant ces 3 merveilleuses années et merci déjà pour celles qui suivront. Je suis fière de toi pour ton DEA et ce projet de thèse. Merci aussi à Philippe, papa de Nico, pour sa relecture très bénéfique.

Merci Pierre-Yves ou Thierry ou Jean-Yves (coche la bonne réponse) tout d'abord pour ces 3 mois et demi passés au fin fond de l'Afrique, pour ton soutien pendant les crampes mais aussi pour les nombreux fourires et tes paroles réconfortantes dans les moments pénibles. Je te remercie aussi pour tes explications intéressantes et le partage de ta richesse personnelle. Soit pour tous ces bons moments uniques partagés.
Promis la prochaine fois, je les coupe en dégradés… Passiflore, j'adore…

Merci à ces chers et chères collègues : Maraline, Annerick et Jenny (merci pour l'annif surprise) pour leur hospitalité lors d'un mois de juillet riche en stress et affaires à rebondissements. L'*andic* vous remercie aussi pour les super soirées passées en votre compagnie (bunker ou souper de kot, sauf les lasagnes cuites par Maraline). Merci à Greg (qui sait, tu devras peut-être encore me supporter une année de plus, on n'est plus à çà sinon viva Italia), Caro et Laure.

Merci à mes kokoteurs que je quitte tristement : Thomas, Laurent, Catherine, Benjamin et Olivier. Bonne chance avec R.R.

Merci à kaka Georges (Dada Sylvie pour les pagnes et petit kaka Sébastien) qui nous a permis de découvrir sa région, à Masilya, aux pêcheurs, aux vieux Dieu, vieux Djoke,…à Lewis qui nous a fait rencontrer Alain et Chantal, 2 liégeois sympas.

Merci à Monsieur et Madame Tromme qui nous ont hébergés à Kigali, ce qui nous a permis de faire un safari inoubliable au parc de l'Akagera.

Le voyage réalisé dans le cadre de ce mémoire a été rendu possible grâce à l'intervention du Conseil interuniversataire de la Communauté française de Belgique – Commission universitaire pour le Développement – Rue de Namur, 72-74, 1000 Bruxelles – http://cud.ciuf.be

Merci Maman … avec un grand M. Comme on dirait : Si seulement je pouvais rendre ta vie plus facile, … merci pour ton soutien, tes encouragements et tes sacrifices.
Merci Alain de faire le chauffeur autant de fois qu'il le faut. Merci mamy, pour tout et simplement parce que c'est toi et merci papy pour toutes tes expressions comiques.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

1. Introduction générale 1
2. Caractéristiques physico-chimiques 2
2.1. Caractéristiques physiques 2
2.1.1. Transparence de l'eau 2
2.1.2. Stratification 2
2.1.3. Climat 3
2.2. Caractéristiques chimiques 3
2.2.1. Composition ionique 3
2.2.2. pH et alcalinité 4
2.2.3. Oxygène dissous 4
2.2.4. Nutriments (Tableau 2 ; Fig. 7) 4
2.3. Caractéristiques biologiques 5
2.3.1. Flore aquatique 5
2.3.2. Faune aquatique 6
2.3.3. Introduction de Limnothrissa miodon et de Stolothrissa tanganyikae 7
2.3.4. Conséquence de l'introduction de ce poisson sur le phytoplancton et le zooplancton du Kivu 8
2.4. Activité volcanique actuelle du lac Kivu et formation du méthane 9
3. Les lipides 10
3.1. Les lipides simples ou lipides neutres 10
3.2. Les lipides complexes ou lipides polaires 11
4. Les acides gras dans la chaîne trophique 11
4.1. Intérêts de leur étude 11
4.2. Rappel biochimique 12
4.3. Synthèse des acides gras 13
4.3.1. Acides gras saturés (SAFA) 13
4.3.2. Acides gras monoinsaturés (MUFA) 14
4.3.3. Acides gras polyinsaturés (PUFA) 14
4.4. Les acides gras polyinsaturés essentiels et leurs fonctions 14
4.5. Composition en acides gras du phytoplancton 15
4.6. Composition en acides gras du zooplancton 16
4.6.1. Les lipides de réserve 16
4.6.2. Les lipides de structure 17
4.6.3. Les teneurs en nutriments du zooplancton 17
4.7. Composition en acides gras des poissons 18
4.7.1. Digestibilité des acides gras 18
4.7.2. Absorption des acides gras 18
4.7.3. Transport des acides gras 18
4.7.4. Composition en acides gras des lipides de réserve 19
4.7.5. Exemple d'expérience 19
4.8. Utilisations des acides gras en tant que biomarqueurs 19
5. Objectifs du travail 20

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Prélèvements des échantillons 21
2. Analyses physico-chimiques 21
2.1. Les paramètres généraux 21
2.2. La transparence de l'eau 21
2.3. Les nutriments 21
2.3.1. Phosphates (PO_4^{3-}) 22
2.3.2. Nitrites (NO_2^-) 22
2.3.3. Ammoniun (NH_4^+) 22
2.3.4. Silice (SiO_2) 22
3. Fractionnement de la biomasse 22
3.1. Procédure de filtration et d'extraction 22
3.2. Dosage de la chlorophylle a par spectrophotométrie 23
3.3. Dosage des pigments chlorophylliens et caroténoïdes par HPLC 23
3.3.1. Analyse en HPLC 23
3.3.2. Quantification de la biomasse des différentes classes d'algues 23
4. Composition élémentaire 24
4.1. Mesure du carbone et de l'azote particulaires 24
4.2. Mesure du phosphore particulaire 24
5. Procédure de filtration du plancton et analyse des acides gras 25
5.1. Procédure de filtration du phytoplancton et du zooplancton 25
5.2. Méthodologie d'analyse des lipides 25
5.2.1. Conditionnement des échantillons 25
5.2.1.1. Risques de dénaturation 25
5.2.1.2. Risques de contamination 26
5.2.2. Extraction des lipides 26
5.2.3. Séparation, identification et extraction des classes de lipides par chromatographie sur couche mince 27
5.2.3.1. Séparation 27
5.2.3.2. Identification 27
5.2.3.3. Extraction 27
5.2.4. Préparation des esters méthyliques d'acides gras 28
5.2.5. Chromatographie en phase gazeuse (GC) 28
5.2.5.1. Appareillage 28
5.2.5.2. Identification des acides gras 29
5.2.5.3. Quantification des acides gras 29
5.2.6. Les analyses statistiques 29

RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. Analyses physico-chimiques 30
1.1. Température 30
1.2. Oxygène dissous 30
1.3. pH et conductivité 32
1.4. Zone euphotique (Z_{eu}) et zone de mélange (Z_m) 32
1.5. Les nutriments 33
2. Biomasse phytoplanctonique 34
2.1. Biomasse totale 34
2.2. Composition phytoplanctonique 35
2.2.1. Les diatomées T2 36
2.2.2. Les cyanobactéries T2 36
2.2.3. Les Cryptophycées 36
2.2.4. Les diatomées T1 36
2.2.5. Les cyanobactéries_T1 36
2.2.6. Les Chrysophycées 36
2.2.7. Les dinoflagellés et les Chlorophytes 36
3. Analyse élémentaire du phytoplancton 39
4. Analyse des acides gras 40
4.1. Les fractions de phytoplancton 40
4.1.1. Etude globale 40
4.1.2. Analyse statistique 43
4.1.3. Analyse HPLC 44
4.1.4. Mise en relation avec les fluctuations en acides gras du phytoplancton contenus dans ces fractions 46
4.2. Le zooplancton 47
4.2.1. Etude globale 47
4.2.2. Analyse statistique 50
4.3. Les alevins de *Limnothrissa miodon* 51
4.4. Les poissons adultes de *Limnothrissa miodon* 52
4.5. Est-ce que *Limnothrissa miodon* est une nourriture de bonne qualité pour la population humaine ? 53

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

1. Conclusion 55
1.1. Analyses générales 55
1.2. Analyse des acides gras 55
2. Perspectives 57

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 58

ABREVIATIONS 63

INTRODUCTION

L'ENVIRONNEMENT DU LAC KIVU

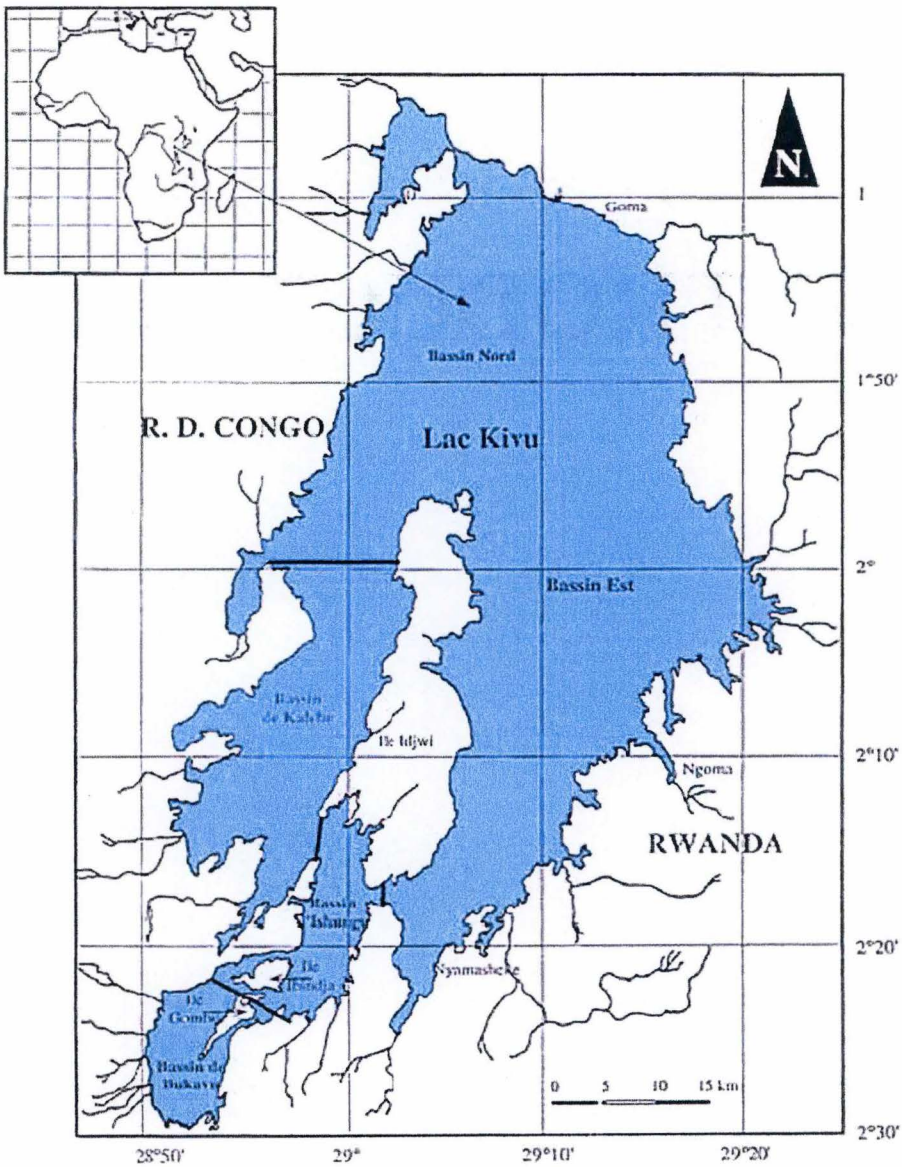


Fig. 1 : *Carte du lac Kivu.*

1. Introduction générale

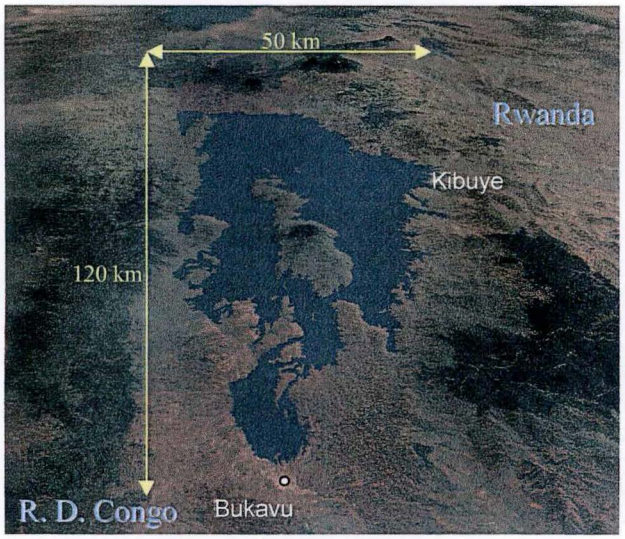


Fig. 2 : *Photo satellite du lac Kivu.*

Parmi les plus grands lacs de la vallée du Rift de l'Afrique de l'Est, le lac Kivu (Fig. 1 ; Fig. 2) est particulier en raison de son jeune âge. Durant le Pléistocène, il y a environ 20 000 ans, des éruptions des 8 volcans des Virunga ont donné lieu à la formation d'une nouvelle chaîne volcanique. Ainsi, les eaux du lac Kivu qui, jusque là, s'écoulaient du Nord en direction du lac Albert, se sont trouvées bloquées (Degens et *al.*, 1973). C'est de là que vient son appellation de « lac de barrage ».
Il y a 9 500 ans, après une augmentation considérable du niveau de l'eau, un exutoire Sud, la Ruzizi (70 $m^3.s^{-1}$), a créé par érosion régressive la connexion actuelle entre le lac Kivu et le lac Tanganyika (Snoeks, 1997).

Le lac Kivu forme la frontière, sur plus de 102 km de long et 50 km de large, entre la République Démocratique du Congo à l'Ouest et le Rwanda à l'Est (Van Den Audenaerde, 1982). Il est situé au Sud de l'équateur entre 1°84'30'' Sud au point le plus septentrional, soit à l'extrémité Nord de la baie de Kabuno et 2°30' Sud, pour les baies de Bukavu. D'Ouest en Est, le lac est compris entre 28°50' et 29°23' Est, à une altitude de 1 462 m. La profondeur maximale de 485 m est située au fond d'un vaste bassin profond, constituant au Nord du lac le bassin principal. La profondeur moyenne du lac est de 285 m. La surface du plan d'eau est estimée à 2 699 km^2 ; les îles, au nombre de 150, couvrent une surface totale d'environ 315 km^2. La longueur des rives, îles comprises, atteint 1 196 km. La surface de la zone littorale est réduite, en raison des rives très abruptes. La zone pélagique occupe donc la plus grande partie du lac. Le volume total des eaux est estimé à 583 km^3 dont 127 km^3 qui ont une profondeur supérieure à 300 m. Ce sont ces eaux qui contiennent la majeure partie des gaz contenus dans les eaux profondes du lac Kivu (Verbeke, 1957).

Le lac est constitué de 5 bassins : le bassin de Bukavu, le bassin d'Ishungu, la baie de Kabuno (formée par une coulée de lave du Nyamlagira), le bassin Nord et le grand lac, appellation qui rassemble le bassin de Kalehe et le bassin à l'Est d'Idjwi.
Le lac Kivu est un lac oligotrophe : les faibles concentrations en nutriments dans l'épilimnion et les fortes transparences l'indiquent clairement. De façon générale, les lacs tropicaux profonds présentent une faible diversité phytoplanctonique (Lewis, 1996), mais comparé aux autres lacs du Rift africain, le lac Kivu a une diversité particulièrement faible (Sarmento et *al.*, 2006). En effet, 103 espèces pélagiques ont été recensées au lac Tanganyika, soit plus de trois fois plus qu'au lac Kivu (Hecky & Kling, 1987). Cette pauvreté en terme d'endémisme peut s'expliquer par le fait que le lac Kivu est récent d'un point de vue géologique, par la grande uniformité du milieu, par la faible surface de biotopes à fonds meubles et oxygénés ainsi que par l'impossibilité de repeuplement causé par l'isolement hydrographique du lac. Ceci peut également être démontré par les poissons : seules 28 espèces (19 cichlidés et 9 non-cichlidés) sont présentes dans les eaux du Kivu et ses affluents (Snoeks, 1997).

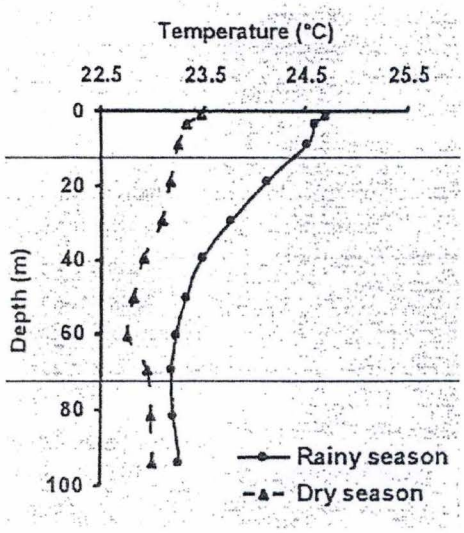


Fig. 3 : *Evolution de la température moyenne en fonction de la profondeur durant la saison sèche et la saison des pluies en 2004 (Isumbisho et al., 2006).*

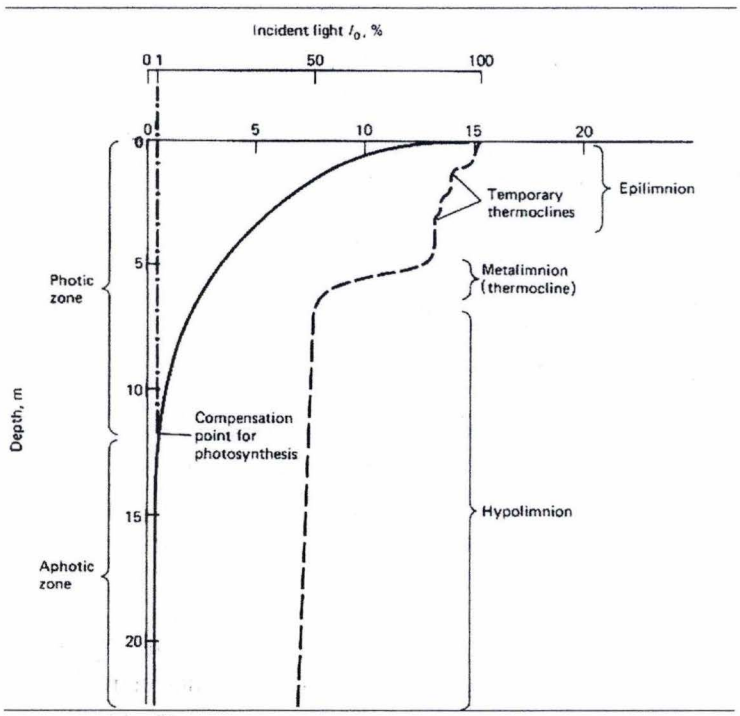


Fig. 4 : *Les différentes couches du mixomolimnion d'un lac (d'après Goldman et Horne)*

2. Caractéristiques physico-chimiques

2.1. Caractéristiques physiques

2.1.1. Transparence de l'eau

La transparence de l'eau, mesurée à l'aide du disque de Secchi (Z_s = profondeur de Secchi), varie entre 2,5 et 9,35 m et tend à augmenter durant la saison sèche (Spliethoff, 1983). Par rapport au lac Tanganyika où la transparence peut atteindre 16 m (Van Well, 1975), ces valeurs sont faibles (Stenuite, 2003).
On peut ainsi faire le lien avec la production primaire puisque la transparence de l'eau détermine la hauteur de la colonne d'eau (zone euphotique : Z_{eu}) dans laquelle les algues sont capables de photosynthétiser. La quantité de lumière disponible pour cette photosynthèse dépend de l'éclairement, de l'extinction lumineuse verticale et de la profondeur de la zone de mélange. Le coefficient d'extinction vertical de la lumière peut être estimé à l'aide du disque de Secchi.
Il a été remarqué que cette caractéristique pouvait affecter la pêche nocturne utilisant des lampes. En effet, une faible pénétration de la lumière dans l'eau indique une moindre attraction des poissons (Spliethoff, 1983).

2.1.2. Stratification

Le lac Kivu est un des seuls lacs qui présente une température croissante avec la profondeur. En surface, la température varie entre 23,1°C et 24,5°C, aux alentours de 50 m, elle est de 22,4°C pour atteindre 25,5°C à 375 m et 25,8°C à 450 m (Fig. 3). En effet, les couches d'eau superficielles (le mixolimnion) subissent alternativement un échauffement et un refroidissement causés par les variations de la température de l'air et aussi par l'action directe du rayonnement solaire. Cet échauffement donne lieu à une stratification thermique des eaux superficielles, comme dans tous les lacs suffisamment profonds. On distingue, ainsi, dans le mixolimnion du lac, trois parties, comme dans un lac tempéré en été (Fig. 4) :

- l'épilimnion, ou partie superficielle du lac où la température est stable et élevée (± 24°C) ;
- le métalimnion, comprenant la thermocline (située vers 20 – 30 m de profondeur en conditions de stratification, c'est-à-dire en saison des pluies) où la température de l'eau diminue rapidement ;
- l'hypolimnion, s'étendant du bas de la thermocline jusqu'à 60 – 70 m, où la température avoisine 22°C.

La différence de température entre ces couches superposées est faible, de l'ordre de 1 à 2°C, elle est cependant suffisante pour maintenir la stratification. Lors du refroidissement des eaux superficielles, le gradient de densité diminue et un mélange vertical peut avoir lieu. Le brassage principal a lieu en juin ou juillet (en grande saison sèche) et un brassage partiel en février (en petite saison sèche). Le mélange des eaux permet de ramener en surface les nutriments accumulés en profondeur par la décomposition des organismes morts durant la période de stratification et permet une forte multiplication de tous les organismes aquatiques : bactéries, algues, crustacés planctoniques ...

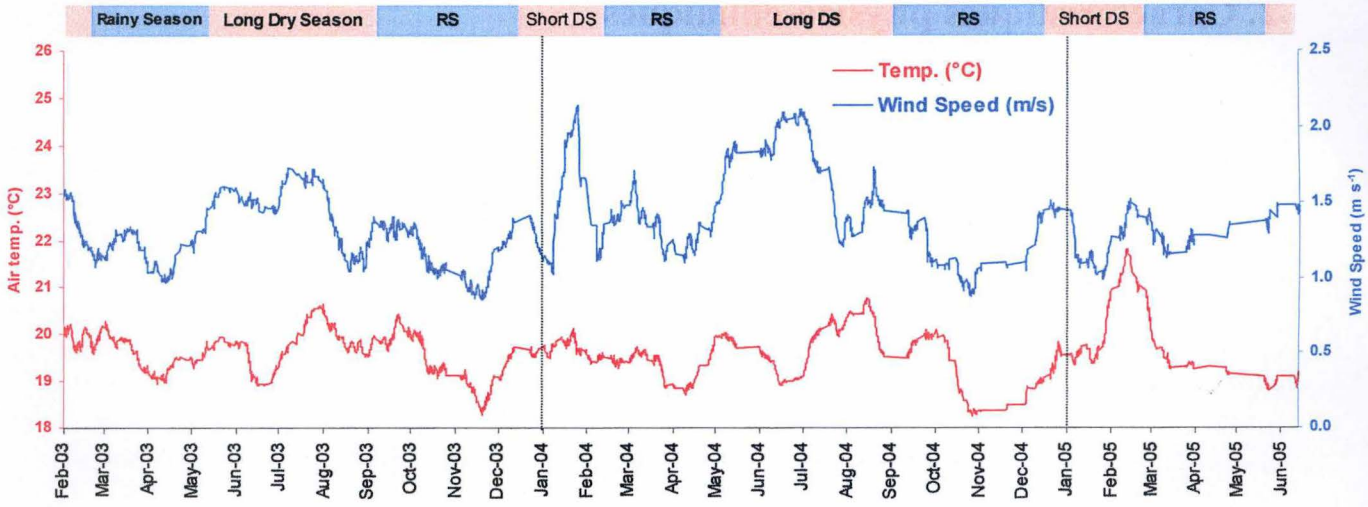


Fig. 5 : *Vitesse du vent et température de l'air au Sud du lac Kivu (Bukavu, R. D. du Congo) et délimitation de la saison en 2003 et 2004 (Sarmento et al., 2006a).*

Locality	Ca	Mg	K	Na	Cl	SO_4	ΣCO_2
			(mg/l)				(m mole/kg)
Tanganyika (St. 3; surface)	8.2	41.5	34.2	66.3	21	3.4	5.64
Tanganyika (St. 3; 460 m)	5.5	42.0	33.4	68.8	21	3.4	5.98
Tanganyika (St. 3; 1460 m)	5.2	41.0	32.8	66.3	23	2.5	6.38
Kivu (St. 4; Surface)	4.8	87	97.4	121.6	55	23.8	12.5
Kivu (St. 4; 100 m)	64.0	147	145.4	192.0	int.*	25.0	29.3
Kivu (St. 4; 200 m)	83.1	182	178.8	244.6	int.	166.4	42.0
Kivu (St. 4; 350 m)	110.9	394	315.2	465.2	int.	214.0	133.0
Kivu (St. 4; 440 m)	112.6	417	338.0	487.4	int.	220.0	121.0
Kakondo (Hot Spring)	82.2	53	56.6	179.6	80	16.8	29.7
Kaukula (Hot Spring)	85.5	60	67.4	226.0	63	29.0	21.9
Lwiro Creek	6.7	4.5	3.0	12.0	28	trace	1.71
Kabindi Creek	2.7	1.7	3.0	14.4	4	trace	1.69

Tableau 1 : *Composition ionique et concentration en nutriments dans différents lacs (Degens et al., 1973).*

Cette stratification thermique et l'absence de brassage durant une partie de l'année provoquent un gradient d'oxygénation dans les différentes couches d'eau ; cette oxygénation diminue pour tomber à zéro vers 50 - 60 m de profondeur. La disparition de l'oxygène en profondeur est due à une forte augmentation de salinité vers 60 – 70 m, dans le « chimiocline », qui entraîne une augmentation de densité de l'eau empêchant le mélange des eaux superficielles et des eaux profondes. Ce type de lac est dit « méromictique » et ses eaux profondes sont désoxygénées en permanence : les matières organiques qui pénètrent dans ces eaux profondes sont décomposées en anaérobiose, avec formation de composés réduits, comme le méthane (CH_4) et l'hydrogène sulfuré (H_2S). L'augmentation de salinité des eaux profondes provient d'apports géothermiques à forte teneur en sels dissous, situés à différentes profondeurs, de sorte que l'augmentation de densité et de température se fait par paliers (Newman, 1976).
En conséquence, la vie aérobie est réduite à la zone de surface, appelée « mixolimnion » (Verbeke, 1957) qui correspond à la couche supérieure du lac, oxygénée, subissant les mélanges saisonniers et allant jusqu'à 70 m. Le monimolimnion, correspondant aux eaux profondes anoxiques, est riche en gaz dissous, particulièrement en CO_2 et en méthane.

2.1.3. Climat

La température moyenne annuelle de l'air aux stations en bordure de lac est pratiquement la même partout. Citons, à titre d'exemple, Bukavu (20,5°C) et Bobandana (19,6°C). Il est certain que la température des eaux superficielles du lac modère la température de la région.
Néanmoins, on distingue tout de même deux saisons en Afrique de l'Est : une saison sèche qui s'étale de juin à septembre, caractérisée par des vents forts et pendant laquelle la température moyenne mensuelle diminue et une saison des pluies, plus calme, d'octobre à mai. Cependant, dans la région du Kivu, il y a une petite saison sèche aux environs du mois de janvier quand les vents sont plus violents qu'en saison pluvieuse typique. Durant la saison sèche, la température de l'air augmente, les températures les plus basses apparaissent la nuit mais la température moyenne de l'air est plus élevée. Une autre caractéristique de la saison sèche, en relation avec le régime hydrodynamique du lac Kivu, est le vent dominant du Sud-Est (Alizés) qui atteint sa vitesse maximale (80 $km.h^{-1}$) chaque année, vers le mois de juillet (Sarmento et *al.*, 2006*a*). Le climat est dit « tropical humide » et est influencé par deux chaînes de montagne surplombant le lac à l'Est et à l'Ouest (Fig. 5).

A l'inverse de la température, la pluviosité varie assez fort d'un endroit à l'autre du lac : elle est nettement plus forte sur la rive occidentale du lac ; ce phénomène s'explique par la dominance des vents de Sud-Est et l'action de l'île Idjwi sur les masses d'air. La valeur moyenne des précipitations est de 1 300 mm par an mais malgré cela les variations du niveau de l'eau sont faibles : moins d'un mètre, que l'on compare les saisons ou les années (Verbeke, 1957 ; Spigel & Coulter, 1996).

2.2. Caractéristiques chimiques

2.2.1. Composition ionique

Les eaux du lac Kivu comme celles du Tanganyika sont dites bicarbonatées-sodico-potassiques-magnésiennes (Tableau 1).

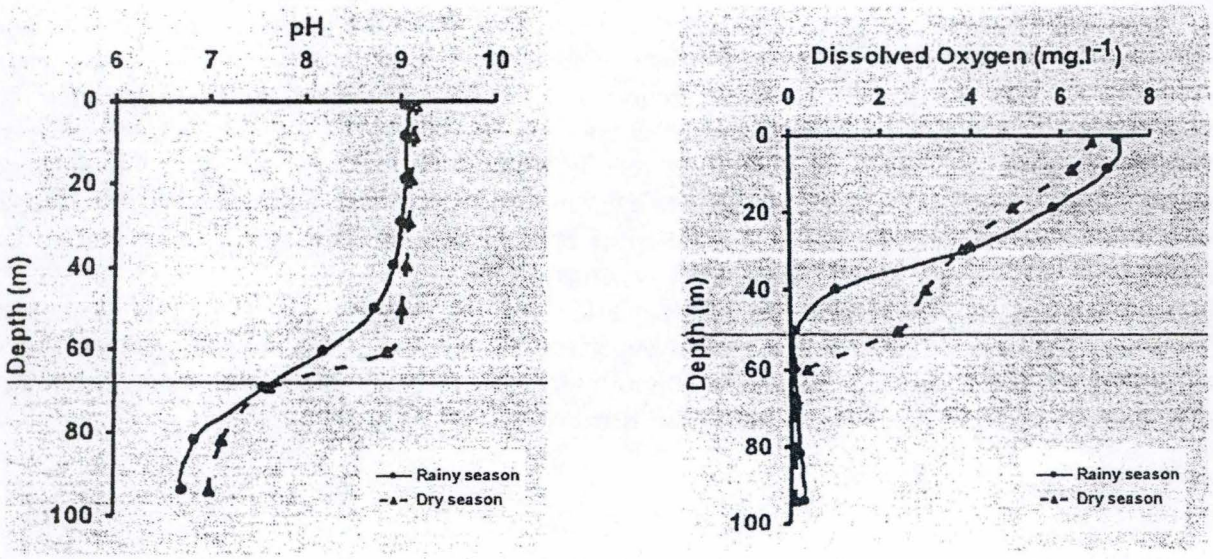


Fig. 6 : *Profils du pH et de la teneur en oxygène dissous en fonction de la profondeur durant la saison sèche et la saison des pluies en 2003 (Isumbisho et al., 2006).*

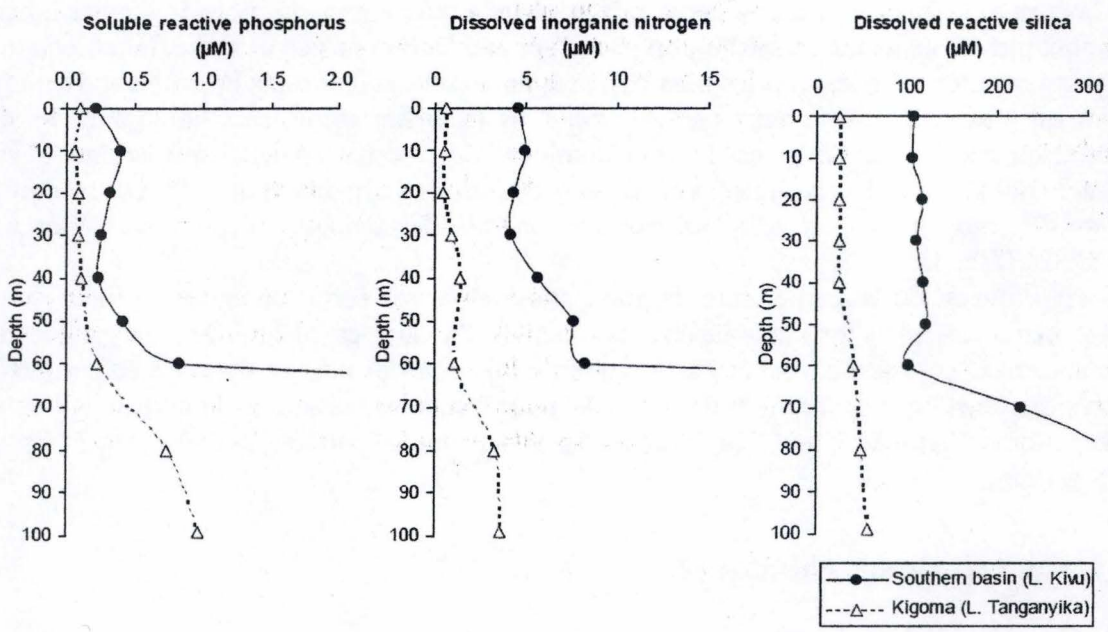


Fig. 7 : *Profils des principaux macronutriments dans le bassin Sud du lac Kivu et dans le lac Tanganyika à Kigoma (Sarmento et al., 2006).*

2.2.2. pH et alcalinité

Les eaux du lac sont alcalines (Fig. 6) : le pH est compris entre 9,1 et 9,5 à la surface et tombe en dessous de 7 dans les eaux profondes anoxiques (Talling, 1965 ; Van Den Audenaerde, 1982).

2.2.3. Oxygène dissous

Les quantités d'oxygène dissous (Fig. 6) dans la zone de mélange (de 0 à 20 m) restent à peu près constantes durant toute l'année et sont de l'ordre de 6 à 7,5 $mg.l^{-1}$ (85 à 110 % de la saturation) (Verbeke, 1957 ; Van Den Audenaerde, 1982). A 50 m de profondeur, il y a seulement 3 $mg.l^{-1}$ d'oxygène et la zone anaérobique commence vers 70 m (Damas, 1937).

2.2.4. Nutriments (Tableau 2 ; Fig. 7)

- Azote (N)

  Les teneurs en N inorganique du mixomolimnion sont presque toujours en-dessous des limites de détection habituelles (Descy, 1991) : NH_4^+ : 0,29 µM ; NO_2^- : 0,14 µM et NO_3^- : 1,43 µM.

- Phosphore (P)

  Les teneurs en P inorganique du mixomolimnion, comme pour l'azote, sont presque toujours en-dessous des limites de détection habituelles : 1 $\mu g.l^{-1}$ (Descy, 1991 ; Sarmento et *al.*, 2006*a*). La composition stoechiométrique du seston indique une forte limitation en phosphore dans le bassin Nord, elle semble plus faible dans le bassin Sud (Kilham, 1990).

- Silicium

  La quantité de silice (SiO_2) est assez élevée au lac Kivu et varie de 2 à 13 $mg.l^{-1}$, la moyenne de la concentration en Si se situe le plus souvent entre 3 et 4 $mg.l^{-1}$ (Haberyan & Hecky, 1987). La concentration en silice des eaux superficielles aurait diminué au cours des dernières décennies et celle des eaux profondes semble avoir augmenté, parallèlement aux concentrations en CO_2 et méthane (Schmid et *al.*, 2005).

	Moyenne de l'épilimnion
$P\text{-}PO_4^{3-}$	12,6 $mg.m^{-3}$
$N\text{-}NO_3^-$	18,2 $mg.m^{-3}$
$N\text{-}NO_2^-$	< 2 $mg.m^{-3}$
$N\text{-}NH_4^+$	39,8 $mg.m^{-3}$

	Moyenne de l'épilimnion
Dissolved inorganic N	58,0 $mg.m^{-3}$
SiO_2	2 797 $mg.m^{-3}$
$CaCO_3$	786 $g.m^{-3}$
Chlorophylle a	2,2 $mg.m^{-3}$

Tableau 2 : *Concentrations en nutriments majeurs et chlorophylle a au lac Kivu (moyenne des échantillonnages réalisés dans le bassin Sud durant la période 2002-2004) (Isumbisho et al., 2006).*

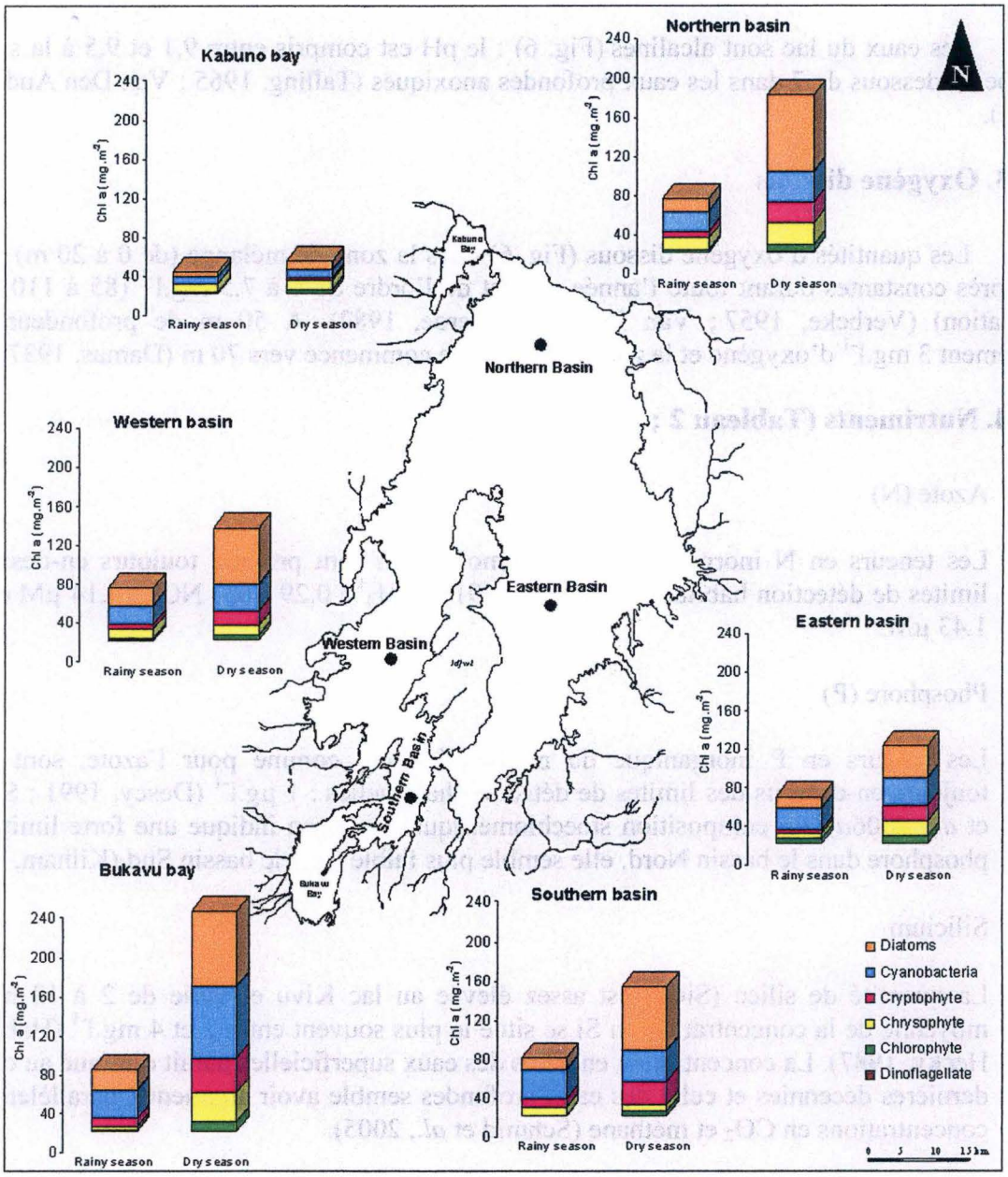


Fig. 8 : *Variabilité spatiale de la biomasse et de la composition phytoplanctonique à partir de l'analyse des pigments dans les quatre bassins principaux du lac Kivu et les deux baies isolées (Kabuno et Bukavu). Les résultats correspondent à la moyenne de l'épilimnion observée durant les différents échantillonnages saisonniers (Sarmento et al., 2006a).*

2.3. Caractéristiques biologiques

Contrairement aux autres grands lacs africains, ce sont surtout les phénomènes volcaniques du Pléistocène qui ont surtout influencé la faune et la biologie générale du lac. Citons, par exemple, les déversements de coulées de lave entraînant l'échauffement de la couche superficielle des eaux, les éruptions sous-lacustres accompagnées d'émanations de gaz toxique, les apports de sels minéraux dissous provoquant la consolidation des fonds meubles et les modifications des caractéristiques morphologiques. Une des premières conséquences de ces phénomènes a été l'extermination quasi totale des poissons. La plupart des données sur la biologie du lac Kivu, mentionnée ci-dessous, proviennent des expéditions belges des années 50 (Verbeke, 1957) et d'une étude américaine des années 70 (Hecky & Kling, 1987). Elles ont été dans certains cas mises à jour grâce aux études de Sarmento et *al.* (2006*b*) et de Isumbisho et *al.* (2004, 2006).

2.3.1. Flore aquatique

En ce qui concerne les macrophytes, on peut trouver différentes espèces sur différents substrats. Les fonds rocheux sont encroûtés par *Cladophora* et sur les fonds sableux des espèces telles que *Potamogeton*, *Naja*, *Scirpus* et *Nymphea* sont présentes. Au niveau des estuaires, les fonds vaseux sont surtout composés de *Ceratophyllum*, *Cyperus articulatus* aux tiges triangulaires, *Typha*, *Phragmites*, *Polygonum*, *Vossia cuspidata* dont les nervures des feuilles sont blanches, d'*Oriza*,... Quant aux plantes flottantes on peut citer comme exemple : *Pistia*, *Azolla* et *Lemna*. D'anciennes données décrivent le phytoplancton du lac Kivu comme dominé par les cyanobactéries et les algues vertes (70 à 90 % de la biomasse totale) c'est-à-dire semblable aux autres lacs africains. Sarmento et *al.* (2006*a*) constatent une abondance de diatomées (Fig. 10) et en décrivent différents taxa telles que *Nitzschia bacata* (Hust), *Urosolenia* et *Synedra* et différentes espèces de *Microcystis* qui présentent des pics en saison sèche (juin-juillet) et en janvier-février.

Par contre, la saison pluvieuse caractérisée par une colonne d'eau stratifiée, une forte intensité lumineuse et une disponibilité faible en nutriments, favorise une dominance de cyanobactéries filamenteuses (*Planktolyngbya limnetica*, *Synechococcus* sp.) et de picocyanobactéries, lesquelles représentent une fraction substantielle de la biomasse autotrophique. Les cryptophycées et chrysophycées présentent un développement sans variations saisonnières significatives : les cryptophycées sont souvent en abondance vers la limite inférieure de l'épilimnion. Les chrysophycées sont assez présentes, avec une seule espèce identifiée, *Paraphysomonas vestita*. Les chlorophytes sont à peine représentées. Une autre caractéristique du lac est sa biomasse phytoplanctonique moyenne plus élevée que dans les lacs Tanganyika et Malawi, avec une production primaire du même ordre de grandeur que dans ces deux lacs : 1,44 $gC.m^{-2}.j^{-1}$ (Beadle, 1981). La concentration moyenne en chlorophylle a (Chl a) intégrée sur le mixolimnion est de 76,9 $mg.m^{-2}$, correspondant à environ 2,2 $mg.m^{-3}$. Durant la saison sèche, la biomasse atteint un maximum annuel de 180 $mg.Chla.m^{-2}$ (Fig. 8). La fraction phytoplanctonique inférieure à 2 µm (picophytoplancton), correspondant à des petites cyanobactéries, correspond à 21 % de la chlorophylle a. Dans le lac Tanganyika, la biomasse du picoplancton autotrophe est en moyenne de 50 % de la chlorophylle a (Sarmento et *al.*, 2006*a*).

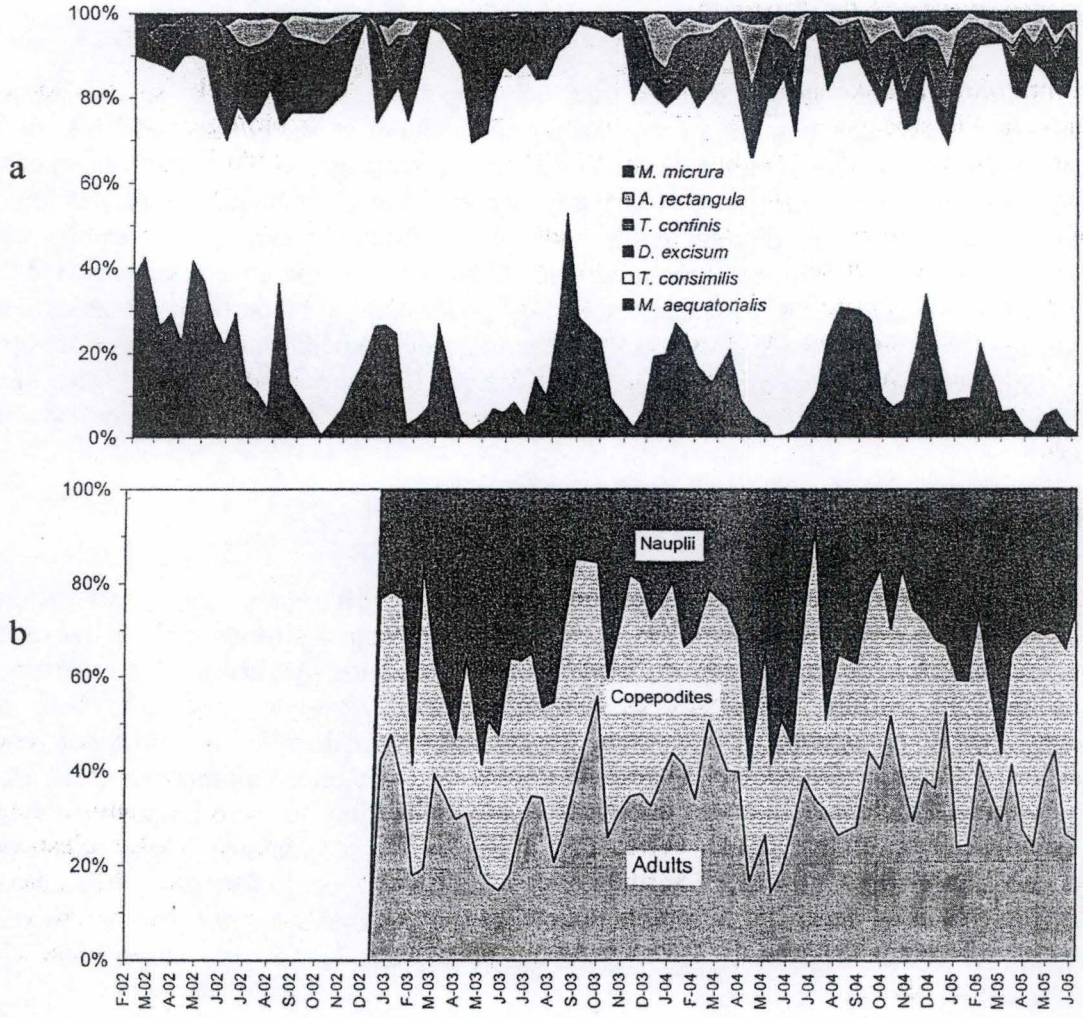


Fig. 9 : (a) *Pourcentage de la contribution de 6 espèces de zooplancton communes par rapport au total des copépodes et des cladocères réunis (sans les nauplii) de Février 2002 à Juin 2006.*

(b) Pourcentage de la contribution des nauplii et post-nauplii (copépodites et adultes) par rapport au total des copépodes de janvier 2003 à juin 2005 (Isumbisho et al., 2006).

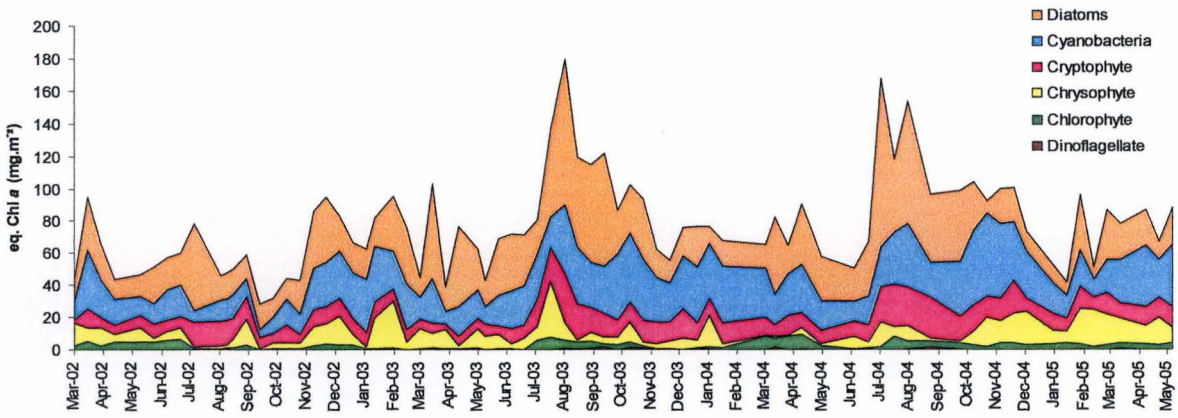


Fig. 10 : *Biomasse et composition phytoplanctonique à partir de l'analyse des pigments au lac Kivu (bassin Sud) pendant la période 2002-2004 (Sarmento et al., 2006a).*

2.3.2. Faune aquatique

Comme le phytoplancton, le zooplancton du lac Kivu est relativement peu diversifié : on a recensé moins de 20 espèces et une densité totale comprise entre 200 000 et 1600 000 individus/m^2 (Fig. 9 ; Fig. 11).
Trois espèces de copépodes cyclopoïdes sont abondantes : *Mesocyclops aequatorialis*, *Thermocyclops consimilis* et *Tropocyclops confinis*. Quatre espèces de cladocères sont rencontrées : *Diaphanosoma excisum*, *Moina micrura*, *Alona rectangula*, *Ceriodaphnia cornuta*. Enfin, de façon inhabituelle pour un grand lac africain, de nombreux rotifères tels que *Brachionus spp.*, *Trichocerca spp.*, *Asplanchna spp.*, *Keratella spp,...* sont présents en zone pélagique.
Ce zooplancton fluctue assez fortement au cours des saisons, deux pics se distinguent : le premier se situe en avril-mai et le second en septembre-octobre (Verbeke, 1957 ; Kaningini et *al.*, 2003 ; Isumbisho et *al.*, 2006).

Au niveau du benthos, on retrouve des oligochètes *Tubificidae*, des *Chironomidae*... à biodiversité et densité faibles. Ces invertébrés benthiques semblent peu exploités par les poissons du fait de la faible extension de la zone littorale.

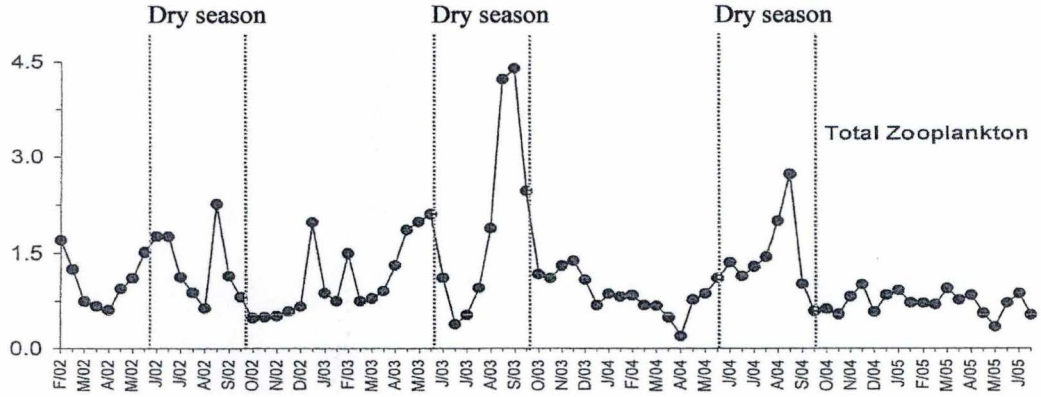


Fig. 11 : *Abondance du zooplancton total en nombre d'individus par mètre carré de la colonne d'eau du lac Kivu de février 2002 à juin 2005 (Isumbisho et al., 2006).*

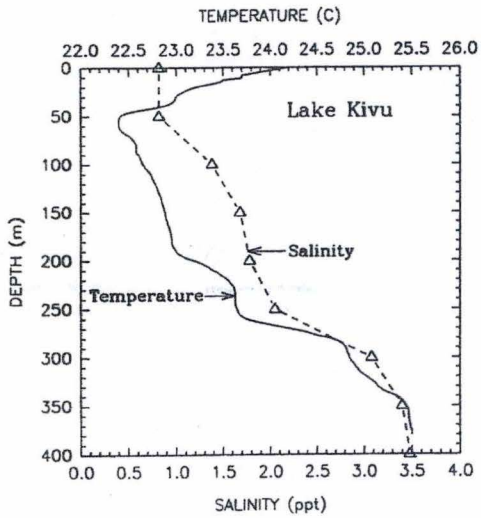


Fig. 12 : *Profils de la température et de la salinité (sels dissous) au lac Kivu (Tietze, 1980).*

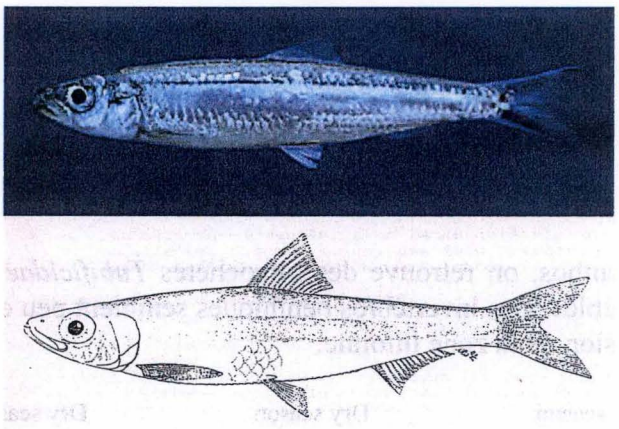


Fig. 13 : *Limnothrissa miodon adulte.*

Quant aux communautés de poissons, il est clair que, à part les 15 *Haplochromis* spp. endémiques, on observe une très faible diversité au lac Kivu, par rapport aux lacs Tanganyika et Malawi. On peut émettre plusieurs hypothèses à cette faible diversité. Tout d'abord, le lac Kivu a une forte salinité et est isolé de toutes les autres rivières principales, l'invasion naturelle de nouvelles espèces de poissons n'est donc pas possible. Deuxièmement, les périodes de sécheresse combinées à la salinité élevée peuvent jouer un rôle dans la restriction du nombre de taxa (Fig. 12). Enfin, l'origine récente du lac est une explication évidente à cette pauvreté. En particulier, Verbeke (1957) signalait l'absence de poissons pélagiques planctonophages, de sorte que la production pélagique, apparemment importante, n'était pas exploitée par les poissons.

Comme dit précédemment, on retrouve 9 espèces de non-Cichlidés, parmi ceux-ci :

- 1 Clupéidé introduit (voir ci-dessous) : *Limnothrissa miodon* ;
- 5 Cyprinidés : *Raiamas moorii*, *Barbus kerstenii*, *Barbus pellegrini*, *Barbus apleurogramma* et *Barbus altianalis* ;
- 1 Amphiliidé : *Amphilius cf. uranoscopus* ;
- 2 Clariidés : *Clarias liocephalus* et *Clarias gariepinus*

et 19 espèces de Cichlidés : *Oreochromis niloticus*, *Oreochromis macrochir*, *Oreochromis leucostictus*, *Tilapia rendalli* et *Haplochromis* spp. (15 espèces) (Snoeks, 1997).

2.3.3. Introduction de Limnothrissa miodon et de Stolothrissa tanganyikae

Tout d'abord, citons quelques caractéristiques de *Limnothrissa miodon* (Fig. 13). La taille moyenne de ce poisson est 10 cm et sa taille maximale, 17 cm pour un poids de 40 g. Il est endémique du lac Tanganyika et introduit dans 3 lacs : Cahora Bassa, Kivu et Kariba. Au lac Kivu, il a colonisé l'ensemble du lac entre 10 et 50 m. C'est une espèce assez exigeante en ce qui concerne la teneur en O_2 de l'eau. Elle est capable d'effectuer des déplacements considérables.
A l'état juvénile, *L. miodon* est planctonophage et au stade adulte, son régime est plus diversifié jusqu'à être macrophage (alevins, insectes et plancton). Puisque c'est un prédateur visuel, ce poisson se nourrit surtout à l'aube et l'après-midi et sa digestion se fait principalement la nuit et le jour (de Iongh et *al.*, 1983 ; Kaningini et *al.*, 2003). *L. miodon* se reproduit toute l'année (pic en octobre et en avril), l'âge de la première maturité sexuelle étant de 6-8 mois. Le taux mensuel de croissance se situe aux alentours d'1 cm et la moyenne de vie est de 2,5 ans (Kaningini, 1995).
En 1957, Verbeke constate que certaines niches écologiques ne sont pas occupées dans le lac Kivu, vu qu'il n'y a pas vraiment de poisson zooplanctonophage. En juillet 1959, sur base d'une étude préalable, Alphonse Collart, ingénieur agronome belge, introduit 60 000 larves vivantes de *Limnothrissa miodon* et de *Stolothrissa tanganyikae*. Ces poissons, endémiques du lac Tanganyika, sont déversés dans le lac Kivu à Cyangugu, Bukavu et Goma.
En 1974, lors de la mission FAO/UNICEF de Collart au lac Kivu, on découvre que *L. miodon* est vendu au marché de Bukavu sous le nom de Isambaza.
En octobre 1976, lors de la mission FULREAC-AGCD de Franck-Micha de pêches expérimentales au Kivu, on observe d'importantes captures partout de *L. miodon* mais aucun *S. tanganyikae* (Franck et *al.*, 1977 in Dumont, 1986). Pourquoi ces deux espèces qui co-habitent dans le lac Tanganyika ne sont-elles pas capables de survivre dans le lac Kivu ? Pourquoi existe t-il une chaîne alimentaire pélagique endémique au lac Tanganyika et pas au lac Kivu ?

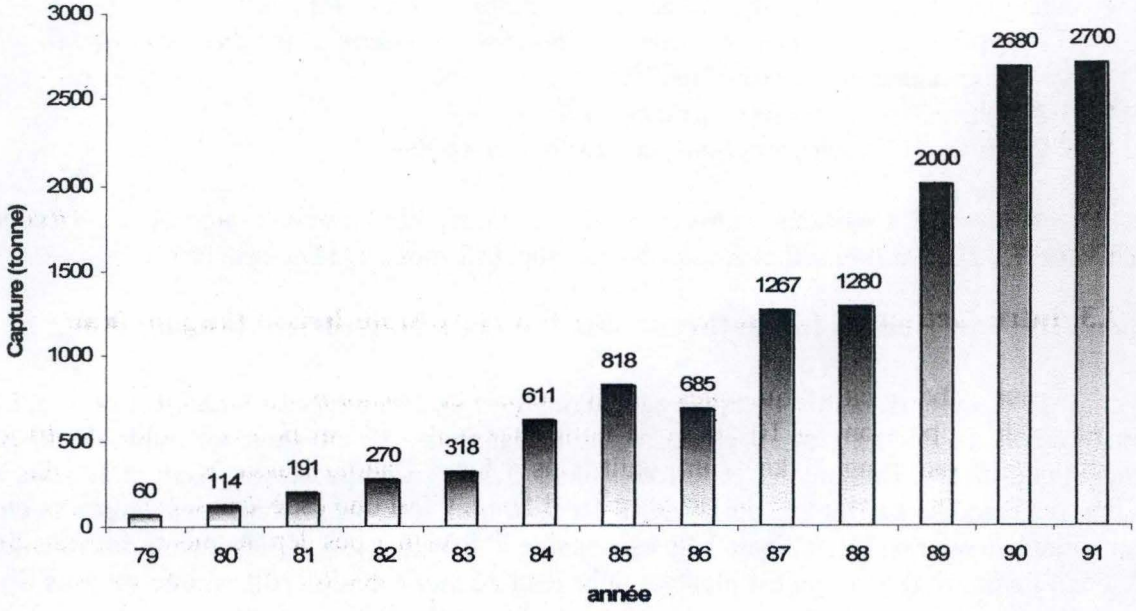


Fig. 14 : *Nombre de captures de Limnothrissa miodon en fonction de l'année (de 1979 à 1991).*

Le lac Tanganyika est un des plus anciens lacs de l'Afrique de l'Est et pour cette raison, une chaîne alimentaire pélagique simple et stable s'est mise en place au fil de sa longue évolution. La composition taxonomique du zooplancton est très simple ; 95 % de copépodes de taille moyenne (*Tropodiaptomus simplex*, *Mesocyclops aequatorialis*,...). Cette composition qualitative est restée inchangée depuis sa découverte en 1904.

Les juvéniles de *Limnothrissa* (10-35 mm) débutent leur vie en zone sublittorale et migrent petit à petit vers la zone pélagique (60-70 mm) mais tendent à revenir sur les côtes lorsqu'ils sont totalement matures. En général, ils se nourrissent de copépodes mais ont une nette préférence pour les cladocères lorsqu'ils sont disponibles. Un équilibre dynamique entre les « sardines » et les copépodes a été établi et les habitats de ces poissons correspondent, bien évidemment, à ceux des copépodes. Cet équilibre implique donc une migration diurne verticale, une caractéristique sur laquelle est basée la pêche à la lampe au lac Tanganyika.
S. tanganyikae dépend entièrement du copépode *Tropodiaptomus simplex* pour sa survie, on ne l'a jamais trouvé au lac Kivu. Par contre, *L. miodon*, grâce à sa grande plasticité nutritionnelle n'a pas eu de difficultés à s'adapter. En zone pélagique, c'est un planctonophage strict mais en zone littorale, on a remarqué certains cas de cannibalisme chez les individus de 100 mm et plus (de Iongh et *al.*, 1983). C'est pourquoi, en 1978, le projet PNUD-FAO vise l'exploitation de cette ressource. En effet, d'un point de vue économique, le stock exploitable de ce poisson est de 3 000 tonnes/an (Fig. 14) avec des variations saisonnières (maximum en novembre-décembre, minimum en juin-juillet). De plus, étant donné sa courte durée de vie et sa croissance rapide (P/B = 3,6), le prélèvement possible de la biomasse par an est estimé à 60 %. Néanmoins, un danger persiste car *L. miodon* ayant une reproduction continue dans les zones littorales, la capture d'alevins par filets moustiquaires se ferait toute l'année. Un travail de sensibilisation des pêcheurs, encore d'actualité, a été mis en place pour protéger ce précieux stock.

En conclusion, le succès de l'introduction de *L. miodon* au lac Kivu peut s'expliquer par l'abondance du plancton pélagique d'une part et l'absence de prédateurs d'autre part. Les pics de production coïncident avec des blooms de plancton et une haute activité sexuelle des clupéidés. A cause des réserves d'énergie dépensées pour la ponte, les graisses du poisson diminuent considérablement. La condition est vite restaurée grâce à la disponibilité d'énormes quantités de plancton. Il a été établi que la migration horizontale est principalement induite par la reproduction tandis que la migration verticale est déterminée par la recherche de nourriture (Collart, 1960 ; Spliethoff, 1983 ; Dumont, 1986 ; Marshall, 1991 ; Isumbisho et *al.*, 2004).

2.3.4. Conséquence de l'introduction de ce poisson sur le phytoplancton et le zooplancton du Kivu

En ce qui concerne le phytoplancton, au moins au niveau de la composition, il ne semble pas avoir été affecté par l'introduction de cette sardine (Sarmento et *al.*, 2006*b*). Par contre, la biomasse du phytoplancton pourrait être relativement élevée du fait de la réduction de la pression de broutage, l'abondance du zooplancton étant contrôlée par le prédateur planctivore introduit.
Pour le zooplancton, on peut bien sûr noter un effet du poisson sur les communautés pélagiques. A l'heure actuelle, les copépodes dominent les eaux du lac alors que les cladocères sont peu nombreux. La diversité du zooplancton du lac Kivu est légèrement plus élevée que dans d'autres grands lacs d'Afrique de l'Est, suite au développement de plusieurs espèces de rotifères.

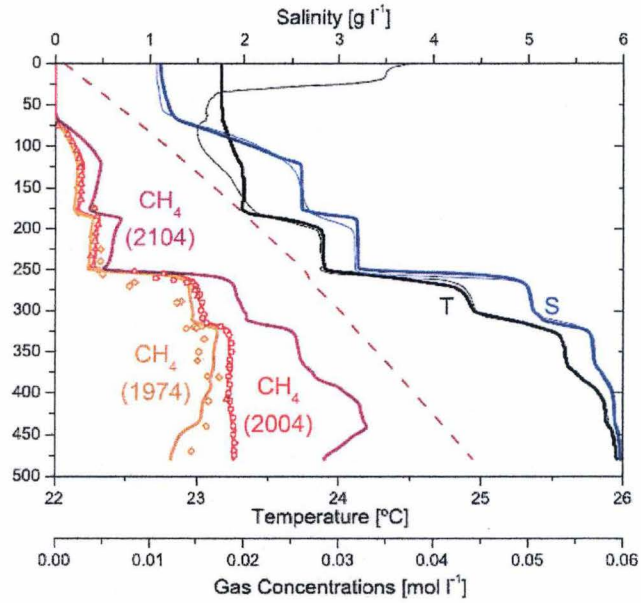


Fig. 15 : *Profil de la température, de la salinité et de la concentration en gaz méthane (évolution de 1974 et prédiction de cette concentration, selon un modèle, pour 2004) au Lac Kivu (Schmid et al., 2005).*

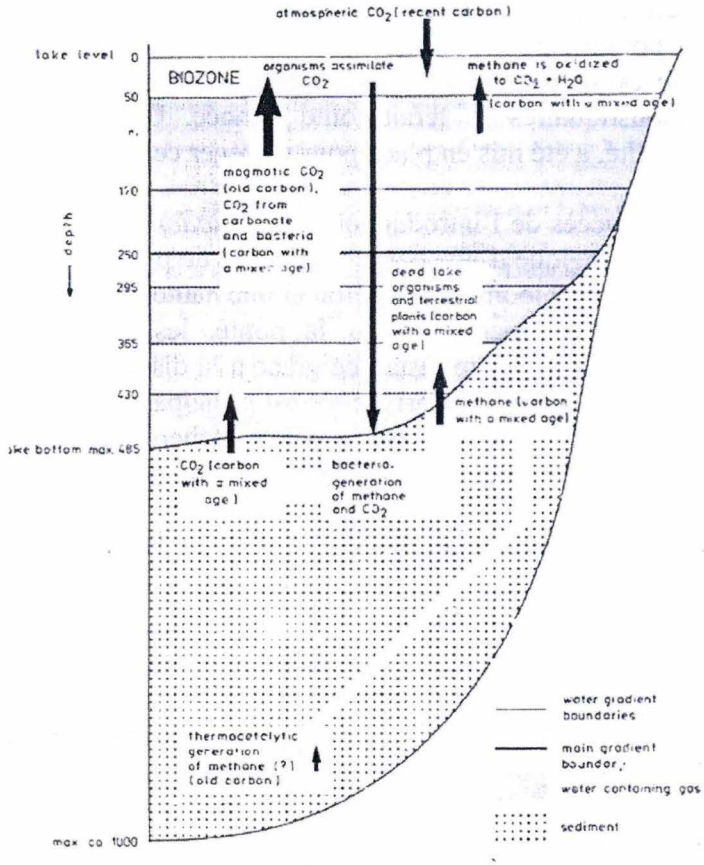


Fig. 16: *Modèle de la genèse du méthane au lac Kivu (Tietze et al., 1980).*

Cependant, il a été établi depuis longtemps (Dumont, 1986) qu'une espèce dominante de cladocères, *Daphnia curvirostris*, avait disparu.

Les données concernant la biomasse n'ont, quant à elles, pas révélé la catastrophe annoncée par Dumont en 1986 (d'après une réduction drastique de la biomasse à 0,07 $g.C.m^{-2}$ en 1981). Les résultats actuels estiment une biomasse de 0,185 $g.C.m^{-2}$ (2003) et 0,221 $g.C.m^{-2}$ (2004), ce qui est moins de la moitié de celle observée en 1953 à la même saison mais avant l'introduction du poisson (Isumbisho et *al.*, 2006).

Ceci dit, une constatation générale à signaler est la diminution significative de la taille moyenne des différentes espèces de zooplancton, suite à l'introduction de *L. miodon*. Par exemple, la taille du corps de *Diaphanosoma excisum*, la troisième espèce la plus abondante du lac, semble avoir été affectée par la prédation de *L. miodon*. Les données de 2003 estiment la taille de ce cladocère à 0,363 ± 0,073 mm. Cela peut être comparé aux mesures des individus du lac Malawi : 0,69 – 1,02 mm (Irvine et *al.*, 1995). On remarque, dès lors, une taille manifestement plus réduite chez cette espèce au lac Kivu, probablement imputable à l'impact du repérage visuel des proies par le poisson planctivore. En effet, les cladocères, étant plus visibles que les copépodes, sont plus vulnérables à la prédation par les poissons. Cette prédation préférentielle sur les cladocères par les juvéniles de *L. miodon* a été vérifiée dans l'étude d'Isumbisho et *al.* (2004).

Quant aux grands cyclopoïdes comme les adultes de *Mesocyclops* et les femelles ovigères de *Thermocyclops,* qui sont aussi des proies préférentielles des poissons, ils réduisent la pression de la prédation en migrant dans le profond mixolimnion (Isumbisho et *al.*, 2006).

2.4. Activité volcanique actuelle du lac Kivu et formation du méthane

Le lac Kivu présente une caractéristique scientifiquement et économiquement intéressante. En effet, 63 km^3 de méthane et 250 km^3 de CO_2 ont été mesurés dans les eaux profondes du lac (Fig. 15). Les sources de CO_2 sont variées : décomposition bactérienne du sédiment organique, décomposition des algues mortes qui sédimentent, CO_2 magmatique (thermocatalytique) provenant des sources géothermiques (~ 0,5 km^3/an c-à-d 1/1000 du volume total du lac) également riches en CO_2 et chaudes. Le flux thermique sous-lacustre est compris entre 0,4 et 4 $cal.cm^{-2}.s^{-1}$. Le méthane est généré par réduction du CO_2 et par la biodégradation anaérobie réalisée par des bactéries à partir de la matière organique contenue dans les sédiments (Fig. 16).

$$CO_2 + 4\,H_2 \longrightarrow CH_4 + 2\,H_2O$$

Ce méthane est lentement transporté à travers la colonne d'eau et oxydé en dioxyde de carbone dans la biozone. Le dioxyde de carbone d'origine magmatique, quant à lui, va tout comme le méthane, être acheminé jusqu'à la biozone. Celui-ci va, avec le carbone provenant du méthane et le dioxyde de carbone d'origine atmosphérique, être incorporé par les organismes et enrichir les eaux de surface en CO_2. Cette réserve de méthane, entre 480 et 250 m de profondeur, a été faiblement exploitée par la brasserie Bralirwa à Gisenyi par une remontée des eaux profondes (bullage). Un projet de centrale électrique au gaz, qui serait située à Kibuye (Rwanda), est actuellement à l'étude[1]. Ce gisement est quasi inépuisable s'il est exploité à un rythme normal. De plus, il paraît possible d'augmenter la production du gaz et le stockage par l'effet du prélèvement dans des tranches profondes (Kalala et *al.*, 1977 ; Tietze et *al.*, 1980).

[1] Pour plus d'informations, consulter le site web de Halbwachs : http://perso.orange.fr/mhalb/kivu/index.htm

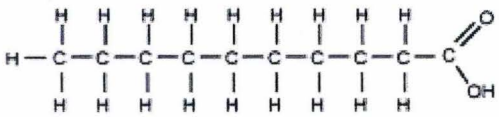
3. Les lipides

Selon la définition donnée par Christie (1989), les lipides sont constitués des acides gras (AG) et de leurs dérivés, ainsi que des substances en relation avec ces composés de façon biosynthétique et fonctionnelle.
Les lipides sont des composés chimiquement hétérogènes qui ont comme caractéristique commune d'avoir peu ou pas d'affinité pour l'eau. Le comportement hydrophobe des lipides repose sur leur structure moléculaire. Malgré la présence de quelques liaisons polaires associées à l'oxygène, les lipides sont en majeure partie constitués de liaisons non polaires carbone-hydrogène.
On distingue deux grands groupes de lipides : les lipides simples ou lipides neutres et les lipides complexes ou lipides polaires.

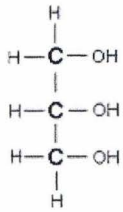
3.1. Les lipides simples ou lipides neutres

Ce sont des esters d'acides gras. Ils constituent les lipides de réserve dont le rôle principal consiste à stocker l'énergie. Suivant la nature de l'alcool avec lequel ils sont estérifiés, ils sont classés en différentes catégories.

- Dans les glycérides, l'alcool est le glycérol, formé de trois atomes de carbone. Chaque atome de carbone porte un groupement OH (hydroxyle). Les triacylglycérols en constituent la forme la plus abondante.

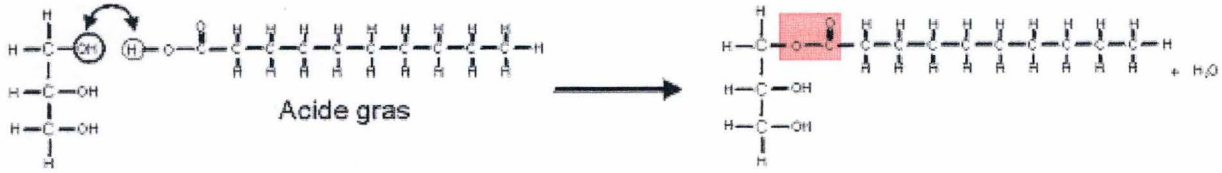


Acide gras



Glycérol

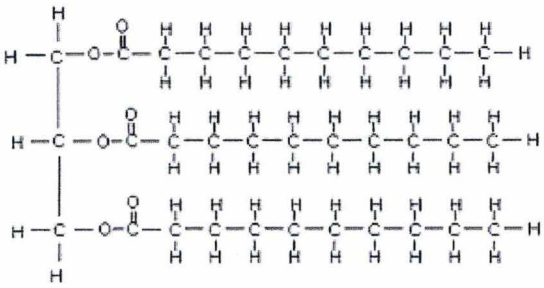
Pour former un triacylglycérol, l'acide gras va se lier avec une molécule de glycérol par une liaison ester. Cette liaison se forme grâce à une réaction de condensation entre le groupement hydroxyle et le groupement carboxyle : l'estérification.



Glycérol

Glycérol + Acide gras ⟶ Monoglycéride + H_2O

Comme le glycérol comporte trois groupements OH, il peut donc fixer trois AG et former ainsi un triacylglycérol.



Triglycéride

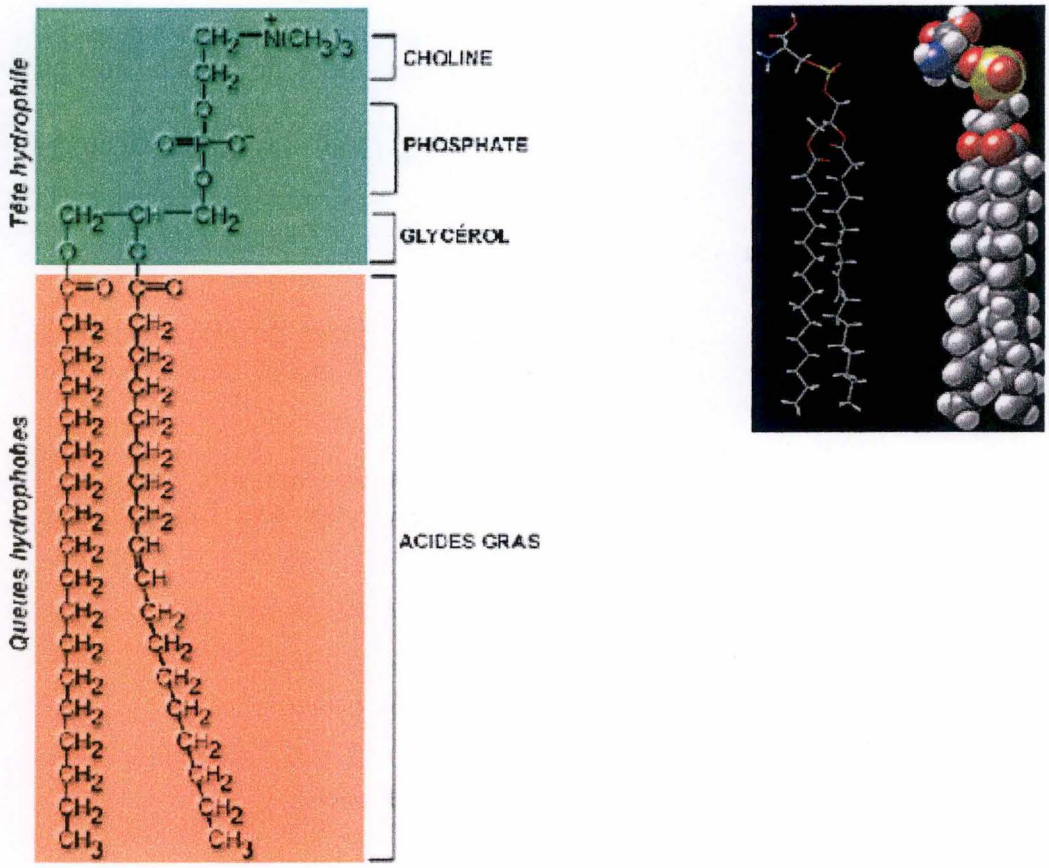
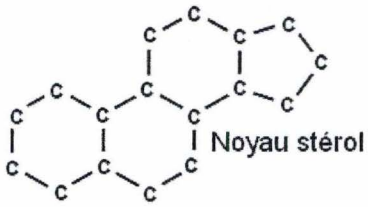


Fig. 17 : *Les groupements phosphates des phospholipides peuvent s'ioniser et être chargés. Ils sont donc constitués d'un bout polaire très soluble dans l'eau (bout hydrophile) et d'un bout non polaire insoluble dans l'eau (bout hydrophobe). Ce sont des molécules amphipathiques.*

- Dans les stérides, l'alcool est le cholestérol ou un autre stérol. Ce sont des lipides caractérisés par un squelette carboné (le noyau stérol) formé de quatre cycles accolés.



- Dans les cérides ou cires, l'alcool est un alcool gras. Les calanoïdes en sont particulièrement riches (Sargent et *al.*, 1981). Ces cires pourraient être considérées comme des réserves à « long terme » (Hakanson, 1984).

3.2. Les lipides complexes ou lipides polaires

Ceux-ci sont formés, non seulement d'acides gras et d'alcools, mais aussi de divers constituants phosphorés, glucidiques, azotés, soufrés,... Deux groupes principaux peuvent être distingués :

- Les phospholipides ont une structure bipolaire, avec un pôle hydrophobe constitué par le glycérol estérifié par deux molécules d'AG, et un pôle hydrophile constitué par l'acide phosphorique ou le phosphorylaminoalcool. Ce sont des composés de structure, intimement associés aux systèmes membranaires. Les phospholipides ont un comportement ambivalent face à l'eau. Leur queue formée d'AG est hydrophobe alors que la portion phosphate, glycérol et les molécules polaires sont hydrophiles (Fig. 17).

- Les glycolipides : le pôle hydrophile est constitué par un ose, souvent le galactose. On les rencontre chez les bactéries, au niveau des chloroplastes de cellules végétales et dans les cellules nerveuses.

4. Les acides gras dans la chaîne trophique

4.1. Intérêts de leur étude

D'une manière générale, si la composition protéique d'un organisme change peu en fonction de la composition protéique de la nourriture ingérée, la composition lipidique de l'organisme, elle, est directement influencée par la présence de ces lipides dans l'aliment ingéré. Certains acides gras, comme les acides gras polyinsaturés (AGPI ou PUFA dans la littérature anglo-saxone) de la famille n-3 et n-6, présentent un caractère essentiel pour la plupart des organismes ; ils ne peuvent généralement pas être synthétisés *de novo* (Brett & Muller-Navarra, 1997). Ils sont donc peu modifiés le long d'une chaîne trophique (Ahlgren et *al.*, 1990) et peuvent dès lors jouer le rôle de biomarqueurs (Desvilettes et *al.*, 1997).

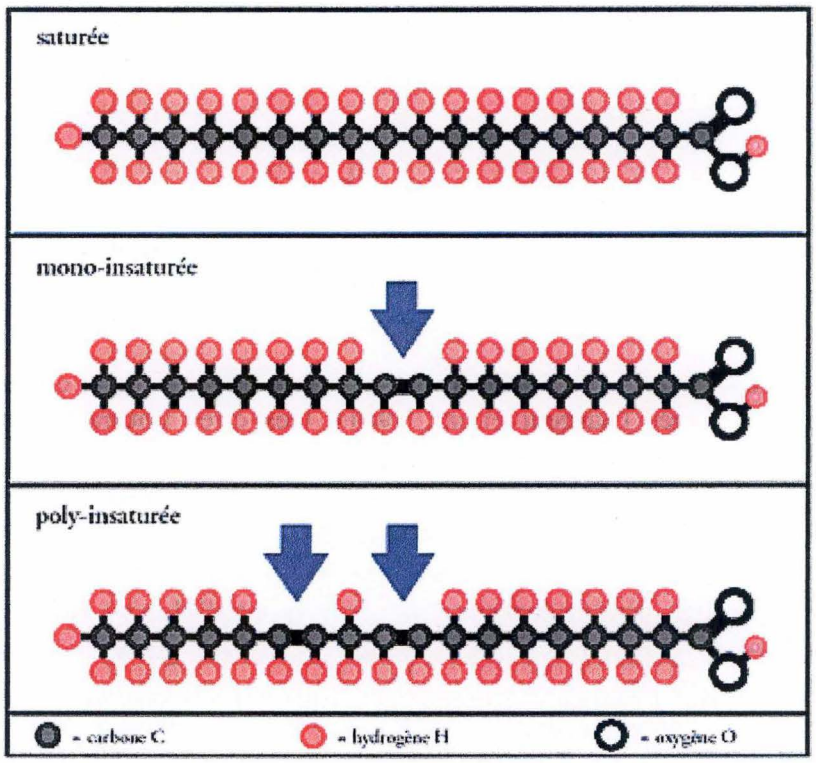
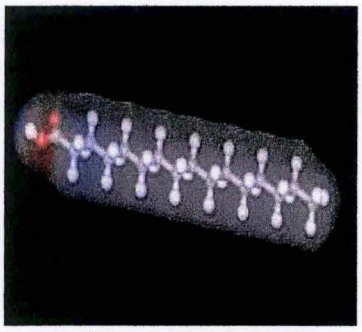
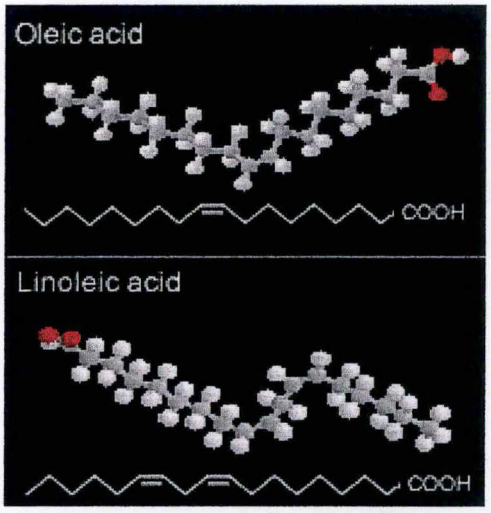


Fig. 18 : *Chaînes d'acide gras saturée, monoinsaturée et polyinsaturée.*



Acide gras saturé : acide palmitique



Acide gras insaturé (monoinsaturé et polyinsaturé)

Fig. 19 : *Structures d'acides gras saturé, monoinsaturé et polyinsaturé.*

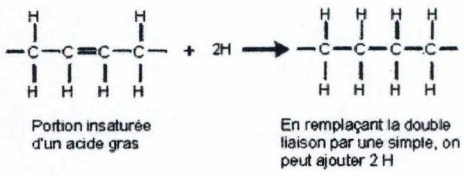
Dans un écosystème lacustre, la disponibilité en PUFA dans le phytoplancton influence directement la croissance zooplanctonique. Plus le phytoplancton contient de PUFA, plus il fournit aux « grazers » une nourriture de qualité, et plus la croissance zooplanctonique sera élevée. Dès lors, les prédateurs directs du zooplancton (jeunes poissons) ou indirects (poissons prédateurs), sont influencés par la teneur en PUFA du phytoplancton. La quantité de nourriture disponible n'est pas le seul facteur influençant la productivité d'une chaîne trophique : on peut trouver des biomasses zooplanctoniques faibles dans des milieux à biomasse phytoplanctonique élevée, comme dans les lacs hypereutrophes, et à l'inverse on peut trouver des biomasses zooplanctoniques élevées dans des milieux à biomasse phytoplanctonique faible, comme en milieu marin par exemple. La qualité de la nourriture et sa digestibilité jouent donc un rôle crucial dans la productivité de la chaîne alimentaire. A titre d'exemple, on a constaté que le bloom zooplanctonique printanier en milieu lacustre, dû à une augmentation de la disponibilité en nourriture algale, était renforcé par une bonne qualité nutritionnelle de ce phytoplancton car il se fait que les espèces phytoplanctoniques printanières, comme les diatomées, sont riches en acides gras (Brett & Muller-Navarra, 1997).

En résumé, deux facteurs influencent la biomasse zooplanctonique d'un milieu : la quantité et la qualité de la nourriture disponible. S'il est généralement admis que l'azote et le phosphore sont limitants de la croissance zooplanctonique dans des élevages en laboratoire, la limitation par l'azote et le phosphore ne peut pas expliquer la grande variation des transferts d'énergie de la plante à l'animal en milieu naturel (Brett & Muller-Navarra, 1997). Dès lors, il semble intéressant d'étudier dans quelle mesure la disponibilité en acides gras influence la productivité d'une chaîne trophique et quelles sont les espèces algales qui permettent la meilleure production zooplanctonique.

4.2. Rappel biochimique

Les acides gras sont les constituants de base des lipides (Christie, 1989). Ce sont des acides aliphatiques supérieurs monocarboxyliques à chaîne le plus souvent linéaire, comptant généralement entre 14 et 25 atomes de carbone.
Ils peuvent être saturés, sans double liaison dans la chaîne (SAFA), monoinsaturés (MUFA) ou polyinsaturés (PUFA ou HUFA), avec une ou plusieurs doubles liaisons (Fig. 18). Cependant, l'utilisation de ces termes n'est pas encore bien définie. Le terme PUFA s'utilise pour désigner tous les acides gras qui ont plus d'une double liaison et HUFA pour désigner un sous-produit de PUFA avec 20 atomes de carbone au minimum. HUFA est le plus souvent utilisé en aquaculture (Brett & Muller-Navarra, 1997).

La caractéristique des acides gras est de posséder un groupement carbonyle à une extrémité de leur chaîne aliphatique et un groupement méthyle à l'autre extrémité (Fig. 19).
Exceptionnellement, ils peuvent présenter une courte ramification ($-CH_3$), une fonction hydroxyle (-OH) ou un cycle tel que le cyclopropane.



Portion insaturée d'un acide gras

En remplaçant la double liaison par une simple, on peut ajouter 2 H

Deux nomenclatures sont utilisées :

- La morphologie systématique en «Δ» : la position de chaque double liaison est mentionnée, en commençant à compter à partir du carbone carboxylique terminal.

  $$\text{Ac. Linoléique : } \overset{18}{CH_3}\text{-}(CH_2)_4\text{-}\overset{13}{CH}=\overset{12}{CH}\text{-}\overset{11}{CH_2}\text{-}\overset{10}{CH}=\overset{9}{CH}\text{-}(CH_2)_7\text{-}\overset{1}{COOH}$$

  18:2 $\Delta^{9,12}$: 18 carbones, 2 double liaisons (:2) ; en position 9 et 12 : $\Delta^{9,12}$

- La nomenclature en «(n-x)» ou en «ω» désignée X : YωZ, où X correspond au nombre d'atomes de carbone, Y est le nombre de double liaisons et Z la position de la première double liaison à partir du méthyle final.

  $$\text{Ac. Linoléique : } \overset{1}{CH_3}\text{-}(CH_2)_4\text{-}\overset{6}{CH}=\overset{7}{CH}\text{-}\overset{8}{CH_2}\text{-}\overset{9}{CH}=\overset{10}{CH}\text{-}(CH_2)_7\text{-}\overset{18}{COOH}$$

  18:2 (n-6) ou **18:2ω6** : 18 carbones, 2 double liaisons (:2) ; la première double liaison en position 6 : (n-6) ou ω6

Cette nomenclature simplifiée est la plus utilisée en biologie.

Les AG ramifiés ou impairs sont dénommés de la façon suivante :

- Iso : le groupement méthyl ramifié est situé sur le 2ème carbone à partir du groupement méthyl terminal

  $$CH_3\text{-}\underset{\displaystyle CH_3}{\underset{|}{CH}}\text{-}(CH_2)_{11}\text{-}COOH$$

  iso 15:0

- Antéiso ou ant. : le groupement méthyl ramifié est situé sur le 3ème carbone à partir du groupement méthyl terminal

  $$CH_3\text{-}CH_2\text{-}\underset{\displaystyle CH_3}{\underset{|}{CH}}\text{-}(CH_2)_{10}\text{-}COOH$$

  Antéiso 15:0

4.3. Synthèse des acides gras

4.3.1. Acides gras saturés (SAFA)

Les AG saturés à longue chaîne sont essentiellement formés par un complexe cytoplasmique d'enzymes, le complexe « acide gras synthétase », utilisant une « thiol protéine transporteur de groupement acyle » (ou ACP : « acyl carrier protein »). La synthèse s'opère grâce à l'acétyl coenzyme A, par additions successives d'unités à deux atomes de carbone après carboxylation obligatoire des unités acétyl en radicaux malonyl. L'acétyl CoA provient de la glycolyse, de la protéolyse ou de la dégradation d'autres AG.

(a) Organismes phototrophiques (procaryote ou eucaryote, unicellulaire ou pluricellulaire)

(b) Animaux vertébrés (poissons, oiseaux, mammifères)

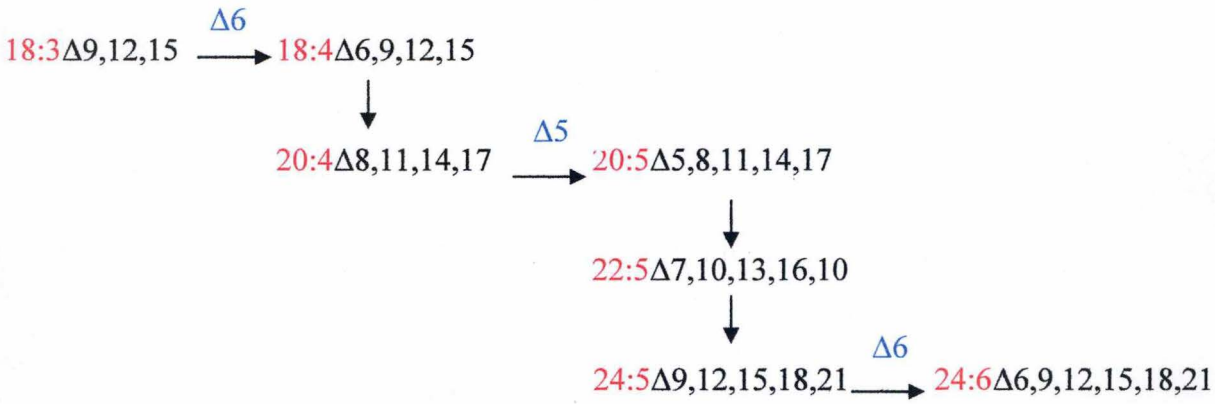


Schéma 1 : *Les protistes comme source de PUFA (n-3) pour le développement des vertébrés.*

(a) Les organismes phototrophiques biosynthétisent l'acide linoléique 18:2(n-6) et l'acide linolénique 18:3(n-3) de novo par les désaturases Δ9, Δ12et Δ15 opérant séquentiellement sur l'acide stéarique 18:0.

(b) Les vertébrés n'ont pas les désaturases Δ12 et Δ15 et ont besoin d'ARA, 20:4 (n-6) et de DHA, 22:6 (n-3) pour les fonctions essentielles de leurs biomembranes. Cette voie de biosynthèse fait intervenir les désaturases Δ6 et Δ5 ainsi que des désaturases qui opèrent alternativement avec des élongases de chaînes d'acides gras.

Le produit final est généralement l'acide palmitique (16:0) qui peut subir une élongation au niveau des mitochondries ou du réticulum, et ainsi former l'acide stéarique (18:0).

4.3.2. Acides gras monoinsaturés (MUFA)

En général, les doubles liaisons sont introduites dans les acides gras avec 16 ou 18 atomes de carbone. Donc, un acide gras insaturé (UFA) est synthétisé à partir d'un acide gras saturé (SAFA), dans lequel des enzymes appelées désaturases y ont introduit des doubles liaisons. La position est déterminée par le type de désaturases, qui sont distribuées différemment entre les animaux et les plantes inférieures et supérieures. Par exemple, la désaturase Δ9, présente uniquement chez les animaux, agit préférentiellement sur 16:0 et 18:0, ce qui conduit à la formation de l'acide palmitoléique (16:1 (n-7)) et de l'acide oléique (18:1 (n-9)), principaux MUFA, respectivement à l'origine de la famille des AG de la série (n-7) et (n-9).

4.3.3. Acides gras polyinsaturés (PUFA)

Chez les organismes phototrophes, aussi bien procaryotes qu'eucaryotes, unicellulaires ou pluricellulaires, l'action de désaturases agissant sur l'acide oléique, en position Δ12 et Δ15, permet la formation successive d'acide linoléique (18:2 (n-6)) et d'acide linolénique (18:3 (n-3)) (Gurr & Harwood, 1991). Ces deux AG sont à l'origine des PUFA des séries (n-6) et (n-3), après l'action des Δ6, Δ5 et Δ4 désaturases et d'élongases, qui permettent le rajout d'une unité de deux atomes de carbone (Schéma 1).
Δ15 et Δ12 ont été décelées uniquement chez les algues et les plantes possédant de la chlorophylle et sont absentes de la quasi totalité des cellules animales des invertébrés, à l'exception de quelques insectes, et des vertébrés parmi lesquels les poissons, les oiseaux et les mammifères (Sargent et *al.*, 1995). Ces organismes n'ont donc pas la capacité de synthétiser le 18:2 (n-6) et le 18:3 (n-3). Ils doivent être obligatoirement apportés par la nourriture pour permettre la synthèse des autres PUFA, et sont alors considérés comme des AG essentiels pour la survie de ces organismes. Δ6, quant à elle, est présente chez les animaux et les plantes supérieures (Brett & Muller-Navarra, 1997).

4.4. Les acides gras polyinsaturés essentiels et leurs fonctions

Parmi les PUFA essentiels, sont considérés comme les plus importants : ARA (arachidonic acid) ; C20:4ω6, EPA (eicosapentaenoic acid) ; C20:5ω3 et DHA (docosahexaenoic acid) ; C22:6ω3, LIN (linoleic acid) ; C18:2ω6, ALA (α-linolenic acid) ; C18:3ω3. Plusieurs fonctions leur sont attribuées : rôles dans le fonctionnement des membranes cellulaires, substrat clé pour les réactions menant à la production de substances à effets actifs physiologiques. ARA et EPA sont les précurseurs d'eicosanoïdes, qui agissent comme hormones et qui ont différentes fonctions telles que la reproduction, le transport d'ions et d'eau ainsi que dans la neurotransmission des vertébrés, insectes et autres invertébrés. DHA est particulièrement associé aux tissus neuraux et principalement aux structures visuelles, il est retenu différemment par les groupes taxonomiques au sein de la chaîne alimentaire planctonique (plus fortement chez le poisson tel que la truite arc-en-ciel qu'au niveau du zooplancton qui retient plus l'EPA).
LIN et ALA peuvent être convertis en ARA (intermédiaire important de la prostaglandine) et EPA respectivement, ils sont considérés comme essentiels lorsque les réserves des longues chaînes des autres EFA sont appauvries (Ahlgren et *al.*, 1997 ; Kainz et *al.*, 2004 ; Persson, 2006).

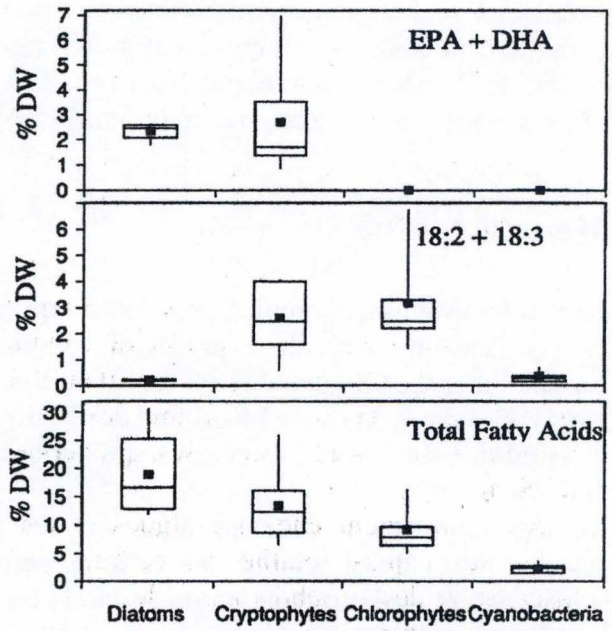


Fig. 20 : *HUFA, 18:2 (n-6) et 18:3 (n-3) ainsi que le contenu total des AG pour une variété de taxa de phytoplancton d'eau douce. La ligne horizontale dans les cases correspond à la médiane et le point montre la moyenne de la distribution. Les côtés supérieur et inférieur des cases correspondent respectivement aux percentiles 25 et 75 tandis que les lignes verticales de part et d'autre des cases déterminent les percentiles 10 et 90 (Brett & Müller-Navarra, 1997).*

4.5. Composition en acides gras du phytoplancton

Malgré les différentes sources de variation qui peuvent exister (état physiologique des cellules, lumière, température,...), la plupart des études mettent en évidence une certaine homogénéité de la composition en AG des espèces phytoplanctoniques en relation avec leur composition taxonomique. Ainsi, les différents groupes d'algues présentent, du point de vue de leur composition en AG, des spécificités assez marquées (Léveillé, 1997).

Les **cyanobactéries** sont caractérisées généralement par de fortes teneurs en 16:0, en 16:1 (n-7), en 16:1 (n-9), ainsi qu'en PUFA à 18 atomes de carbone. L'ensemble de ces acides gras branchés peut former de 50 à 90 % des lipides totaux chez les bactéries (Desvilettes, 1997). Les espèces non filamenteuses comme *Microcystis* seraient particulièrement riches en PUFA de la série (n-6) alors que ceux de la série (n-3) seraient plus spécifiques des espèces filamenteuses telles qu'*Anabaena* (Kenyon, 1972 ; Ahlgren et *al.*, 1992). Les cyanobactéries se distinguent des Eubactéries par leur capacité à synthétiser des PUFA. La mise en évidence, chez certaines espèces, de 20:5 (n-3), même en faible quantité, témoigne de la présence de systèmes enzymatiques de désaturation et d'élongation des AG, comparables à ceux des algues eucaryotes, mais absents des autres types bactériens (Ahlgren et *al.*, 1992).

Les **diatomées** sont communément considérées comme l'une des meilleures sources de nourriture en aquaculture. Cette classe d'algues se distingue par de fortes concentrations en 16:1 (n-7) et 16:0. Chez la majorité des espèces étudiées, l'AG 14:0 est aussi bien représenté que 16:0 et 20:5 (n-3) est fréquemment abondant (Bourdier et Amblard, 1987 ; Volkman et *al.*, 1989). Ces quatre AG représentent souvent plus de 60 % des AG totaux, alors que les PUFA avec 18 ou 22 atomes de carbone sont rarement importants. D'autres AG sont également bien représentés chez les diatomées ; ainsi le 16:4 (n-1) est synthétisé par désaturation de 16:1 (n-7), grâce à l'action des Δ6, Δ12 et Δ15 désaturases. En milieu naturel, la présence de 16:4 (n-1) au niveau de la matière particulaire et son absence dans les pelotes fécales du zooplancton impliquent une très forte assimilation de cet AG par ce dernier, et probablement un rôle nutritionnel important (Léveillé, 1997).

Les **Chlorophycées** sont généralement caractérisées par de fortes teneurs en 16:0 et en PUFA à 16 et 18 atomes de carbone, et par un certain déficit en PUFA à 20 et 22 atomes de carbone (Ahlgren et *al.*, 1992). Il semble donc que cette classe algale présente de faibles possibilités d'élongation, ainsi qu'une activité Δ6 et Δ5 désaturase peu importante, conduisant à une accumulation en 18:2 (n-6) et en 18:3 (n-3) (Sargent et *al.*, 1995).
En raison de leur déficit en PUFA à longues chaînes carbonées, les Chlorophycées et, plus généralement, les algues vertes, sont souvent associées à d'autres types d'algues lorsqu'elles sont utilisées comme aliment. Cependant, leurs fortes teneurs en acide linoléique et linolénique, et leur aptitude à la culture en masse font que ces algues sont fortement utilisées en aquaculture (Léveillé, 1997) (Fig. 20).

Les **Dinophycées**, quant à elles, présentent de fortes quantités en PUFA à 18, 20 et 22 atomes de carbone. L'ensemble des équipements enzymatiques de synthèse des PUFA est donc bien développé. Malgré cela, les Dinophycées sont rarement utilisées comme nourriture, principalement en raison de la présence de toxines chez certaines espèces.

Size fraction	PUFA	EFA
Macrozooplankton	24.3 (±4.0)	17.2 (±3.2)
Mesozooplankton	29.7 (±5.6)	21.6 (±5.0)
Microzooplankton	19.1 (±6.2)	13.9 (±4.7)
Seston	9.5 (±1.7)	5.8 (±1.6)

Fig. 21 : *Concentrations moyennes (mg.g poids sec^{-1}) de PUFA (± écart-type) et EFA (± écart-type ; incluant ARA, DHA et EPA) dans le seston (10-64 µm), le microzooplancton (100-200 µm), le mésozooplancton (200-500 µm) et le macrozooplancton (>500 µm) de 6 lacs/réservoirs oligotrophes côtiers de différents pays nordiques (Kainz, 2004).*

Une constatation intéressante est la relation entre les PUFA et (n-3)FA et le phosphore, surtout en zone pélagique. Cela implique que le phosphore est un bon prédicteur de la qualité en acides gras du phytoplancton vivant. Certaines expériences utilisant des trappes et des filets, constatent de faibles contenus en DHA durant le printemps et l'automne. Cela coïncide avec la dominance des diatomées. En effet, celles-ci contiennent de hauts niveaux d'EPA mais de faibles, voire indétectables, niveaux de DHA contrairement aux dinoflagellés qui contiennent, comme les poissons, plus de DHA que d'EPA. La faune benthique a accès à une qualité alimentaire élevée durant le printemps et l'automne. Les diatomées sont plus stables à ces saisons que d'autres taxa (Ahlgren, 1997).

4.6. Composition en acides gras du zooplancton

4.6.1. Les lipides de réserve

La qualité alimentaire semble plus importante que la quantité alimentaire si on regarde la croissance et la reproduction dans les populations animales. Certaines expériences ont révélés que la matière en suspension dans la zone photique est une meilleure ressource de qualité alimentaire que la matière sédimentée. En conséquence, le zooplancton pélagique a accès à une nourriture de meilleure qualité que les invertébrés benthiques durant la majeure partie de la saison. (Ahlgren, 1997).

Les **copépodes** et les **cladocères** accumulent de grandes quantités d'énergie sous forme lipidique. Les teneurs en lipides de ces organismes sont dépendantes du sexe (Morris, 1971), du stade de développement et des conditions nutritionnelles (Lee et *al.*, 1971) (Fig. 21). Les triglycérides et les cérides sont les principales formes de stockage de l'énergie chez le zooplancton. De manière globale, la majorité des copépodes et des cladocères des eaux douces possèdent essentiellement des triglycérides comme lipides de réserve, alors que les copépodes marins vivant dans les eaux profondes ou dans les zones polaires, accumulent préférentiellement des cérides (Hagen et *al.*, 1993).
Les cérides sont habituellement rencontrés chez des organismes se nourrissant de façon irrégulière, dans un milieu où la nourriture n'est abondante que pendant une courte période de l'année (Sargent & Falk-Petersen, 1988). Plusieurs études ont montré que les triglycérides sont plus vite métabolisés que les cérides chez des copépodes limités en nourriture (Sargent et *al.*, 1977 ; Hakanson, 1984 ; Falk-Petersen et *al.*, 1987). A la suite d'un jeûne prolongé, les triglycérides de ces organismes sont restaurés en priorité (Bourdier & Amblard, 1989). Les triglycérides seraient donc des produits de réserve à court terme, facilement utilisables par les organismes, avec un taux de renouvellement rapide, de l'ordre de quelques jours, alors que les cérides constitueraient plutôt des réserves énergétiques à long terme, mobilisables sur plusieurs mois. En bref, les cérides représentent plutôt un indice à long terme du passé nutritionnel de l'animal, alors que les triglycérides sont dépendants de l'alimentation récente (Hakanson, 1984 ; Sargent & Henderson, 1986).
La plupart des études ont montré que les AG provenant de l'alimentation étaient incorporés sans modification dans les lipides de réserve du zooplancton (Desvilettes et *al.*, 1994). Cependant, de fortes teneurs en SAFA à 20 et 22 atomes de carbone, pouvant dans certains cas représenter plus de 50 % des lipides totaux, ont été observées au niveau des cérides, chez certains calanoïdes, alors que leur nourriture en était pratiquement dépourvue (Sargent et *al.*, 1981 ; Falk-Petersen et *al.*, 1987 ; Serrazanetti et *al.*, 1994 in Léveillé, 1997). Ces AG doivent provenir, du moins en partie, d'une synthèse *de novo* ou d'une bioconversion de certains AG d'origine alimentaire. Un exemple de l'importance de la qualité nutritionnelle : chez *Daphnia galeata*, la synthèse d'AG est généralement faible, plus de 98 % accumulés sont dérivés de la

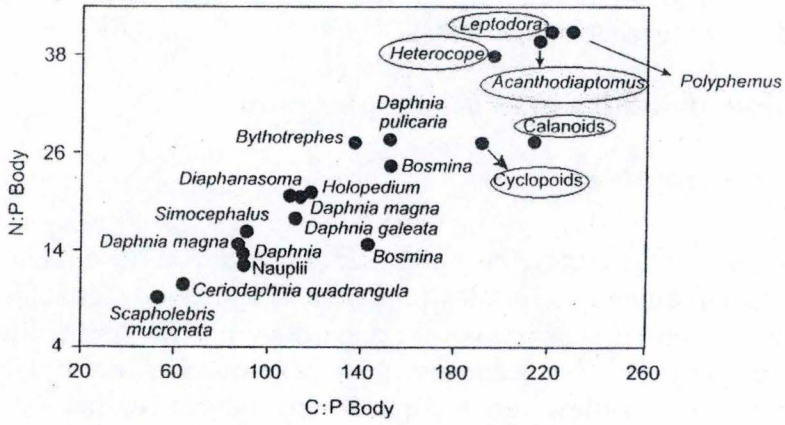


Fig. 22 : *Variation interspécifique de la composition élémentaire de différents taxa de zooplancton d'eau douce, ratios N:P et C:P (copépodes : entourés ; cladocères : autres).*

	N and P Content		
	% N	*% P*	*N:P*
Calanoid copepods	8–10	~0.6%	~35
Daphnia	8–10	1.2–1.6%	~12
Difference:		~0.8% "extra" P	

Fig. 23 : *Pourcentage de P et de N et ratio N:P pour une espèce de cladocère : Daphnia et les copépodes calanoïdes. Les données concernant la composition élémentaire sont issues d'Andersen et Hessen (1981).*

nourriture ingérée et 1,6 % sont synthétisés *de novo* sous de bonnes conditions alimentaires. Seuls les complexes de lipides polaires sont synthétisés d'où l'importance de trouver les AG dans la nourriture. Les daphnies sont incapables d'accumuler le DHA et le LIN est difficilement converti en EPA (Weers, 1997).

En ce qui concerne les **rotifères**, la plupart des expériences consistent à les utiliser comme source de nourriture pour mesurer le taux de croissance et de survie de cladocères ou de larves de poissons. Les rotifères peuvent être enrichis en différents AG ou pas et démontrer ainsi l'importance de ceux-ci dans le développement des organismes qui s'en nourrissent.

4.6.2. Les lipides de structure

Il est généralement admis que les lipides polaires des organismes zooplanctoniques, du fait de leur rôle structural, présentent une faible variabilité de leur composition en AG, quelles que soient les conditions physiologiques des organismes et la nature de leur environnement (Lee et *al.*, 1971). La composition en AG de cette classe de lipides serait donc principalement sous le contrôle de facteurs génétiques, et dépendrait par conséquent de la position taxonomique de l'organisme (Laureillard et *al.*, 1990). Si cette règle se vérifie généralement sur une courte durée, il apparaît que des conditions environnementales différentes (température, nourriture) finissent, à long terme, par introduire une certaine variabilité dans l'orientation métabolique de ces organismes (Desvilettes et *al.*, 1994). Toutefois, de fortes teneurs en 22:6 (n-3) sont observées chez la plupart des copépodes, alors que les cladocères sont plutôt caractérisés par une accumulation en 20:5 (n-3) (Bourdier & Amblard, 1989 ; Desvilettes et *al.*, 1994). Les systèmes enzymatiques nécessaires à la synthèse de 22:6 (n-3) à partir de 20:5 (n-3), sont donc plus efficaces chez les copépodes que chez les cladocères (Farkas et *al.*, 1981 in Léveillé, 1997), ce qui conduit à des compositions en AG différentes entre ces deux types d'Entomostracés.

4.6.3. Les teneurs en nutriments du zooplancton

Les différents taxa de zooplancton ont des contenus contrastés en nutriments (Fig. 22). Ces variations sont surprenantes car toutes les espèces sont des crustacés, toutes appartiennent à la même classe de taille (quelques mm) et toutes peuvent cohabiter potentiellement dans un même lac. Les données révèlent une variation de stoechiométrie frappante (C:P, plus de 4:1 ; N:P, plus de 5:1) en dépit d'une homogénéité taxonomique globale de ce groupe. Un des motifs majeurs est que certains copépodes adultes ont des ratios élevés de N:P (Fig. 23) et de C:P (c'est-à-dire faible en P) tandis que certains cladocères ont de faibles ratios N:P et C:P (c'est-à-dire contenu élevé en P). En général, on associe les variations stoechiométriques du zooplancton avec les différences en P (C:N et N:P varient mais C:P est plus contraignant).
Ce motif de fortes variations du contenu en P mais faibles en N est très réminiscent de ce que l'on voit dans les structures cellulaires majeures et les organelles.Le rapport N:P, par exemple, peut varier considérablement allant de 7,5 chez les cladocères à 55 chez les calanoïdes. Le contenu en P des nauplii de copépodes est de 14 %, ce qui est très élevé par rapport aux autres taxa et aux adultes (~ 0,5 %), le contenu maximal en P étant atteint dans les étapes de vie intermédiaires.

Les rapports stoechiométriques au sein d'un individu sont déterminés en fonction de la nourriture ingérée. L'étude de Park (2002) montre que *Daphnia magna*, nourrie avec trois

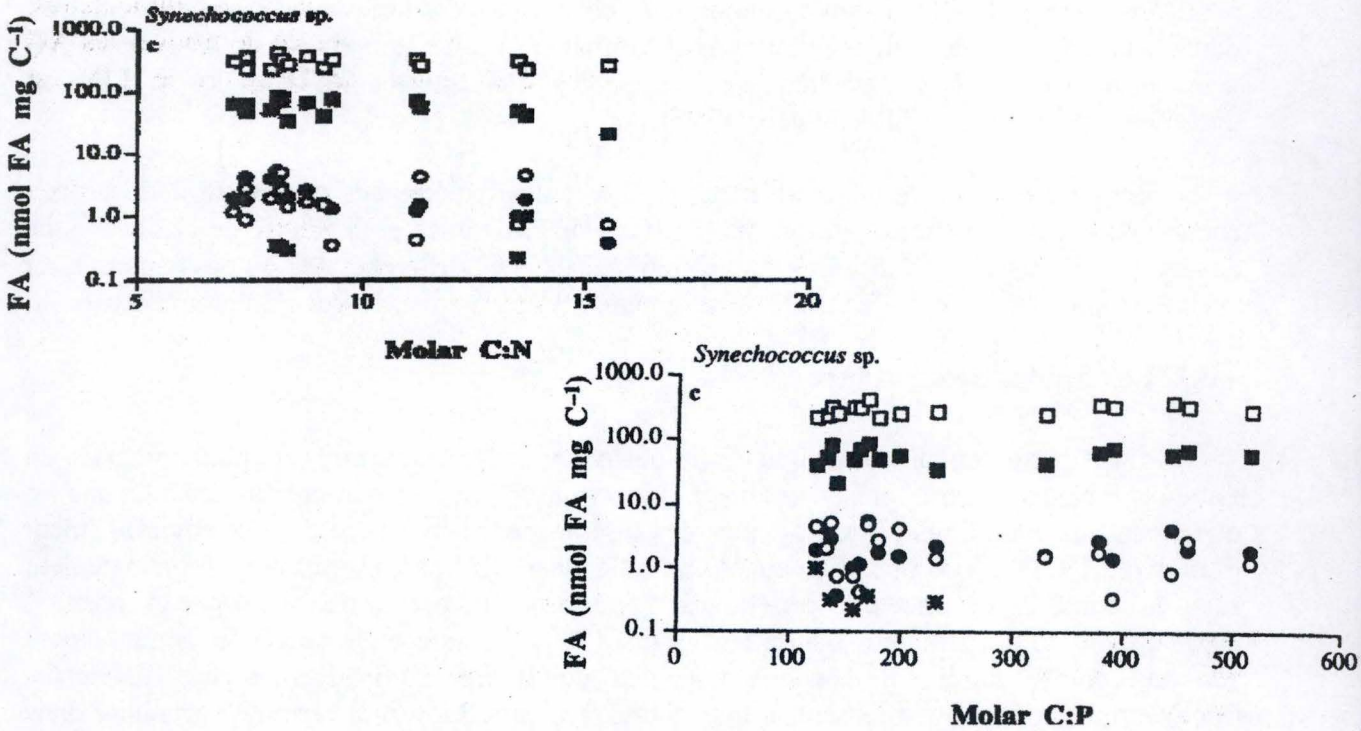


Fig. 24 : *Changements dans la composition en acides gras chez D. magna nourie avec Synechoccus sp. en relation avec le contenu algal en N et en P (Park, 2002).*

□FA ●ω6-PUFA ○ω3-PUFA ■UFA ✱EPA

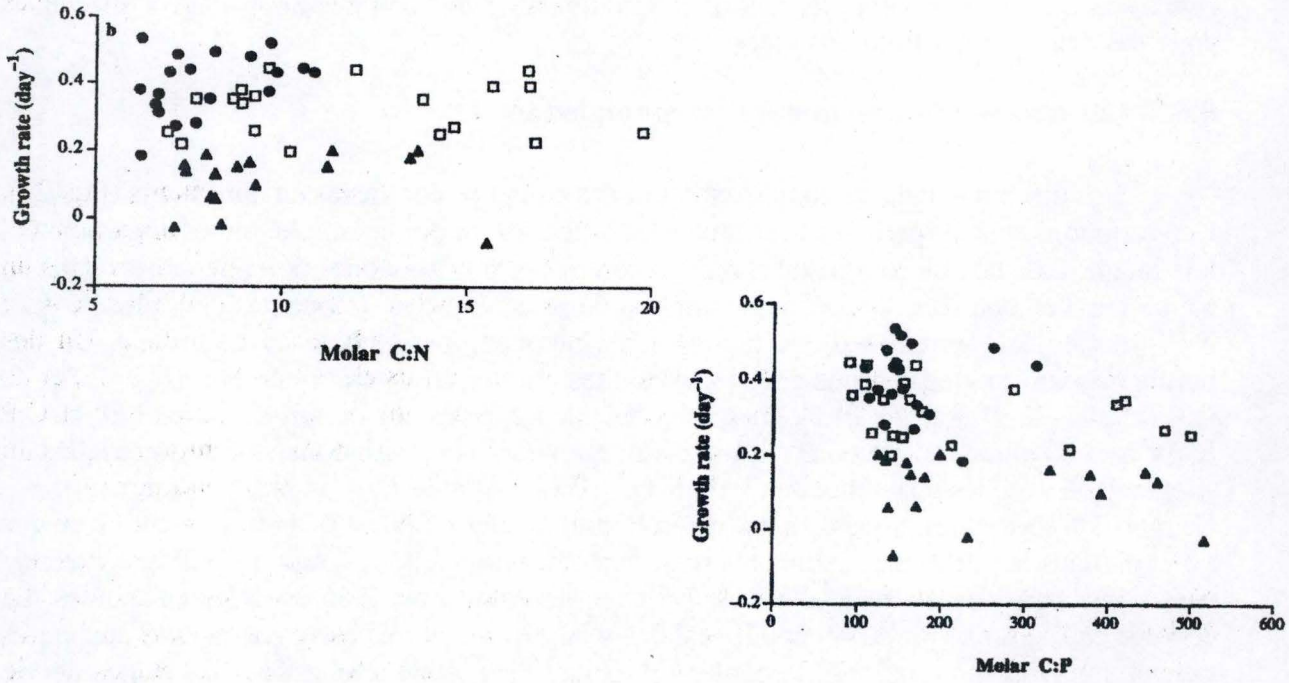


Fig. 25 : *Ratio C:N algal et taux de croissance de D. magna. Chaque point de données représente une moyenne des quantités de carbone et d'azote et le taux de croissance de D. magna pour la valeur au début et à la fin de chaque expérience (Park, 2002).*

▲*Synechoccus sp.* □*Scenedesmus acutus* ● *Rhodomonas minuta*

espèces d'algues (*Rhodomonas minuta*, *Scenedesmus acutus* et *Synechoccocus sp.*), suivait les rapports stoechiométriques des composants de son régime (Fig. 24 ; Fig. 25).

4.7. Composition en acides gras des poissons

Il est admis que les poissons produisent de la bile qui est, le plus souvent, déversée au niveau du caecum pylorique et de l'intestin antérieur. Les lipides sont émulsionnés par cette bile, de nature alcaline ; cela conduit à la formation de micelles (Henderson & Tocher, 1987 in Léveillé, 1997). La majorité des lipides d'origine alimentaire n'est pas absorbée directement à travers la paroi intestinale. Comme pour les protéines ou les polysaccharides, ils doivent d'abord être hydrolysés en molécules de plus petite taille. Cette hydrolyse est réalisée par une catégorie spéciale d'enzymes digestives, les lipases, qui agissent par rupture des liaisons ester, et conduisent à la libération de produits assimilables.

4.7.1. Digestibilité des acides gras

Les comparaisons entre la composition en AG de la nourriture et celle des excrétats des poissons ont permis de calculer un coefficient de digestibilité pour chaque acide gras. Celui des AG saturés et monoinsaturés diminue avec l'augmentation de la longueur de la chaîne carbonée. Les MUFA présentent généralement une digestibilité supérieure à leurs homologues saturés, mais la présence de certaines substances (acétate, acide linoléique...) dans la nourriture peuvent modifier cet état (Ringo & Olsen, 1994 in Léveillé, 1997). La digestibilité des PUFA augmente avec le degré d'insaturation de la chaîne carbonée, par exemple ceux de la série (n-3) contrairement à ceux de la série (n-6) dont le coefficient est sensiblement inférieur. Cette différence serait due à une affinité supérieure des enzymes lipolytiques pour les PUFA de la série (n-3) mais également à une absorption sélective des AG d'origine alimentaire (Austreng et *al.*, 1980).

4.7.2. Absorption des acides gras

L'absorption des produits de l'hydrolyse des lipides par les entérocytes se déroule principalement au niveau des caeca pyloriques et de l'intestin antérieur. Les monoglycérides et les acides gras libres polyinsaturés sont préférentiellement absorbés par rapport aux AG saturés (Tocher & Sargent, 1984).

4.7.3. Transport des acides gras

Dans les entérocytes, les acides gras absorbés sont réestérifiés en triglycérides. La plupart des alcools sont oxydés en acides gras homologues, et les stérols sont réestérifiés en ester de stérols. Une fois réestérifiés, ces composés sont incorporés dans les chylomicrons puis véhiculés vers les tissus (muscles, tissus adipeux, cerveau et foie) par l'intermédiaire des systèmes de transport plasmatique (Sargent, 1999). Au niveau du foie, les lipides alimentaires sont réarrangés avec les lipides issus de la synthèse *de novo*, puis incorporés dans des lipoprotéines afin d'être transportés vers les autres tissus (Rogie & Skinner, 1985).
Au niveau des tissus, les triglycérides liés aux chylomicrons et aux lipoprotéines sont hydrolysés par des lipoprotéines lipases (Henderson & Tocher, 1987 in Léveillé, 1997). Les acides gras ainsi libérés pénètrent dans les cellules où ils sont soit catabolisés dans les mitochondries ; soit réestérifiés sous forme de nouveaux triglycérides, de phospholipides et d'esters de stérol, après avoir été éventuellement bioconvertis par désaturation ou élongation.

4.7.4. Composition en acides gras des lipides de réserve

Lorsque l'apport en lipides d'origine alimentaire est suffisant, la synthèse *de novo* ainsi que la bioconversion des AG sont inhibées (Sargent et *al.*, 1989). Les AG d'origine alimentaire sont alors intégrés aux triglycérides, sans subir de modification. La composition en AG de cette classe de lipides est, par conséquent, fortement dépendante de la nourriture (Henderson & Tocher, 1987 in Léveillé, 1997).
La mise en réserve des lipides chez les poissons se fait essentiellement sous forme de triglycérides, principalement au niveau du foie, des muscles et des tissus adipeux associés au mésentère des viscères et des gonades (Ahlgren et *al.*, 1994).

4.7.5. Exemple d'expérience

Une différence importante existe entre les poissons d'eau froide et d'eau chaude. Ces derniers ont surtout besoin de réserves d'acides gras des familles linoléiques et linoléniques (degré d'insaturation plus élevé) contrairement aux poissons d'eau froide qui constituent leurs réserves avec des acides gras des séries n-3. Les poissons d'eau froide comme le goujon (*Gobio gobio* (L.)) ou la perche (*Perca fluviatilis* (L.)) ont besoin des acides gras pour assurer une fluidité suffisante de leurs membranes pouvant être perturbée aux basses températures. Les PUFA, tels que C20 : 5n-3, entrent dans la composition de la membrane cellulaire des organes comme le foie, le caecum pylorique et la vésicule biliaire durant le stade larvaire. La conclusion de cette étude, visant à tracer les profils d'acides gras de ces deux poissons nourris avec des rotifères et/ou de la nourriture sèche, est que la composition en acides gras des larves de perche et de goujon reflète celle des rotifères (*Brachionus calyciflorus* Pallas) produits sur les algues (*Dictyosphaerium chlorelloides*), particulièrement avec une présence significative de la famille des linoléiques dans le poisson. Chez ces deux espèces, le DHA semble être utilisé en premier lieu par les larves durant leur croissance. Ce taux est réduit à 80,5 % et 70 % chez le goujon et la perche respectivement à la fin du 17ème jour de nutrition avec les rotifères et les nauplii d'*Artemia* (Awaïss, 1996).

4.8. Utilisations des acides gras en tant que biomarqueurs

Contrairement à d'autres éléments nutritifs, comme les protéines, qui sont décomposées lors de la digestion, les AG ne sont pas dégradés mais passent intacts dans la circulation sanguine, sont réestérifiés en triacylglycérols et se déposent sur les tissus adipeux, où ils sont stockés. Le nombre d'AG biosynthétisés par les animaux est limité (Cook, 1991) et malgré les réactions métaboliques que les AG peuvent subir au sein des organismes, il est possible d'identifier ceux qui sont d'origine alimentaire.
Bien évidemment, le métabolisme des AG du prédateur entraîne des différences dans la composition en AG par rapport à ses proies, mais les AG des proies sont stockés dans le tissu adipeux du prédateur sans trop de modifications et d'une façon prévisible (Iverson et *al.*, 2004). Ce type d'acides gras peut donc être à la fois un biomarqueur mais également un indicateur de la qualité de la nourriture (Desvilettes et *al.*, 1997).
De nombreux auteurs ont démontré (Bourdier & Amblard, 1987 ; Bec et *al.*, 2003 ; Sargent et *al.*, 1988) que des « *patterns* » d'AG spécifiques passent intacts des proies à leurs prédateurs, aux niveaux inférieurs de la chaîne alimentaire.
En ce qui concerne les mammifères, certains scientifiques se sont servis des compositions en acides gras de la graisse et du lait de certains pinnipèdes afin d'estimer leur régime alimentaire et de détecter des changements au sein de celui-ci (Iverson et *al.*, 1993 ; 2004).

5. Objectifs du travail

Actuellement, le problème majeur pour le lac Kivu, comme le soulignent Descy (1990) et Kaningini (1995), est moins de déterminer si l'introduction de *L. miodon* est une réussite ou une catastrophe écologique que de maintenir ce stock piscicole, source de protéines animales pour les populations humaines riveraines du lac Kivu longtemps confrontées au problème de carence en protéines. La gestion durable des pêches passe par une exploitation rationnelle de la ressource s'appuyant sur une compréhension du fonctionnement écologique de ce lac. Ceci implique notamment la détermination des facteurs qui contrôlent la productivité aux différents niveaux trophiques (Brett et Müller – Navarra, 1997 ; Falk-Petersen et *al.*, 2002 ; Kainz et *al.*, 2004). Récemment, il a été démontré que dans les écosystèmes aquatiques, les contenus (qualité et quantité) en acides gras polyinsaturés (PUFA) et en phosphore des ressources alimentaires sont les principaux facteurs qui influencent la croissance et la reproduction des consommateurs (Ahlgren et *al.*, 1997 ; Desvilettes et *al.*, 1997 ; Sargent et *al.*, 1999 ; Park et *al.*, 2002 ; Ballantyne et *al.*, 2003 ; Bec et *al.*, 2003). Cependant, ces études ont concerné des milieux tempérés et sont inexistantes pour les lacs tropicaux.

Le lac Kivu est un lac oligotrophe (Beadle, 1981), où la productivité du plancton est fortement liée à des variations saisonnières marquées. *Limnothrissa*, poisson essentiellement planctonophage, doit donc faire face à des fortes fluctuations de la quantité de ses ressources alimentaires, bien mises en évidence par Sarmento et *al.* (2006 a et b) pour le phytoplancton et par Isumbisho et *al.* (2006) pour le zooplancton. Les fluctuations observées sont en relation avec la structure de la colonne d'eau, stratifiée avec une thermocline vers 25 m en saison des pluies et par contre bien mélangée en saison sèche. Ces alternances de stratification et de mélange conditionnent fortement la disponibilité en nutriments inorganiques, en particulier en phosphore, d'autant plus que le lac est méromictique et que les pertes par sédimentation doivent être élevées. Il en résulte que la composition stoechiométrique du phytoplancton (C/N, C/P, N/P) est variable, affectant très probablement la croissance des copépodes et celle de leur principal prédateur. D'autre part, comme la composition phytoplanctonique varie aussi saisonnièrement, avec plus de diatomées et de cryptophycées en saison sèche, il est fort possible que la qualité des ressources planctoniques de *Limnothrissa* varie également, en particulier au niveau de leur composition en acides gras polyinsaturés (PUFA). C'est dans ce cadre que s'inscrit cette étude qui sera une première approche de la composition en éléments essentiels (N, P) et en PUFA des composants du réseau trophique du Lac Kivu.
Ce projet présente le double intérêt de se focaliser sur une problématique très actuelle, fondamentale de fonctionnement des écosystèmes et des réseaux trophiques (faire la part du rôle des PUFA et des nutriments inorganiques dans le déterminisme de la productivité des consommateurs) et sur une problématique plus appliquée de gestion des ressources ichtyologiques dans un milieu où elles sont variables et soumises à de fortes contraintes environnementales.

Cette approche permettra d'apprécier la variabilité de la qualité nutritionnelle des sources de nourriture pour le zooplancton (copépodes) et pour *Limnothrissa miodon*. De plus, comme les PUFA sont utilisables comme biomarqueurs des relations trophiques, nous espérons extraire de la composition en PUFA du seston des indications sur le régime alimentaire du zooplancton, qui broute du phytoplancton et sans doute aussi des protistes hétérotrophes (flagellés, ciliés) et des rotifères.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

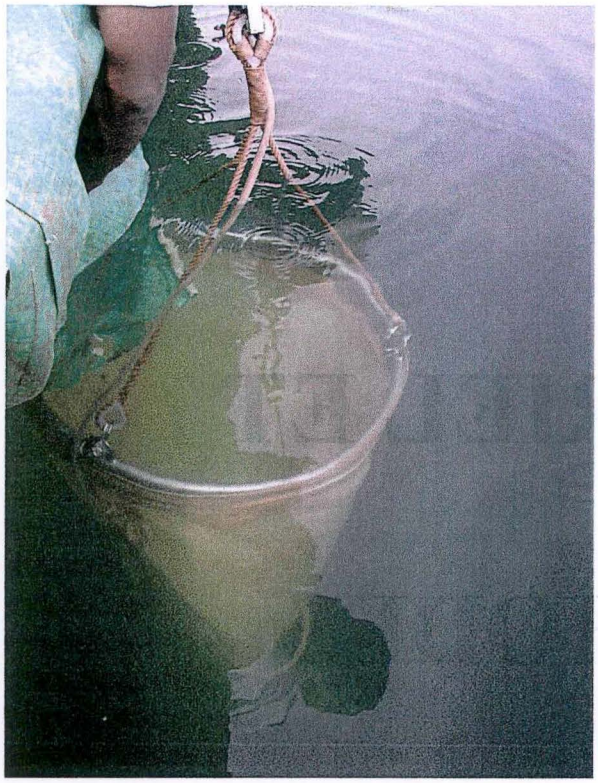


Fig. 26 : *Echantillonnage au filet à plancton fermant (100 µm).*

1. Prélèvements des échantillons

Les échantillonnages ont été réalisés chaque mardi, pendant 12 semaines, à Ishungu. Ainsi, chaque semaine, à l'aide de la bouteille de Van Dorn de 6 litres, 10 litres d'eau ont été échantillonnés à 0, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50, 60 et 70 m pour les mesures de carbone, azote, phosphore et de silice biogène. Pour l'analyse HPLC (High Performance Liquid Chromatography) et les dosages de la chlorophylle a et des nutriments, 6 litres d'eau étaient prélevés de 0 à 70 m ainsi qu'un échantillon moyen de la zone de mélange. Seuls les nutriments NH_4^+, SiO_2, NO_2^- et PO_4^{3-} ont été analysés tous les 15 jours.
En ce qui concerne le phytoplancton et le zooplancton, différents échantillonnages étaient réalisés chaque semaine : 2 à l'aide du filet fermant de 100 µm (de 60 à 40 m et de 40 à 20 m) (Fig. 26), 1 à l'aide du filet à plancton de 150 µm (de 60 à 0 m) et 1 à l'aide de la bouteille de Van Dorn avec laquelle 72 litres étaient remontés afin de réaliser un échantillon moyen de la zone de mélange (de 20 à 0 m). Deux pêches au filet maillant et à la senne de plage ont été réalisées afin de capturer des alevins et des *L. miodon* adultes, en vue de l'analyse des acides gras.

2. Analyses physico-chimiques

2.1. Les paramètres généraux

Les mesures des paramètres tels que la température, la conductivité, le pH et l'O_2 dissous ont été effectuées à l'aide d'une sonde HYDROLAB DS4a de 90 à 0 m.

2.2. La transparence de l'eau

La transparence de l'eau, mesurée chaque semaine au point d'échantillonnage, a été estimée à l'aide du disque de Secchi. La profondeur à partir de laquelle ce disque blanc de 20 cm de diamètre n'est plus visible correspond approximativement à 15 % de l'intensité lumineuse à la surface[1]. Le disque permet une bonne estimation du coefficient d'extinction lumineuse (k) :

$$k = \frac{1,6}{P}$$

où P est égale à la profondeur de Secchi.
La profondeur de la zone photique (Z_{eu}) peut, ensuite, être calculée par la formule :

$$Z_{eu} = \frac{4,6}{k}$$

2.3. Les nutriments

Le dosage des nutriments est réalisé sur de l'eau filtrée sur un filtre en fibre de verre Macherey-Nagel GF/5. Il s'agit ensuite de déterminations spectrophotométriques. Les standards sont réalisés dans les mêmes conditions que les échantillons.

[1] La profondeur de Secchi (Z_s) est la moyenne entre la valeur de disparition et de réapparition du disque.

2.3.1. Phosphates (PO_4^{3-})

Lors du dosage des phosphates, nous avons utilisé comme réactifs (dans cet ordre) : l'acide ascorbique, l'heptamolybdate d'ammonium et le potassium antimonyl tartrate. La limite de détection se situe aux environs de 5 $\mu g.l^{-1}$. La lecture se fait à 882 nm dans des cuvettes de 5 cm.

2.3.2. Nitrites (NO_2^-)

Lors du dosage des nitrites, nous avons utilisé comme réactif : le sulfanilamide. Sa limite de détection se situe aux environs de 1 $\mu g.l^{-1}$. La lecture se fait à 540 nm dans des cuvettes de 5 cm.

2.3.3. Ammoniun (NH_4^+)

Lors du dosage de l'ammonium, nous avons utilisé comme réactifs : le réactif salicylate (sodium salicylate + trisodic citrate + sodium nitroprussiate). La limite de détection se situe aux environs de 10 $\mu g.l^{-1}$ La lecture se fait à 655 nm dans des cuvettes de 1 cm.

2.3.4. Silice (SiO_2)

Lors du dosage de la silice, nous avons utilisé comme réactifs (dans cet ordre) : le réactif salicylate (sodium salicylate + trisodic citrate + sodium nitroprussiate) et un autre réactif, composé d'hydroxyde de sodium et de dichlorocyanurate de sodium. La lecture se fait à 610 nm dans des cuvettes de 1 cm.

3. Fractionnement de la biomasse

L'estimation de la biomasse algale a été réalisée par la quantification de la chlorophylle a (pigment présent chez tous les organismes photosynthétiques).

3.1. Procédure de filtration et d'extraction

Pour différentes profondeurs (5, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50, 60 et 70 m), 2 litres d'eau ont chaque fois été filtrés sur un filtre Macherey-Nagel GF/5. Pour différents mix de la zone de mélange (mix brut, fraction < 5 µm, fractions <150-50>, <50-10> et < 10 µm), 2, 4, 16 et 2 litres étaient filtrés, respectivement pour chaque échantillon.

Une fois les filtrations terminées, les filtres sont transférés dans des fioles en verre de 20 ml, auxquelles 8 ml d'acétone sont ajoutés, en vue de l'extraction des pigments. Les échantillons subissent alors une première sonication de 15 minutes, avant d'être conservés au froid jusqu'au lendemain (16 h), où ils subiront une seconde sonication de 15 minutes. L'extraction terminée, 2 ml de chaque échantillon sont prélevés, transférés dans des fioles en verre sombre, et stockés au surgélateur afin d'être ultérieurement analysés en HPLC.

3.2. Dosage de la chlorophylle a par spectrophotométrie

Une première estimation de la biomasse peut être connue grâce au dosage de la chlorophylle a par spectrophotométrie. L'absorbance d'un blanc (3 ml d'acétone 90 %) est mesurée. Suivant la méthode de Lorenzen (1967), on mesure, tout d'abord, la concentration en chlorophylle a de l'extrait lui-même. Ensuite, on acidifie l'échantillon avec 200 µl d'HCl (0,1 N) afin de convertir les chlorophylles en phaeophytines et on reprend une mesure après avoir attendu une minute. La concentration en chlorophylle a ($\mu g.l^{-1}$) est obtenue par la formule (Marker et *al.*, 1980) :

$$Chla\,(\mu g.l^{-1}) = (D_B - D_A) * 11{,}9 * 2{,}439 * \left(\frac{V_{ac}}{e}\right)$$

où : D_B : densité optique de l'extrait avant acidification
D_A : densité optique de l'extrait après acidification
V_{ac} : volume d'acétone utilisé (8 ml)
e : longueur du parcours optique en cm (5 cm)

3.3. Dosage des pigments chlorophylliens et caroténoïdes par HPLC

3.3.1. Analyse en HPLC

Cette technique permet le dosage des pigments chlorophylliens et caroténoïdes. Les échantillons, constitués par les 2 ml d'extraits sont conservés à -25°C. Le système HPLC utilisé comprend un « Waters multisolvent delivery system », un injecteur automatique Waters et deux détecteurs : un détecteur à barettes 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 application d'un gradient ternaire de 30 min, dérivé de Wright et *al.* (1991), avec une composition de la phase mobile identique à celle utilisée par ces auteurs. La colonne est une Waters Nova-Pak C18 de 25 cm de longueur. De façon standard, le volume injecté est de 50 µl. La calibration est effectuée sur base de droites de calibration comportant 3 à 4 points, par injection de volumes croissants de solutions-standards. Celles-ci sont des pigments (chlorophylles et caroténoïdes) purifiés fournis par la firme DHI, Danemark. L'intégration est réalisée à l'aide du logiciel Millennium 2, sur des chromatogrammes en absorbance (à 436 nm) et en fluorescence (pour la chlorophylle b et les dérivés de chlorophylle a). Les pigments présents dans les échantillons sont identifiés à la fois par leur temps de rétention et par la correspondance de leur spectre d'absorption à 436 nm avec ceux des pigments connus stockés dans une librairie de spectres. Les concentrations en différents pigments sont exprimées en $\mu g.l^{-1}$, en tenant compte du volume d'eau filtrée initialement.

3.3.2. Quantification de la biomasse des différentes classes d'algues

Celle-ci est réalisée à l'aide du logiciel CHEMTAX, mis au point par Mackey et al. (1996), destiné à utiliser des pigments marqueurs des classes d'algues présentes dans le plancton pour quantifier leur biomasse.

Ce programme réalise une analyse factorielle qui minimise [S – C_0F_0], où S représente la matrice des concentrations en pigments marqueurs (données provenant de l'analyse en HPLC), C_0 la matrice d'abondance des classes d'algues en équivalents-chlorophylle a, et F_0 la matrice initiale des rapports pigments marqueurs : chlorophylle a (données de la littérature). La méthode demande idéalement deux pigments en plus de la chlrophylle a pour chaque classe d'algue. Elle permet d'utiliser des marqueurs partagés par plusieurs classes (comme par exemple la zéaxanthine chez les cyanobactéries et les chlorophytes). Le programme est rédigé dans le langage MATLAB et est installé sur PC.

Le détail du traitement appliqué sur les données pigmentaires du lac Kivu est décrit dans Sarmento et *al.* (2006). Ce traitement a permis de quantifier par les pigments marqueurs les groupes algaux suivants : Chlorophytes, Chrysophytes, Dinophycées, Cryptophycées, diatomées de type 1 (diatomées T1, présentant la signature pigmentaire habituelle des diatomées), diatomées de type 2 (diatomées T2, présentant en plus des pigments des diatomées, un carotène particulier), cyanobactéries de type 1 (cyanobactéries T1, possédant uniquement de la zéaxanthine comme xanthophylle) et enfin cyanobactéries de type 2 (cyanobactéries T2, possédant de l'échinénone en plus de la zéaxanthine).

4. Composition élémentaire

L'étude de la composition élémentaire se réalise en filtrant trois litres d'eau sur des filtres Macherey-Nagel GF/5, préalablement passés au four pendant une heure à 500°C, afin d'éliminer les impuretés organiques éventuelles. Après filtration, les filtres sont séchés et congelés dans des boîtes de Pétri scellées avec du parafilm en vue de leur analyse future.

4.1. Mesure du carbone et de l'azote particulaires

L'estimation de la composition en carbone et en azote a été réalisée à l'aide d'un analyseur CARLO ERBA NA 1 500. Avant l'analyse des échantillons, l'appareil est calibré à l'aide de quantités connues d'acétanilide (400-4 000 µg) placées dans des cupules en étain, et des 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 1 020°C. Cette combustion libère du CO_2 et un mélange NO-NO_2. Ces oxydes d'azote vont être réduits en N_2 dans une colonne de réduction. Les gaz obtenus sont séparés par chromatographie en phase gazeuse, et détectés par conductivité thermique.

4.2. Mesure du phosphore particulaire

Une portion connue du filtre est remise en suspension dans 6 ml d'eau distillée mQ, et hydrolysée au persulfate de potassium. Après le passage en autoclave (1h30 à 120°C) pour obtenir l'hydrolyse complète, on ajoute de l'acide sulfurique, du molybdate d'ammonium, de l'acide ascorbique et du tartrate d'antimoine dans un rapport 10/3/1/1 qui vont réagir avec les orthophosphates. La réaction aboutit à un composé de couleur bleue qui permet le dosage du phosphore particulaire par colorimétrie. Les tubes sont homogénéisés et lus au spectrophotomètre à 885 nm.

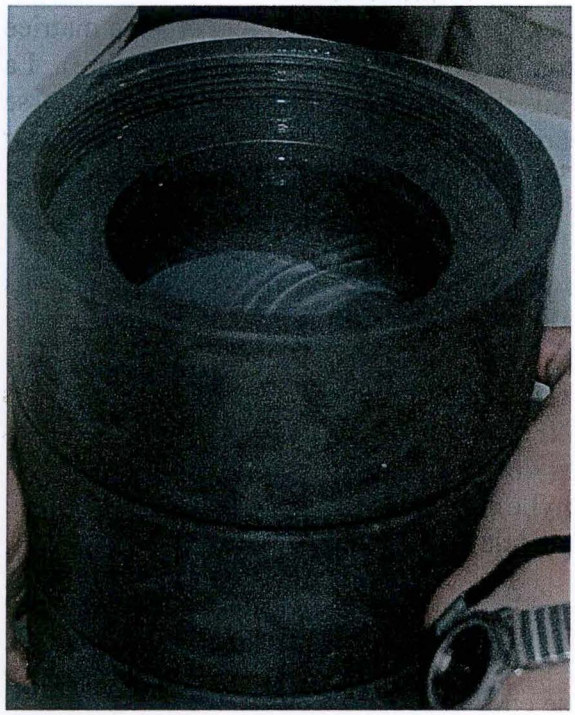


Fig. 27 : *Cylindre de filtration pour le zooplancton.*

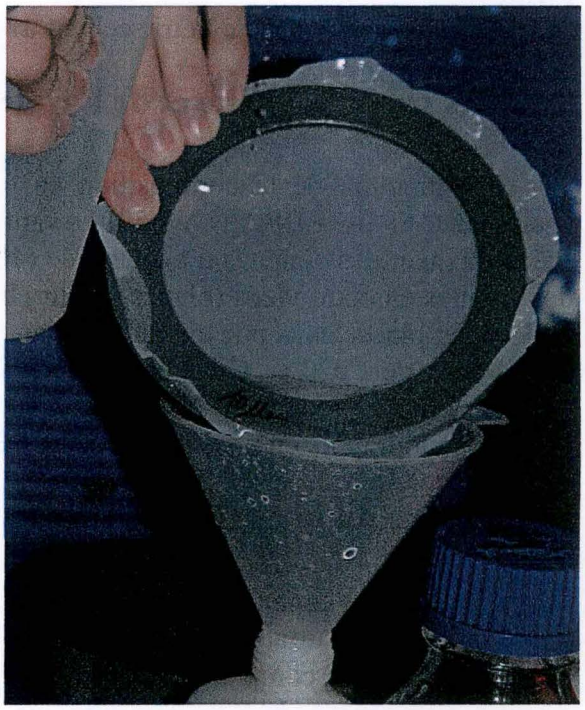


Fig. 28 : *Rinçage du filtre 10 µm avec de l'eau du lac filtrée.*

5. Procédure de filtration du plancton et analyse des acides gras

5.1. Procédure de filtration du phytoplancton et du zooplancton

Comme mentionné auparavant, 18 l d'eau ont été prélevés chaque semaine pour différentes profondeurs (0, 5, 10 et 20 m), de manière à obtenir un échantillon moyen représentatif de la zone de mélange.

Un cylindre (Fig. 27), permettant des filtrations multiples est placé au-dessus d'un récipient recueillant l'eau. On place deux filets à plancton de 300 et 150 µm dans les rainures prévues à cet effet. On rince ensuite les filets avec de l'eau du lac filtrée. L'eau recueillie est récupérée en vue d'être passée sur les filets à plancton de 50 et 10 µm. Le volume total filtré de la sorte est estimé à 70 l pour tenir compte des pertes durant les manipulations. Les filets à plancton contenant les microorganismes sont ensuite rincés avec de l'eau filtrée du lac (Fig. 28) et leur contenu est passé sur un filtre GF/5 de 47 mm de diamètre et de porosité de 0,7 µm, afin d'être délipidé. Les filtres sont ensuite transférés dans des boîtes de Pétri scellées à l'aide de parafilm, congelés à -25°C et conservés à l'obscurité jusqu'à l'extraction des lipides.
Les échantillons recueillis à l'aide des filets à plancton et fermants sont également filtrés sur GF/5. Les volumes filtrés ne sont pas mesurés puisque l'analyse qui suivra portera sur un dosage semi-quantitatif des acides gras.

5.2. Méthodologie d'analyse des lipides

Quelle que soit la nature des échantillons à analyser (phytoplancton, zooplancton, alevins...), les techniques d'extraction des lipides et de dérivation des acides gras sont rigoureusement identiques.

Toute la procédure d'extraction de lipides et de dosage des acides gras a été mise au point à l'Université Blaise Pascal de Clermont-Ferrand, au Laboratoire de Biologie des Protistes, en collaboration avec le Dr. C. Desvilettes. Des méthodes similaires ont été ensuite développées au Laboratoire d'Ecologie des Eaux Douces de l'URBO, FUNDP avec l'aide de B. Leporcq.

5.2.1. Conditionnement des échantillons

5.2.1.1. Risques de dénaturation

Lorsqu'ils ne sont pas protégés, les acides gras polyinsaturés subissent une oxydation de leurs doubles liaisons provoquée ou accentuée par la lumière, le contact avec l'air ambiant et les températures élevées (Christie, 1982). Si les échantillons frais sont conservés à l'abri de la lumière et à une température suffisamment basse, les antioxydants naturels qu'ils contiennent (Tocophérol par exemple) peuvent suffire à éviter l'apparition de ce phénomène.

En revanche, dès que les lipides sont extraits des tissus, les possibilités d'auto-oxydation augmentent et il devient alors nécessaire de prendre des précautions supplémentaires comme l'emploi d'antioxydants chimiques tel que le BHT (2,6-di-*t*-butyl-*p*-crésol). Les solvants que nous avons employés contenaient 10 $\mu g.ml^{-1}$ de BHT et chaque fois que cela était possible, les différentes manipulations ont été effectuées sous azote.

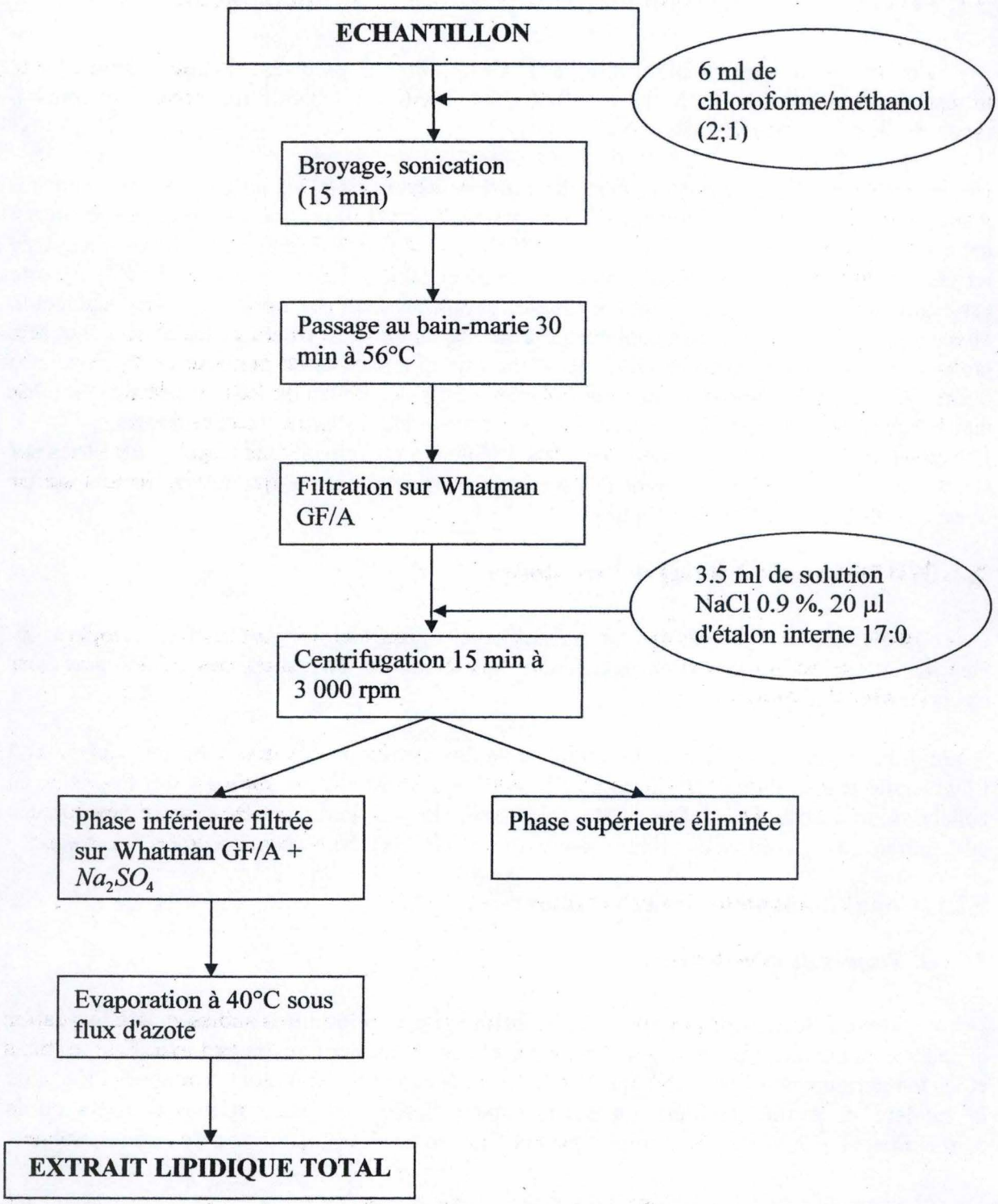


Schéma 2 : *Protocole d'extraction des Lipides Totaux.*

5.2.1.2. Risques de contamination

Les contaminations des extraits lipidiques sont dues, pour l'essentiel, à la dissolution dans l'échantillon de plastifiants, de graisses et de paraffine ($H\text{-}C_nH_{2n+2}$) au cours du dosage et des différentes manipulations. Sur les chromatogrammes, les plastifiants et les paraffines présentent des pics réguliers tous les 2 carbones et rendent illisibles les profils d'acides gras. Pour éviter le plus possible ces contaminations, nous avons utilisé des solvants de haute pureté (chromAR-HPLC) et des fermetures en Téflon. La verrerie est trempée dans un mélange sulfochromique (4 à 5 heures), rincée à l'eau courante puis par un mélange délipidant éthanol-éther (1:1). Un dernier rinçage à l'éthanol et à l'eau distillée précède le séchage à l'étuve.

5.2.2. Extraction des lipides

La méthode utilisée pour ces échantillons est celle de Folch et *al.* (1957), basée sur l'utilisation d'un mélange dichlorométhane-méthanol (2:1). Le dichlorométhane sert comme solvant des lipides et le méthanol comme agent de rupture des liaisons lipides-protéines (Christie, 1989).

Cette technique permet un bon rendement d'extraction et minimise les risques de contamination.

Pour les échantillons de phytoplancton et de zooplancton, nous nous sommes contentés de l'extraction des lipides totaux étant donné la quantité de matière sur les filtres qui paraissait insuffisante pour procéder à une séparation. Pour les poissons, nous avons utilisé une méthode d'extraction séparant les lipides polaires des lipides neutres.

L'échantillon est tout d'abord broyé au potter dans 2 ml de méthanol pendant une minute, puis 4 ml de dichlorométhane sont ajoutés et l'ensemble est homogénéisé pendant 15 minutes au soniqueur. Le potter est rincé avec quelques ml de dichlorométhane-méthanol (2:1).

Le passage au bain-marie à 56°C pendant 30 minutes facilite l'extraction, notamment pour les lipides phytoplanctoniques impliqués dans de nombreuses liaisons avec des protéines et des glucides.

L'homogénat est ensuite filtré sur filtre GF/A de 60 mm grillé et séparé en deux phases après lavage avec 3,5 ml d'eau physiologique (0,9 % de NaCl) et centrifugation (3000 rpm pendant 15 min). La phase supérieure, composée de dichlorométhane-méthanol-eau, contient le matériel non lipidique (sucres, sels, résidus protéiques) alors que la phase inférieure, constituée des mêmes solvants, renferme les lipides. Cette phase fait l'objet d'une filtration sur filtre GF/A en présence de Na_2SO_4 anhydre, afin d'éliminer l'eau restante.

Après évaporation à froid des solvants, sous flux d'azote, l'extrait lipidique total est repris dans de l'hexane, conservé dans un tube à vis bouché et scellé sous azote (Schéma 2).

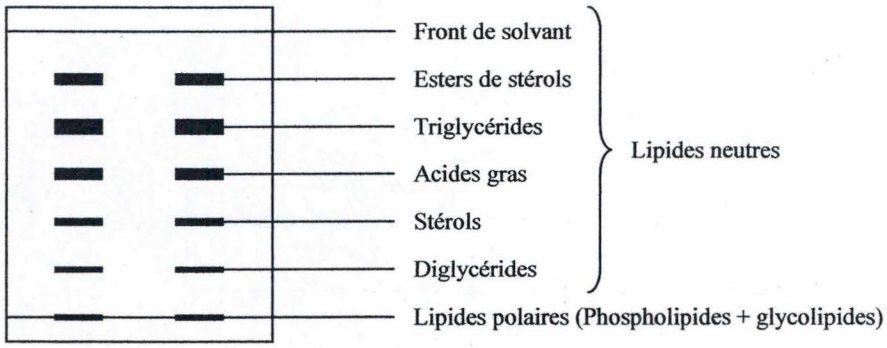
5.2.3. Séparation, identification et extraction des classes de lipides par chromatographie sur couche mince

Cette méthode a été utilisée pour les échantillons de *L. miodon* (adultes et alevins) afin de séparer les lipides neutres et les phospholipides.

5.2.3.1. Séparation

Les lipides totaux extraits par le protocole précédent sont repris, après évaporation de l'hexane, dans 40 µl de méthanol-dichlorométhane (1:1). Ils sont ensuite déposés, en fine couche, sur une plaque de verre enduite d'un gel de silice (K6 Whatman, 60 A) préalablement activée à 105°C. Les « spots » de dépôt sont distants de 2 cm du bord inférieur de la plaque et sont séparés les uns des autres par un espace de 0,5 cm. La plaque est déposée verticalement dans une cuve de migration dont l'atmosphère est saturée par les vapeurs d'un mélange de solvants. L'éluant est composé de 90 ml d'hexane, 20 ml de diethyléther, 3 ml de méthanol et 2 ml d'acide acétique.
La migration de type ascendant est arrêtée lorsque l'éluant est arrivé à 2 cm environ du bord supérieur. Après évaporation des solvants, les différentes classes de lipides sont révélées en plaçant les plaques dans une atmosphère saturée en vapeurs d'iode.

5.2.3.2. Identification



Le système de solvants employé ici ne permet pas de séparer les phospholipides des glycolipides. En conséquence, cette classe sera dénommée « lipides polaires ». Les lipides neutres sont aisément séparés.

5.2.3.3. Extraction

Après évaporation de l'iode, l'emplacement des classes lipidiques intéressantes (les lipides polaires et les triglycérides) est préalablement délimité et gratté à la spatule. La poudre de silice obtenue subit une élution au dichlorométhane-méthanol (2:2) pour les lipides neutres et au dichlorométhane-méthanol-eau (5:5:1) entrecoupées de centrifugations.
Les différentes classes de lipides sont récupérées à partir des surnageants, après évaporation à froid sous azote.

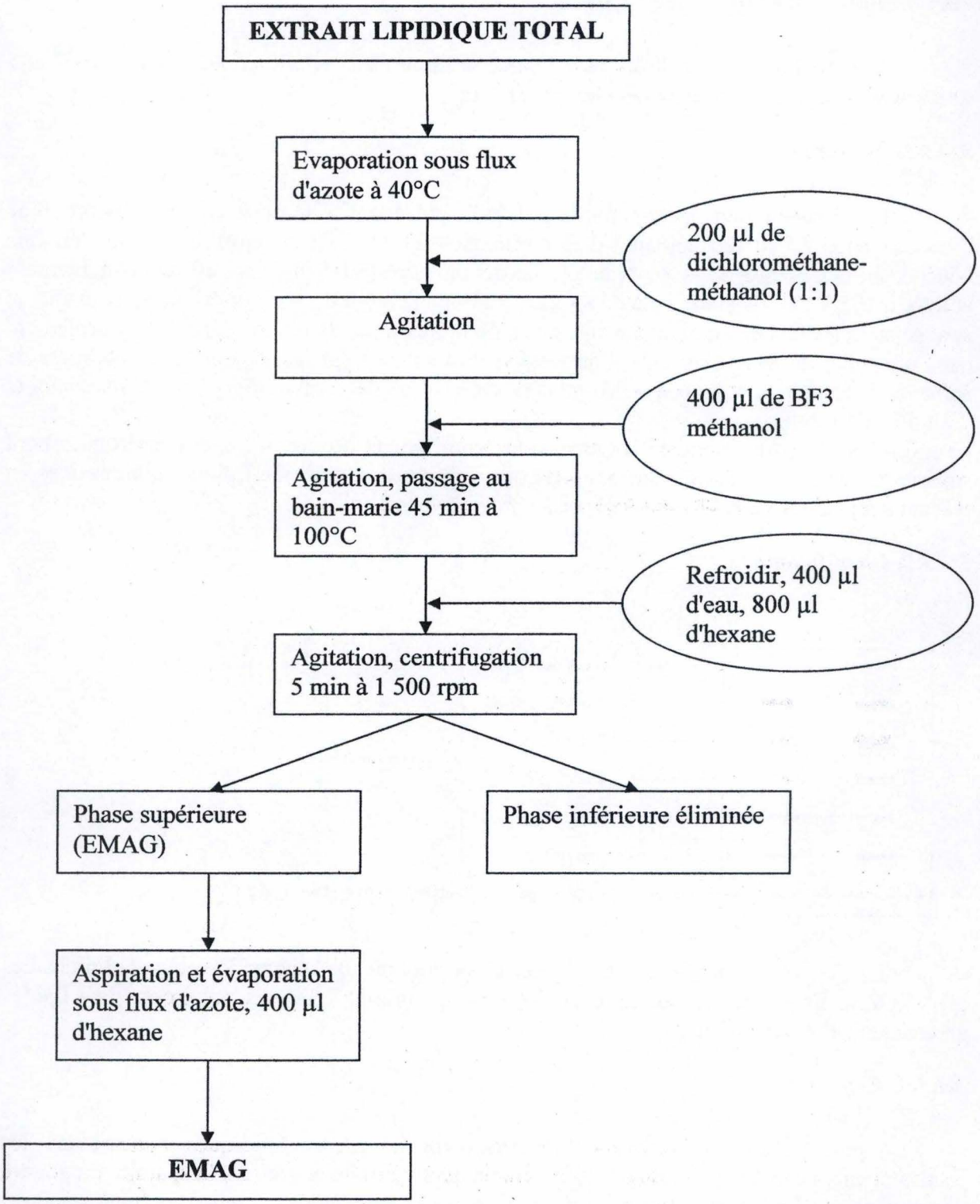


Schéma 3 : *Protocole de conversion en EMAG.*

5.2.4. Préparation des esters méthyliques d'acides gras

Avant d'être analysés en chromatographie en phase gazeuse (GC), les acides gras doivent être convertis en molécules plus légères, à caractère non polaire. La première étape est la libération des acides gras par hydrolyse alcaline et saponification. Les acides gras sont transformés en molécules ionisées, les sels sodiques d'acides gras (savons). La deuxième étape est la méthylation, qui permet le passage en GC des acides gras dérivés en augmentant leur volatilité.
Le protocole est rapide et permet de traiter un nombre important d'échantillons tout en limitant les contaminations par suppression des phases de lavages à l'eau distillée. Cependant, il peut arriver que quelques alcools gras généralement insaponifiables soient incorporés dans l'extrait d'esters méthyliques d'acides gras (EMAG).
L'échantillon de lipides totaux ou l'extrait de classe lipidique est dilué dans 1 ml ou 500 µl du mélange dichlorométhane-méthanol (1:1). Juste avant de mettre les échantillons au bain marie à sec (Thermobloc) à 100°C pendant 45 min, on ajoute une certaine quantité de BF_3-méthanol (Boron trifluoride méthanol, 14 %) à savoir, 2 ml pour les lipides totaux, 1 ml pour les phospholipides et 250 µl pour les lipides neutres.
On ajoute ensuite de l'eau et du pentane dans chaque tube et par centrifugation, on sépare le matériel insaponifiable (hydrocarbures, stérols, pigments) des EMAG contenus dans la phase supérieure. L'échantillon est prêt à être passé en chromatographie après évaporation sous azote et dilution dans 200 µl d'hexane (Schéma 3).

5.2.5. Chromatographie en phase gazeuse (GC)

Initialement décrite par Martin et Synge (1941), la chromatographie en phase gazeuse est une méthode de séparation de différents composés en fonction de leur coefficient de partage entre une phase stationnaire et une phase mobile (gaz vecteur). Chaque substance est éluée séparément à un moment précis, appelé temps de rétention. La GC, très précise pour le dosage d'échantillons de petite taille, est actuellement concurrencée par la chromatographie liquide haute performance (HPLC). Mais dans le domaine de l'analyse des acides gras, elle demeure une méthode de choix grâce à sa facilité et rapidité d'emploi et ses nombreuses possibilités de couplage avec des modes de détection de haute précision, comme par exemple la spectrométrie de masse.

5.2.5.1. Appareillage

La qualité du dosage des acides gras par GC dépend essentiellement du type de colonne employée. Les colonnes capillaires peuvent supporter un très grand nombre d'injections tout en offrant une bonne reproductibilité, pour peu que l'on respecte leurs conditions d'utilisation.

Chromatographe : THERMOQUEST CE Instruments (Trace GC 2000 series)
Colonne capillaire : FAMEWAX (Crossbond – PEG)
Longueur : 30 m
Diamètre interne : 0,32 mm
Epaisseur du film : 0,30 µm
Injecteur : Type Splitless
Détecteur : à ionisation de flamme
Gaz vecteur : Hélium

Conditions de température : Four programmé de 65°C à 155°C à raison de 45°C/min dans un premier temps et de 155°C à 235°C à raison de 3°C/min dans un second temps

Système d'enregistrement et d'intégration des signaux : Couplage de la GC avec un ordinateur

5.2.5.2. Identification des acides gras

Cette identification est réalisée par comparaison avec des chromatogrammes d'acides gras standards disponibles dans le commerce. Des mélanges peuvent également être préparés à partir d'acides gras purs (méthylés ou non) ou on peut utiliser des mélanges saturés ou polyinsaturés prêts à l'emploi. Il existe aussi des huiles d'origine marine dont la composition en AG est connue (huile de foie de morue, huile de maquereau).
Si, pour certains pics, un doute persiste, l'emploi de la GC couplée à la spectrométrie de masse peut aider à identifier avec sûreté la substance en question.

5.2.5.3. Quantification des acides gras

La quantité d'un ou plusieurs AG présents dans un extrait lipidique est estimée à partir de l'adjonction d'un étalon interne. On mesure alors le rapport entre l'aire de l'AG à évaluer et l'aire de l'étalon introduit en quantité constante dans tous les échantillons. Ajouté après l'extraction des lipides ou après la séparation des triglycérides et phospholipides, l'étalon interne va aussi permettre de tenir compte des éventuelles pertes pouvant survenir au cours de la préparation des EMAG. Généralement, on emploie comme étalon interne un acide gras qui présente un certain comportement aux produits à doser. Il doit être toutefois absent, ou présent en très faible quantité, dans l'échantillon. Le choix de l'étalon interne en est d'autant plus réduit qu'il doit aussi afficher un pic chromatographique proche mais bien séparé des acides gras contenus dans l'échantillon. L'emploi de l'étalon 23:0 (2 $mg.ml^{-1}$) s'est avéré le plus judicieux pour les échantillons analysés à Clermont-Ferrand. A Namur, l'étalon était le 17:0 (1 $mg.ml^{-1}$).

5.2.6. Les analyses statistiques

Les données brutes ont été encodées et traitées dans le logiciel Excel (Microsoft). L'analyse statistique a été effectuée à l'aide du logiciel STATISTICA. Un test paramétrique a été effectué par la méthode de l'analyse de la variance à un critère (ANOVA I). L'homogénéité des variances a été vérifiée par le test de Hartley-Bartlett et la normalité de la distribution des points a été vérifiée par le test de Kolmogorov-Smirnov et Lilliefors. Lorsque les variances n'étaient pas homogènes, une transformation logarithmique des valeurs a été effectuée.
Lorsque les ANOVA ont mis en évidence une différence significative de la teneur en un acide gras essentiel (variable dépendante) dans une des fractions étudiées (variable indépendante), le test de Scheffé a été réalisé afin de distinguer quelles moyennes différaient des autres. Une différence entre 2 moyennes a été considérée comme non significative lorsque le « P-level » c'est à dire le niveau de probabilité était supérieur à 0,05, significative quand P était compris entre 0,05 et 0,01, hautement significative quand P était compris entre 0,01 et 0,001 et la différence était très hautement significative lorsque P était inférieur à 0,001.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

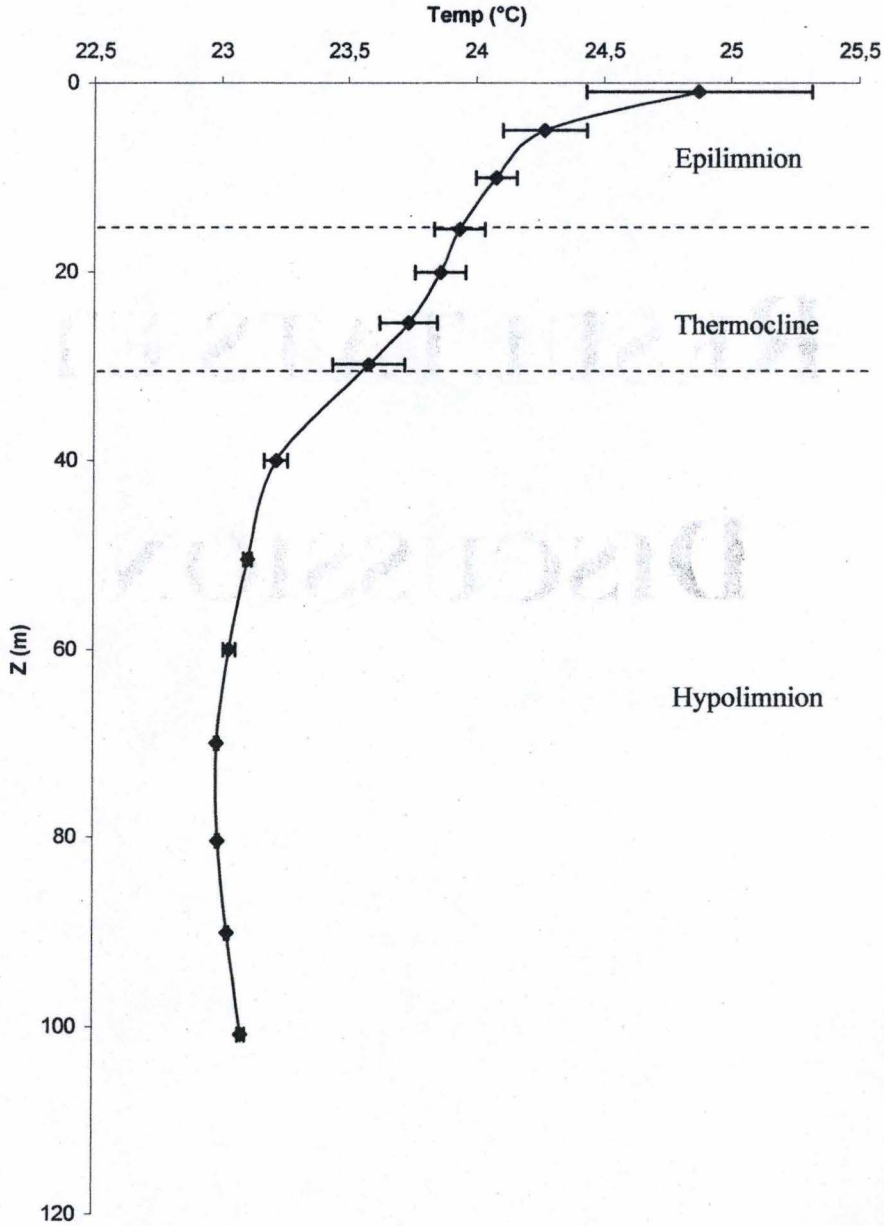


Fig. 29 : *Profil de la température moyenne, de 0 à 100 m de profondeur (± écarts-types), du 7 février au 24 avril 2006, en fonction de la profondeur dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

1. Analyses physico-chimiques

Toutes les mesures ont été réalisées entre 10 et 14 heures, chaque semaine du 7 février au 24 avril 2006. Cependant, les mesures du 28 février 2006 sont absentes en raison d'une erreur de programmation de l'hydrolab.

1.1. Température

La température, qui varie en fonction de la profondeur, va conditionner la stratification de la colonne d'eau. Les mesures de température ont été réalisées en vue de suivre de façon constante ses variations. Cela permettra de dresser un profil de la colonne d'eau qui sera mis en parallèle avec l'évolution de la biomasse phytoplanctonique et zooplanctonique au cours de la saison.

Une différence s'observe entre la saison sèche et la saison des pluies, cependant nos observations ont uniquement été réalisées pendant la saison des pluies. Ainsi, en surface, la température est en moyenne de 24,9 ± 0,44°C. Ces variations sont dues aux fluctuations journalières. Durant la saison sèche, la température est influencée par les Alizés et diminue quelque peu en surface ce qui rend moins nette la stratification présente en saison des pluies.

Les différentes couches se distinguent à partir du profil thermique sous forme d'un épilimnion, d'un métalimnion ou thermocline et d'un hypolimnion (Fig. 29). La thermocline se situe entre 15 et 30 m où les températures moyennes sont respectivement de 23,9°C et 23,6°C.

1.2. Oxygène dissous

Durant la journée, la plus grande partie de l'oxygène dans les eaux douces est produite par les organismes photosynthétiques. Une autre partie de l'oxygène provient de l'oxygène atmosphérique qui se dissout dans l'eau. On peut mettre en relation la concentration en $mg.l^{-1}$ et celle en pourcentage de saturation souvent plus parlante.

La concentration moyenne en oxygène dissous dans les dix premiers mètres est de 7,2 $mg.l^{-1}$ ce qui correspond à un pourcentage de saturation de 103,4 %. La légère sursaturation en oxygène en surface provient de la photosynthèse réalisée par le phytoplancton. Par la suite sa diminution est constante avec la profondeur jusqu'à 50 m et passe de 6,9 $mg.l^{-1}$ à 10 m à 0,1 $mg.l^{-1}$ à 50 m. Ceci corrobore bien avec les résultats de la chlorophylle a (Fig. 34, page 34).

L'oxygène diminue rapidement au-delà de la zone de mélange suite à son utilisation par les bactéries hétérotrophes lors de la biodégradation du phytoplancton qui sédimente. La zone de mélange est importante pour le phytoplancton et le reste de la chaîne trophique. En effet, elle représente toute la zone dans laquelle les nutriments sont recyclés et disponibles pour les producteurs primaires. En dessous de 50 m, la concentration en oxygène est pratiquement nulle et les particules passant cette limite sont destinées à sédimenter vers les eaux profondes et définitivement perdues pour la « biozone », puisque le lac Kivu est un lac méromictique.

L'oxygène dissous va nous permettre de distinguer clairement la stratification du mixolimnion : en saison des pluies, un oxycline se situe entre 30 et 40 m, séparant la zone de mélange ou épilimnion de l'hypolimnion (Fig. 30).

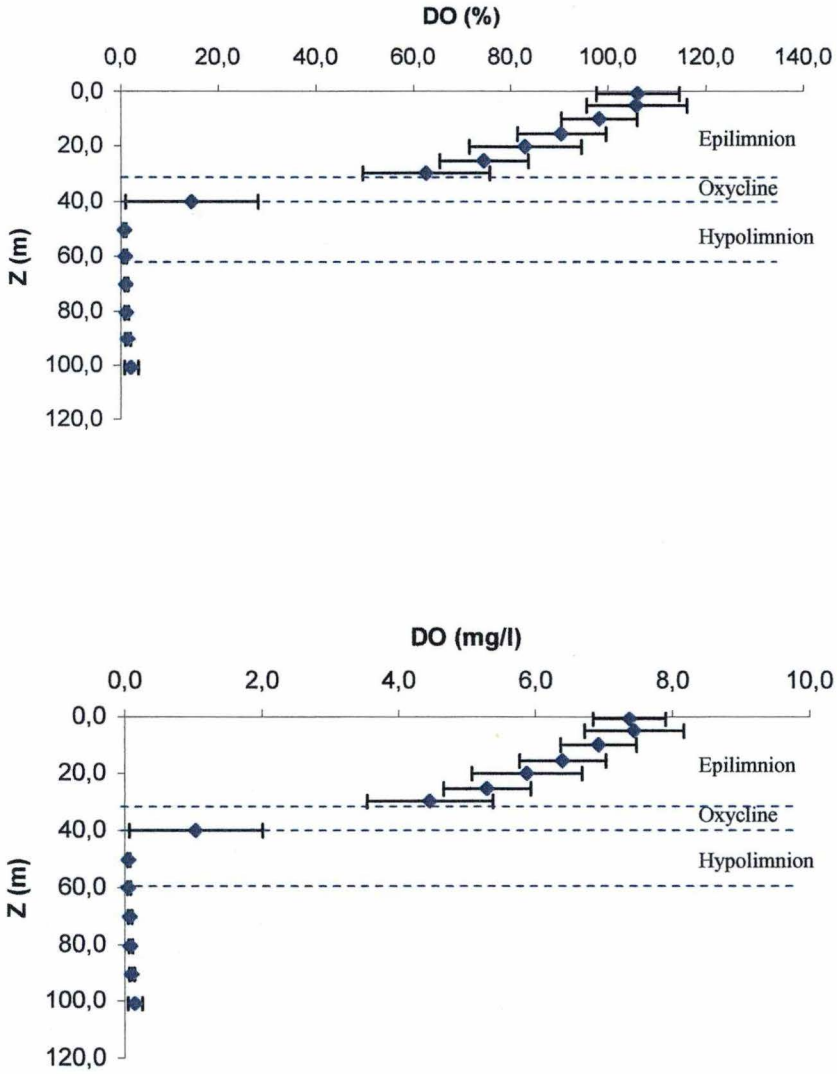


Fig. 30 : *Oxygène dissous (% saturation et mg.l^{-1}) en fonction de la profondeur du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

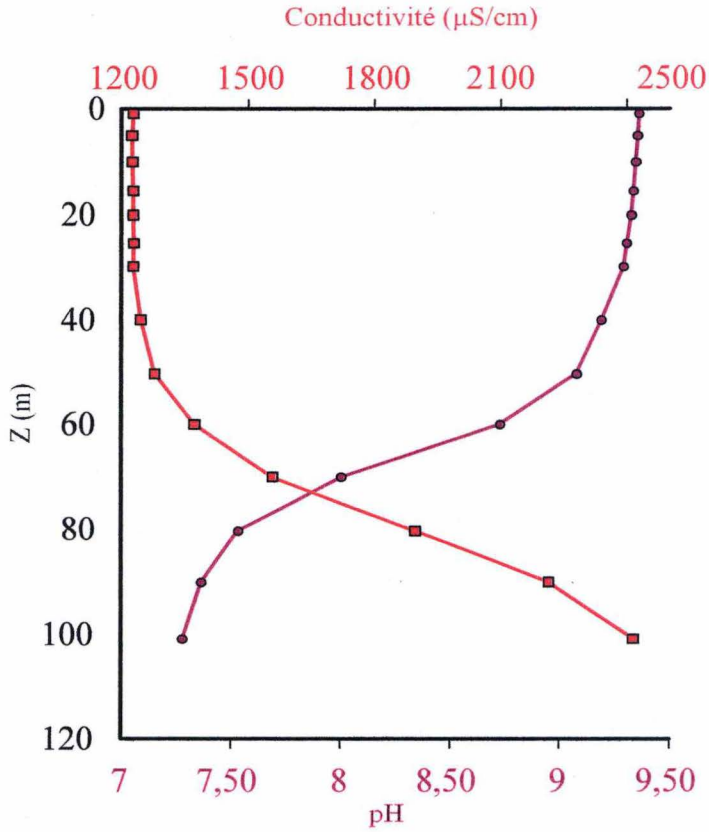


Fig. 31 : *Profils des moyennes de la conductivité (µS.cm^{-1} à 25°C) et du pH en fonction de la profondeur du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

1.3. pH et conductivité

Les valeurs de pH mesurées au cours de la saison des pluies 2006 (Février – Mai) sont relativement élevées en surface avec une moyenne de 9,4. Celui-ci reste stable jusqu'à 50 m où il est égal à 9,1. Ensuite, le pH diminue avec la profondeur pour atteindre une valeur de 7,3 à 100 m. Les valeurs de surface sont dues principalement à la photosynthèse et à la composition chimique des eaux de surface qui sont très alcalines. La diminution de pH en profondeur est causée par la concentration élevée en dioxyde de carbone dans le monimolimnion provenant des sources géothermales ainsi que par la dégradation des matières organiques par les bactéries aux alentours de 50 m (Fig. 31).

Le pH et la conductivité présentent un profil opposé. La conductivité reste stable en surface et augmente avec la profondeur. En effet, un accroissement aux alentours de 60 m est dû à l'augmentation des différents ions tels que Na^+, K^+, Mg^{++}, Ca^{++},... (cfr Introduction : Tableau 1). Cette augmentation de la salinité des eaux profondes du lac Kivu est bien connue (Tietze, 1980) et se fait par une série de « sauts » successifs, donnant aux profils de température et de salinité une allure en escaliers (Newman, 1976).

1.4. Zone euphotique (Z_{eu}) et zone de mélange (Z_m)

La zone euphotique moyenne estimée d'après des mesures au disque de Secchi, donne une valeur de 16,6 ± 2,3 m. En saison sèche, la transparence de l'eau tend à augmenter au lac Kivu et la zone euphotique peut atteindre 30 m. Au lac Tanganyika, elle est de 40 m. La profondeur de la zone de mélange, quant à elle, se situe vers 30 – 40 m en saison des pluies et vers 60 m en saison sèche (Damas, 1937 ; Sarmento et *al.*, 2006a).
La conséquence de la pénétration de la lumière différente entre ces deux grands lacs est que le ratio Z_m:Z_{eu} est habituellement plus élevé au lac Kivu (en moyenne 1,9) qu'au lac Tanganyika (en moyenne 1,0) (Fig. 32). Il est intéressant de remarquer que la relation Z_m:Z_{eu} est corrélée significativement avec la chlorophylle a intégrée de 0 à 60 m (corrélation de Pearson, $P < 0,05$, n=118), (Sarmento et *al.*, 2006a). Apparemment, le mélange de la saison sèche n'est pas similaire dans les deux lacs et le ratio maximum Z_m:Z_{eu} est atteint plus tard au lac Kivu (bassin Sud) qu'à Kigoma. En conclusion, la pénétration moyenne de la lumière dans la zone de mélange est plus ou moins deux fois plus faible dans le lac Kivu que dans le lac Tanganyika et sa variation temporelle est différente (Sarmento et *al.*, 2006a).

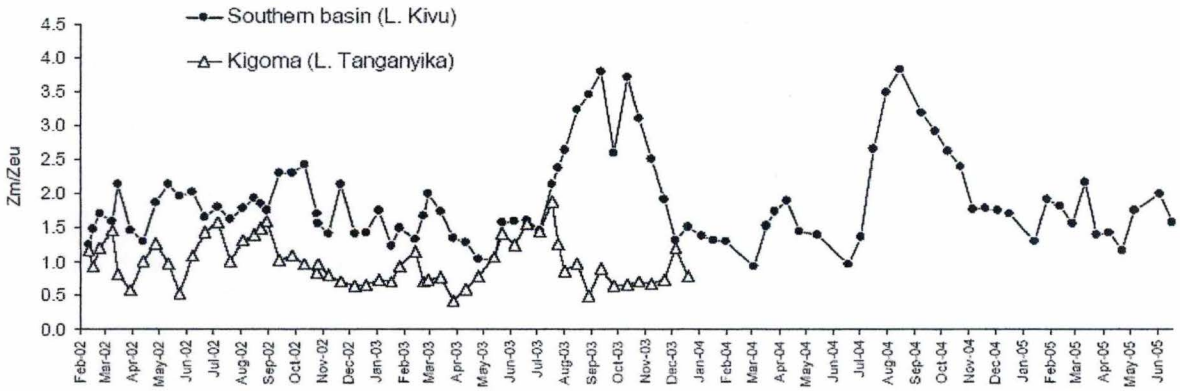


Fig. 32 : *Ratio de la profondeur de la zone de mélange (Z_m) : profondeur de la zone euphotique (Z_{eu}) dans le bassin Sud du lac Kivu et à Kigoma pour le lac Tanganyika (Sarmento et al., 2006a).*

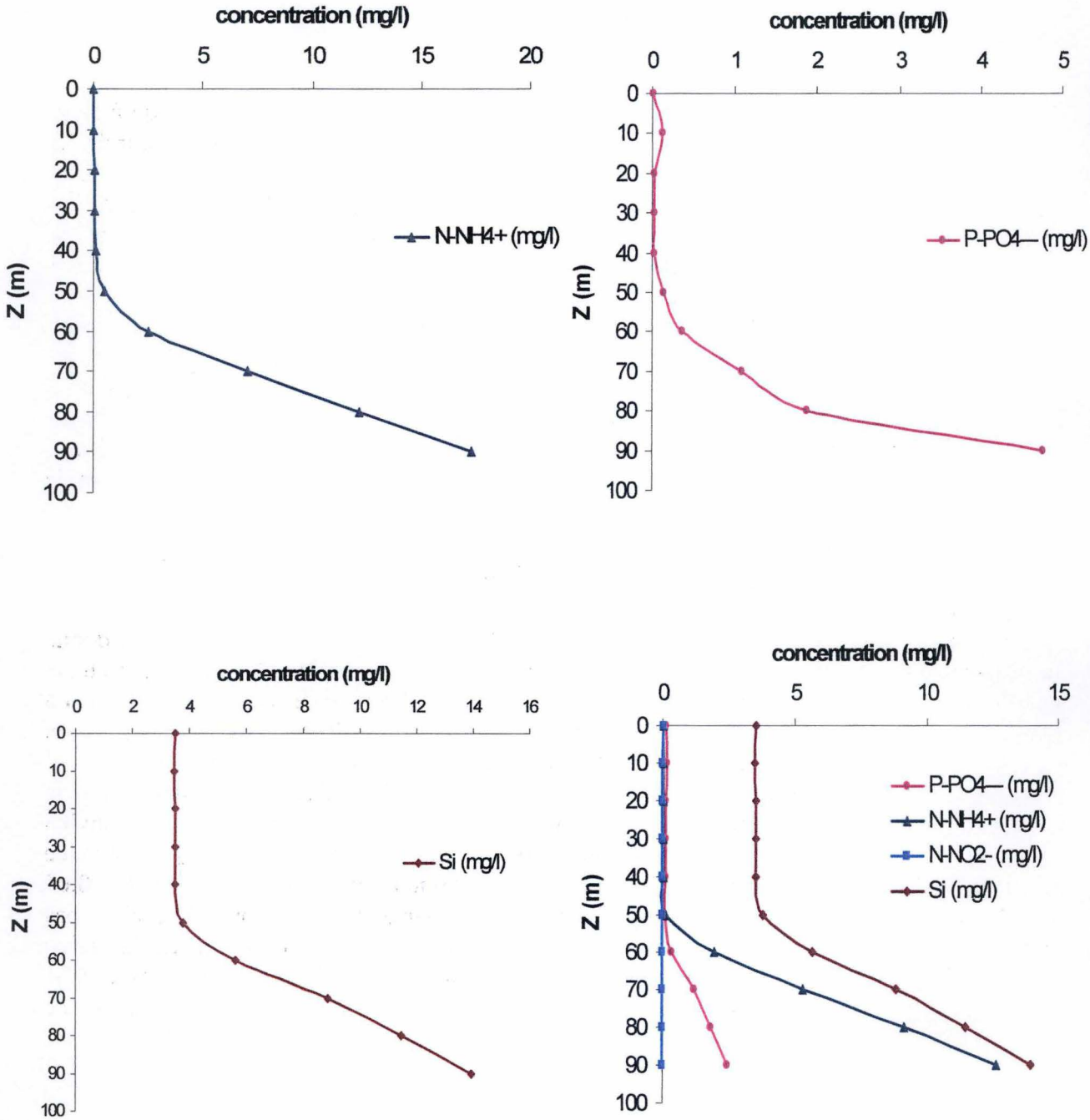


Fig. 33 : *Concentrations en phosphates, en ammonium et en silice (mg.l^{-1}) en fonction de la profondeur et concentrations des quatre macronutriments (mg.l^{-1}) en fonction de la profondeur.*

1.5. Les nutriments

Différentes mesures des nutriments n'ont pas été prises en compte suite à des erreurs de mesure. Ainsi, nous avons repris uniquement celles qui nous paraissaient les plus cohérentes.

En conditions de stratification, un recyclage des nutriments et une réabsorption de ceux-ci par la biomasse présente n'est possible que dans la zone de mélange correspondant à l'épilimnion. Le recyclage n'est que partiel, puisque la sédimentation des particules entraîne une perte des nutriments associés à celles-ci. Cela engendre, dès lors, des niveaux de nutriments dissous relativement faibles. Sous la zone de mélange, les nutriments ont tendance à augmenter suite à la biodégradation bactérienne et à la quasi-absence d'assimilation par les autotrophes.

La silice dissoute réactive est relativement élevée en toutes saisons, cela est sans doute lié à la géologie de la région, riche en activité volcanique aux alentours et dans le lac lui-même. Les concentrations mesurées n'ont, en effet, jamais été inférieures à 4,2 $mgSi.l^{-1}$ dans la zone euphotique. Par exemple, la moyenne des trois dernières années était de 6,0 $mgSi.l^{-1}$ (Sarmento et *al.*, 2006). La silice mesurée, lors du 28 février 2006, commence à augmenter au-delà de la zone de mélange (60 m) et la concentration s'élève fortement dans la zone anoxique allant de 4,2 $mgSi.l^{-1}$ à 60 m à 11,9 $mgSi.l^{-1}$ à 90 m (Fig. 33).

L'ammonium augmente à partir de 40 m où la concentration est de 0,1 $mgN.l^{-1}$ et atteint 17,4 $mgN.l^{-1}$ à 90 m avec une augmentation importante à partir de 60 m (Fig. 33). Cette augmentation provient d'une part de la minéralisation des matières organiques par les bactéries hétérotrophes et d'autre part de la diffusion à travers le chimiocline.

Les nitrites se trouvent le plus souvent en dessous des limites de détection. Aucun de nos prélèvements ne permet de détecter des concentrations significatives. Les valeurs oscillent entre 0,0001 et 0,02 $mgN.l^{-1}$ sur des échantillons allant de 0 à 90 m. En conditions oxydantes, il y a transformation du NH_4^+en NO_2^-, lui-même oxydé en NO_3^-. Dans le lac Kivu, l'ammonium étant déjà limité en présence d'oxygène au niveau du mixolimnion ; sa transformation en NO_2^- et qui plus est, en NO_3^- est d'autant plus réduite. En milieu réducteur, les nitrites, éventuellement formés, peuvent être réduits en N_2 par l'intermédiaire du N_2O, par la dénitrification.

La concentration en phosphore sous forme de phosphates dissous prélevé le 7 février 2006 est faible au niveau de la zone de mélange et tourne autour d'une valeur moyenne de 0,046 $mgP.l^{-1}$. Une augmentation substantielle apparaît à partir de 50 m allant de 0,14 $mgP.l^{-1}$ à 50 m jusqu'à 4,76 $mgP.l^{-1}$ à 90 m (Fig. 33).

Lorsque nous rassemblons les différentes mesures sur un seul graphe à une même échelle. Il nous apparaît que le nutriment le plus présent est la silice tandis que l'ammonium, le phosphore et les nitrites sont à très faible concentration dans la zone oxique (Fig. 33).

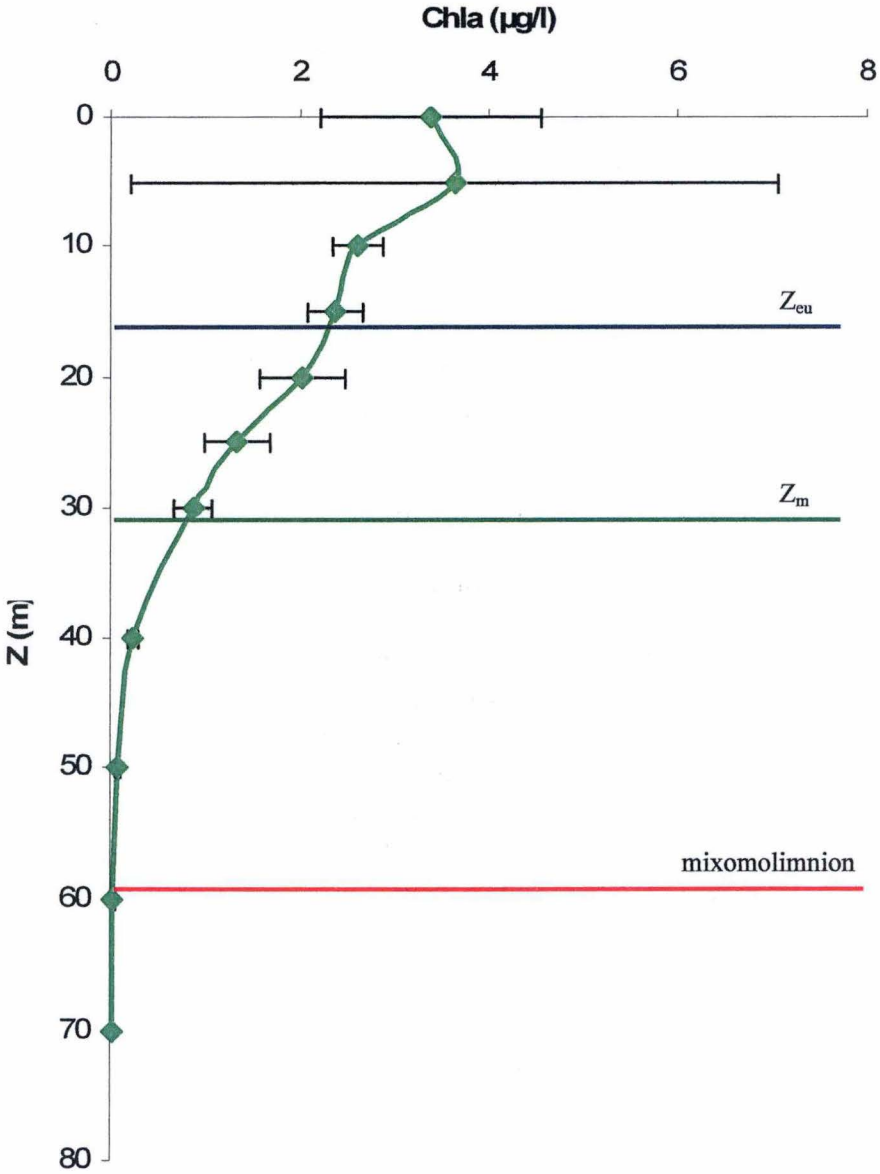


Fig. 34 : *Moyennes des concentrations de chlorophylle a (µg.l^{-1}) en fonction de la profondeur du 7 février 2006 au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

2. Biomasse phytoplanctonique

2.1. Biomasse totale

La biomasse phytoplanctonique est évaluée sur base de la concentration en chlorophylle a active. Durant nos campagnes, la concentration moyenne de chlorophylle a dans la zone euphotique (de 0 à 20 m) et dans la zone de mélange (de 0 à 40 m) sont respectivement de 2,8 $\mu g.l^{-1}$ et 2,1 $\mu g.l^{-1}$ (Fig. 34).

Les valeurs maximales ont généralement été rencontrées entre 0 et 10 m avec à 5 m en moyenne de 3,64 $\mu g.l^{-1}$. Au-delà de 10 m et jusqu'à la fin de la zone de mélange, il y a une diminution assez progressive, la chlorophylle a passant de 2,6 $\mu g.l^{-1}$ à 10 m à 0,23 $\mu g.l^{-1}$ à 40 m.
En deçà de 40 m et jusque 70 m, les valeurs de chlorophylle oscillent autour d'une valeur moyenne de 0,09 $\mu g.l^{-1}$.
Les plus grandes valeurs de chlorophylle a se retrouvent en surface suite à la très grande abondance d'organismes phytoplanctoniques.
L'importance des écart-types pour les valeurs de chlorophylle a de 0 et 5 m, respectivement de 3,4 ± 1,2 $\mu g.l^{-1}$ et de 3,6 ± 3,4 $\mu g.l^{-1}$ sont le reflet d'une variation importante de la chlorophylle a en surface suite à la migration verticale de certaines algues, en particulier des cyanobactéries à vésiculeuses gazeuses et sans doute aussi des diatomées du genre *Urosolenia* (Sarmento et *al.*, 2006). Ces migrations sont le plus souvent dépendantes des variations journalières de l'énergie solaire : si elle est faible, la biomasse phytoplanctonique capable d'ajustement vertical va se rapprocher le plus possible de la surface, soit 0 m, afin de capter le plus possible de lumière : par contre, si l'énergie solaire est importante, le phytoplancton « mobile » va migrer plus en profondeur, soit 5 m, afin de limiter la photoinhibition.

Au delà de 5 m, il y a une diminution importante, relativement constante, de la chlorophylle a. Ceci est visible pour tous les prélèvements puisque les écart-types sont faibles, proportionnellement à nos valeurs, par rapport à ce que nous avons obtenu près de la surface. Cette diminution est en grande partie due au mélange vertical de la colonne d'eau et aux migrations verticales d'une partie de la biomasse.
La chlorophylle a mesurée sous la zone de mélange correspond probablement à des algues qui sédimentent et sont destinées à quitter le mixolimnion.

De la fin de la zone de mélange jusqu'à 70 m, profondeur à laquelle se terminent nos mesures, les variations exprimées sous forme d'écart-types sont presque nulles. Cette couche est très stable, étant donné qu'aucune remise en suspension n'est possible. De plus, la biodégradation bactérienne commence vers 40 m et se ralentit lorsque l'oxygène n'est plus suffisant. Au delà de cette zone les particules vont sédimenter vers la zone anoxique et vers le fond du lac.

2.2. Composition phytoplanctonique

L'analyse HPLC permet la quantification des pigments autres que la chlorophylle a, qui peuvent servir de marqueurs des différentes classes d'algues présentes dans la colonne d'eau et la détermination de leur contribution à la chlorophylle a.

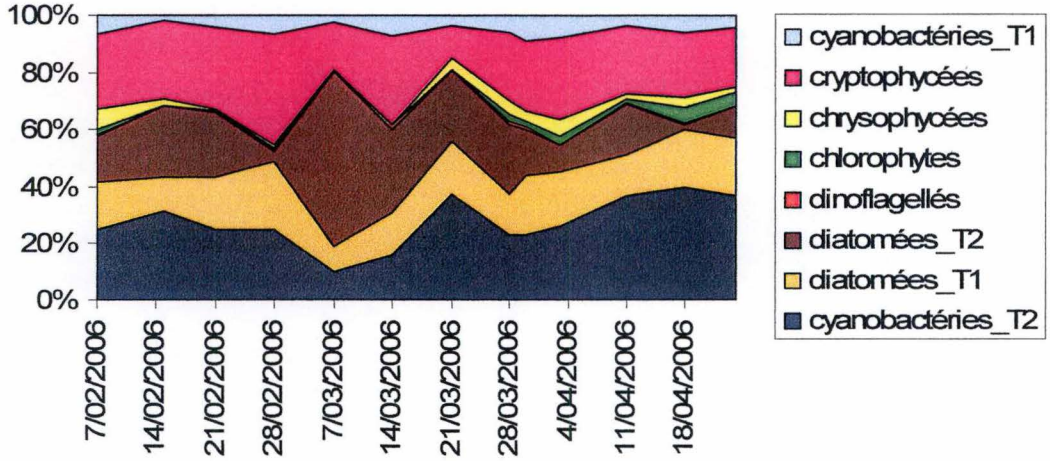


Fig. 35 : *Abondance relative des différentes classes d'algues dans les 20 premiers mètres, du 7 Février au 24 Avril 2006, dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

Durant la saison des pluies, la plupart des cyanobactéries semblent mieux adaptées que les diatomées aux conditions qui prévalent en période de stratification. En effet, les faibles concentrations en nutriments et l'intensité lumineuse plus forte favorisent ces cyanobactéries spécialisées : une coexistence entre *Synechococcus* et *Microcystis* a souvent été observée. Néanmoins, la dominance entre les cyanobactéries et les diatomées semble être partagée durant cette période de stratification, à l'inverse de la saison sèche où ce sont les diatomées qui dominent. Les espèces les plus communes sont les diatomées pennées telles que *Nitzschia bacata* et *Fragilaria danica*. En effet, celles-ci sont connues pour être de bons compétiteurs quand le ratio Si:P dans l'eau est élevé (faible disponibilité en P) par rapport aux diatomées centriques telles que *Stephanodiscus* qui se développent à de faibles rapport Si:P, ce qui est donc plus rare au lac Kivu au vu des concentrations en nutriments.

Parmi les algues bleues, *Planktolyngbya limnetica* est très abondante ainsi que différentes espèces de *Microcystis* (Sarmento et *al.*, 2006b).

L'abondance relative des différentes classes d'algues (Fig. 35), montre une forte dominance de trois groupes : les cyanobactéries, les diatomées et les Cryptophycées. Ces dernières sont des unicellulaires flagellées, qui représentent une fraction significative de la biomasse phytoplanctonique et ont tendance à se situer dans la partie la plus profonde de l'épilimnion. Quant aux chrysophycées, elles surviennent régulièrement, avec une seule espèce identifiée, *Paraphysomonas vestita*.

Globalement, la composition algale ne montre pas de forte variation pendant notre période d'étude, qui se situe totalement en saison des pluies. Des variations de distribution verticale sont cependant visibles quand on examine les mesures obtenues aux différentes profondeurs d'échantillonnage.

2.2.1. Les diatomées T2

Les diatomées T2, correspondant essentiellement à de grandes cellules du genre *Urosolenia* (Sarmento et *al.*, 2006), sont très abondantes en moyenne en surface et varient entre 0 et 10 m (Sarmento et *al.*, soumis) de 1,795 ± 1,265 $mg.l^{-1}$ à 0 m à 1,273 ± 3,873 $mg.l^{-1}$ à 5 m. L'importance de l'écart-type à 0 m est dû principalement à leur migration dans la colonne d'eau (voir 2.1.). L'ampleur de l'écart-type à 5 m est dû principalement à une valeur extrême. En effet, le 7 mars 2006, la biomasse de diatomées à 5 m était égale à 14,153 $\mu g.l^{-1}$ en équivalents-chlorophylle a, ce qui est mis en relation avec la chlorophylle a totale dont la concentration à cette date est de 14,337 $\mu g.l^{-1}$. Ainsi, on en conclut que pratiquement l'intégralité de la biomasse phytoplanctonique brute était détenue dans les diatomées T2. Entre 10 m et 40 m, celles-ci sont pratiquement absentes et ce de façon assez constante tout le long de nos échantillonnages vu les faibles écarts-type correspondant à chacune des valeurs.

2.2.2. Les cyanobactéries T2

Les cyanobactéries T2 qui correspondent sans doute à des espèces filamenteuses à vésicules gazeuses, sont plus abondantes en saison des pluies (Sarmento et *al.*, soumis) de 0 à 10 m avec une moyenne de 0,886 ± 0,085 $\mu g.l^{-1}$. Leur biomasse diminue de 10 à 30 m (0,913 ± 0,375 à 10 m et 0,046 ± 0,075 $\mu g.l^{-1}$ à 30 m) et est pratiquement nulle de 30 à 40 m.

2.2.3. Les Cryptophycées

L'abondance des cryptophycées est relativement faible à 0 m avec des valeurs de 0,263 ± 0,464 $\mu g.l^{-1}$. Le pic se situe entre 5 et 10 m avec des valeurs de 0,896 ± 0,568 à 5 m et 0,829 ± 0,396 $\mu g.l^{-1}$ à 10 m. Au-delà, les valeurs de 15 à 30 m diminuent de façon constante. A partir de 30 m et jusque 40 m, les valeurs passent de 0,413 à 0,027 $\mu g.l^{-1}$.

2.2.4. Les diatomées T1

Le pic des diatomées T1 (soit le type pigmentaire normal ; au Lac Kivu, de longues *Fragilaria* et *Nitzschia*) se situe entre 10 et 20 m avec une valeur moyenne, pour ces profondeurs, égale à 0,550 ± 0,31 $\mu g.l^{-1}$.

2.2.5. Les cyanobactéries T1

Pour les cyanobactéries T1, le pic se situe entre 15 et 20 m avec comme valeurs respectives 0,202 ± 0,077 et 0,176 ± 0,068 $\mu g.l^{-1}$. Leur biomasse diminue ensuite jusque 40 m où elle atteint 0,012 $\mu g.l^{-1}$.

2.2.6. Les Chrysophycées

Les chrysophycées présentent un pic à 20 m avec une valeur de 0,213 ± 0,175 $\mu g.l^{-1}$.

2.2.7. Les dinoflagellés et les Chlorophytes

Les dinoflagellés et les chlorophytes sont peu représentés malgré un léger pic des chlorophytes entre 10 et 15 m et la présence de quelques dinoflagellés en surface.

Les diatomées T2, les plus importantes en surface limitent probablement la croissance des autres algues, mis à part les cyanobactéries qui semblent s'adapter à la situation. En effet, leur croissance est souvent meilleure en milieu lacustre stratifié et elles sont très efficientes pour l'utilisation du carbone inorganique. Ceci les favorise dans un milieu alcalin et souvent stratifié comme le lac Kivu.
Les dinoflagellés présentent à 0 m, ont également une adaptation à cet appauvrissement en nutriments car la capacité de stockage intracellulaire des nutriments est souvent élevée.

A 5 m, les diatomées T2 font place au pic des Cryptophycées et à une augmentation des diatomées T1. Celle-ci sera maximale entre 10 et 15 m. Au-delà, même s'il ne s'agit pas toujours de leur maximum, il y aura une nette dominance principalement des Cryptophycées et d'autre part des cyanobactéries et des diatomées T1 jusqu'à 30 m. Ensuite, entre 15 et 20 m, les cyanobactéries T1 se distinguent mieux. De 20 à 25 m, ce sont les chrysophycées qui présentent leur pic. A 30 m, on constate une tendance nette de la plupart des classes d'algues à tendre vers 0 sauf pour les chrysophycées qui à 40 m seront nettement dominantes la plupart du temps (Fig. 36 ; Fig. 37).

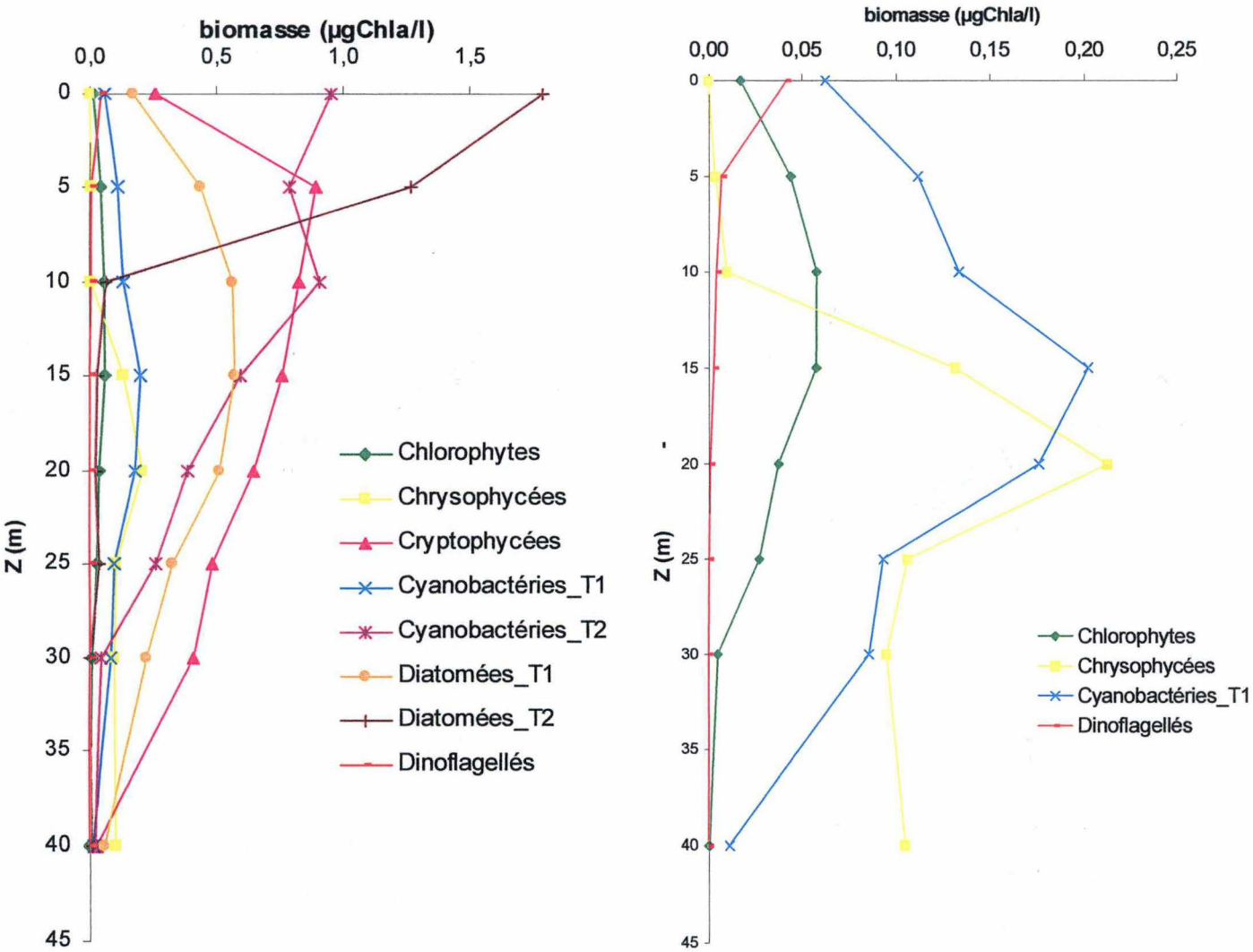
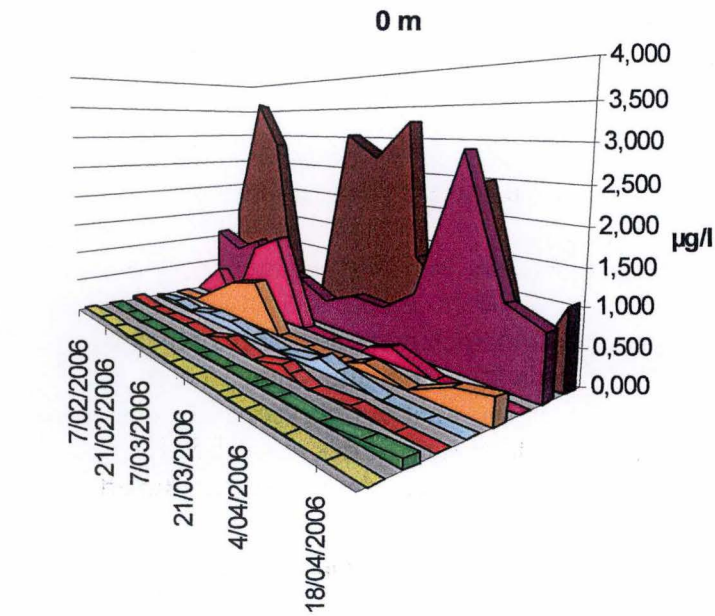
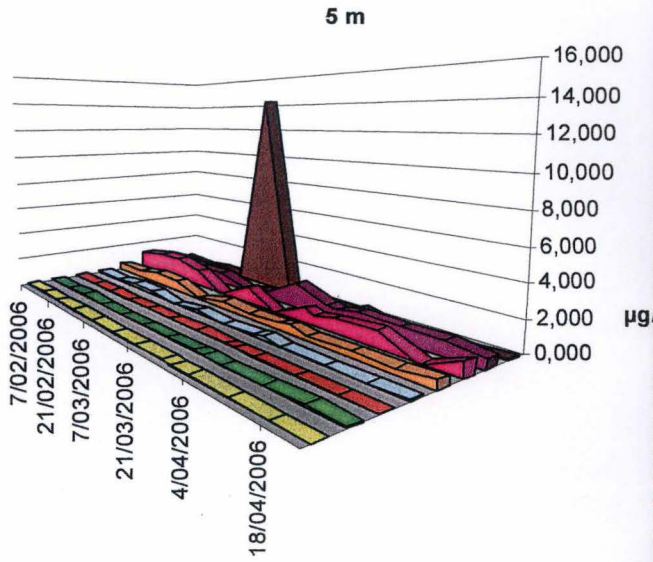
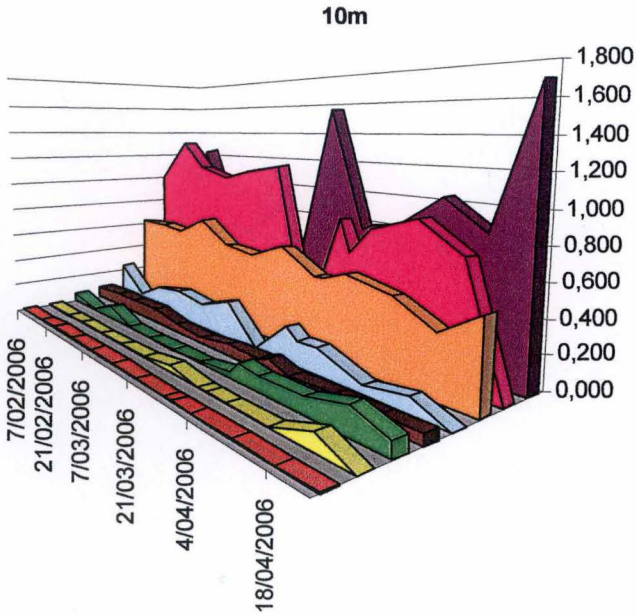
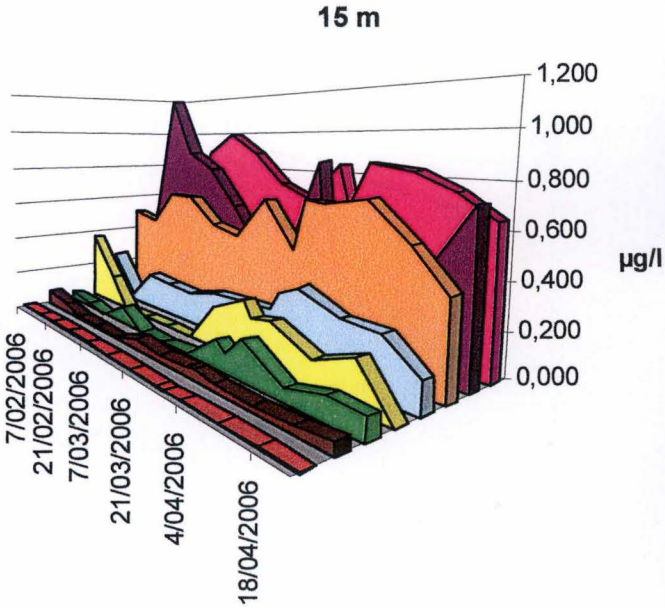


Fig. 36 : *Moyennes des biomasses des différentes classes d'algues (µgChla.l^{-1}) en fonction de la profondeur dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu) du 7 février au 24 avril 2006.*









Chrysophycées
Chlorophytes
Dinoflagellés
Cyanobactéries T1
Diatomées T1
Cryptophycées
Cyanobactéries T2

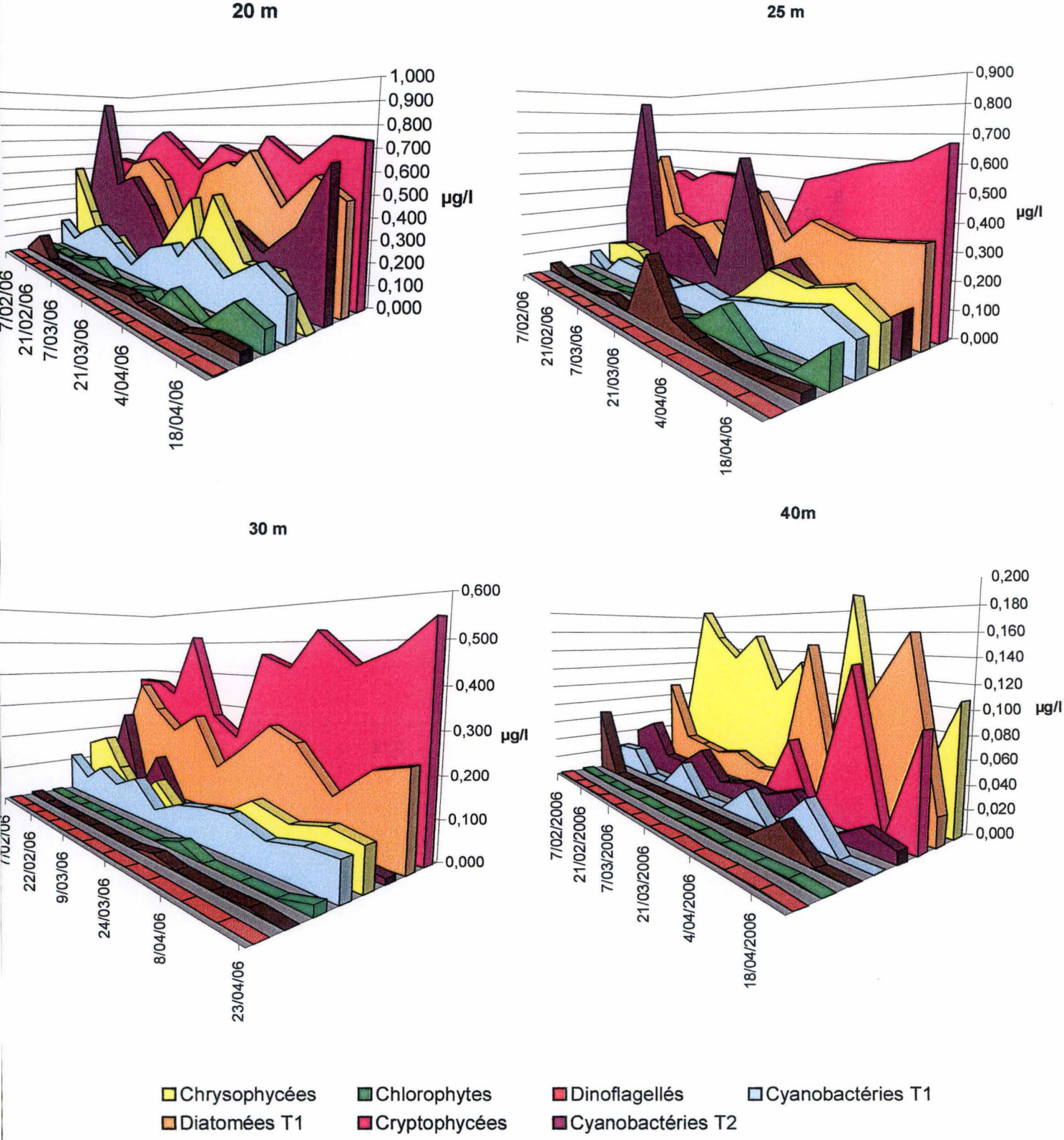


Fig. 37 : *Biomasse (µgChla.l^{-1}) des différents groupes phytoplanctoniques, moyennée sur les 40 premiers mètres dans le bassin Sud du lac Kivu du 7 février au 24 avril 2006 (Ishungu).*

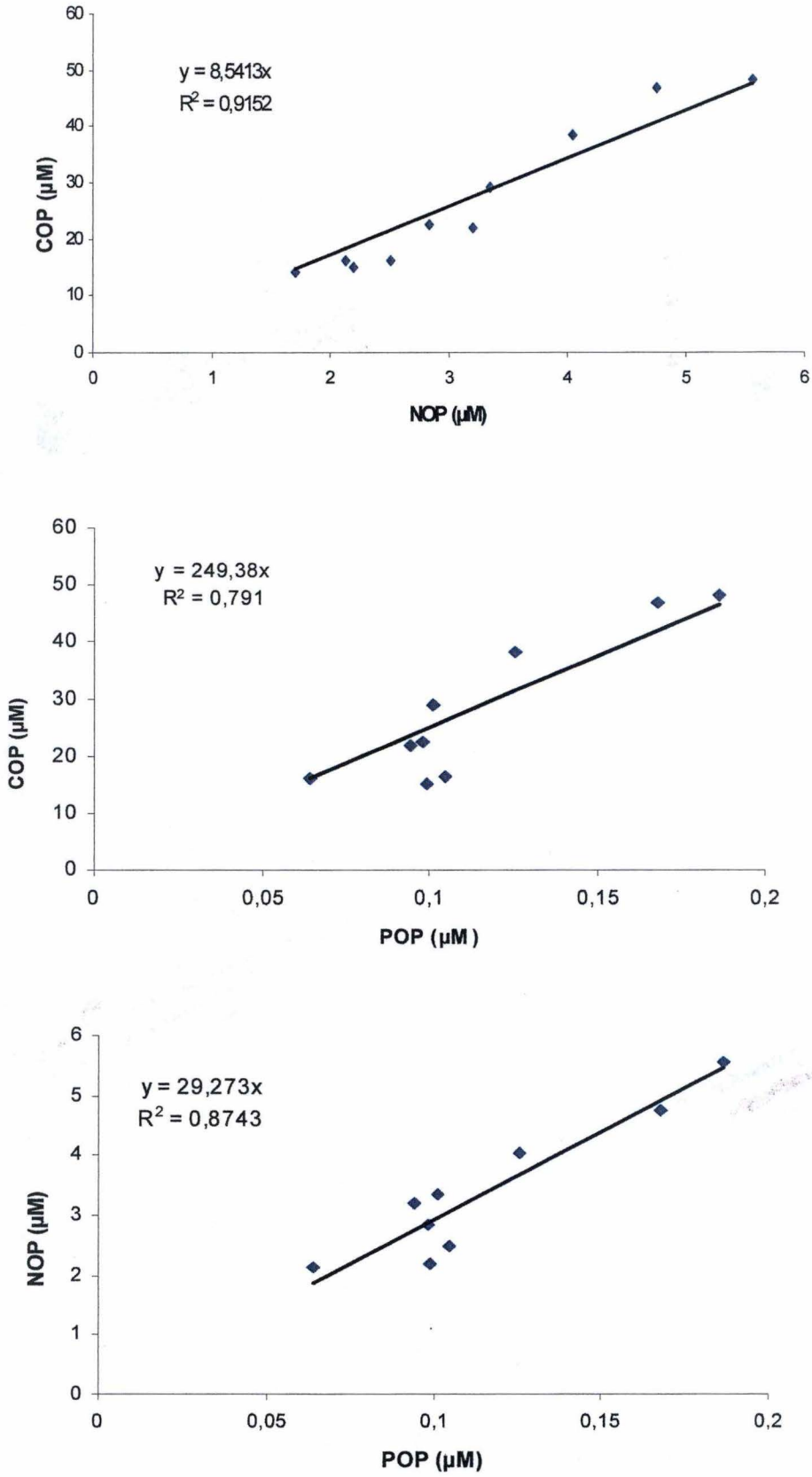


Fig. 38 : *Détermination des rapports C:N, N:P, et C:P dans le seston du lac Kivu par régression linéaire. Moyennes du 7 février eu 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

3. Analyse élémentaire du phytoplancton

Le rapport Carbone Organique Particulaire (COP) sur chlorophylle a à été déterminé à partir des données moyennes des 60 premiers mètres entre le 7 février et le 24 avril 2006 (Fig. 38a). Le rapport moyen calculé grâce à la régression linéaire est de 111,5, ce qui est proche de la valeur de 92,8 obtenue par Sarmento et *al.* (soumis).

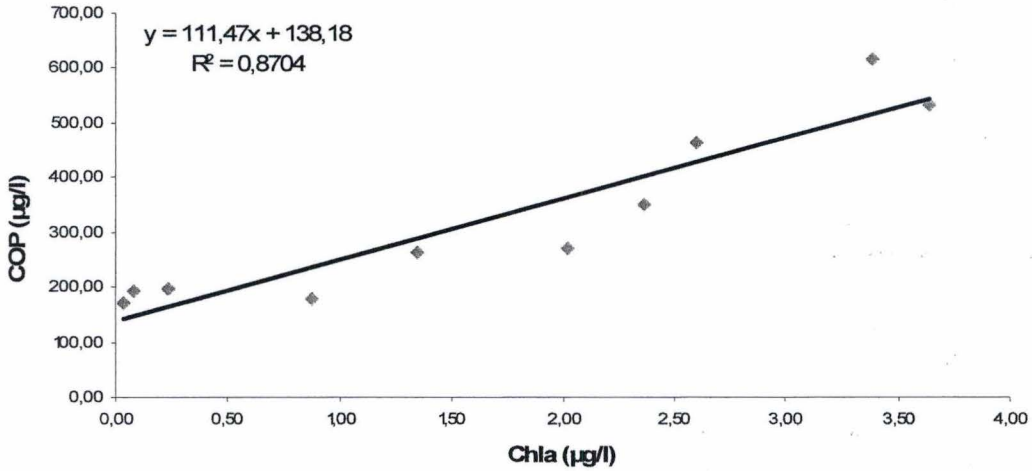


Fig. 38a : *Ratio C:Chla calculé sur la moyenne des données des 60 premiers mètres de la colonne d'eau, entre le 7 février et le 24 avril, dans le basin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

L'ordonnée non nulle à l'origine est causée par divers débris organiques et par du plancton ne contenant pas de chlorophylle (bactéries, microzooplancton, métazooplancton). La valeur calculée de 138,18 est relativement élevée puisque à Mpulungu et à Kigoma, bassin sud et nord du lac Tanganyika, elles sont respectivement de 133 et de 40 (Stenuite, 2003). Cela peut s'expliquer par le fait que le lac Kivu est nettement moins étendu. Le site de prélèvement bien qu'étant pélagique se trouve plus près des côtes et est donc influencé davantage par les apports de matières organiques particulaires allochtones.

Le rapport C:N:P est basé sur le Redfield ratio (C:N:P = 106:16:1 en atomes), qui correspond à la composition élémentaire d'algues non carencées en nutriments et donc dont la croissance n'est pas limitée par ceux-ci. Un écart significatif par rapport au Redfield ratio, témoignant d'une limitation par les nutriments est considéré à partir de C:P > 130, C:N > 8, N:P > 22 (Guilford & Hecky 2000 ; Guilford et *al.*, 2003).

Le rapport C:N moyen trouvé lors de notre étude au lac Kivu est égal à 8,5. Cela indique sans doute une faible limitation en N des algues, alors que le rapport C:P moyen est de 249 montrant une limitation importante par le phosphore de la croissance algale. Ceci est confirmé par un rapport N:P de 29 montrant clairement que c'est le phosphore qui est limitant au lac Kivu (Fig. 38b). Durant la saison sèche, la production primaire et les rapports élémentaires du seston varient inversement. En effet, l'augmentation de la production primaire correspond à une diminution des rapports élémentaires. Une corrélation négative significative a été observée entre la production primaire et les rapports C:N (corrélation de Pearson = -0,53, $p < 0,05$, n = 40) d'une part et C:P (corrélation de Pearson = -0,57, $p < 0,05$, n = 40) d'autre part. aucune relation n'a été décelée entre la production primaire et le rapport N:P.

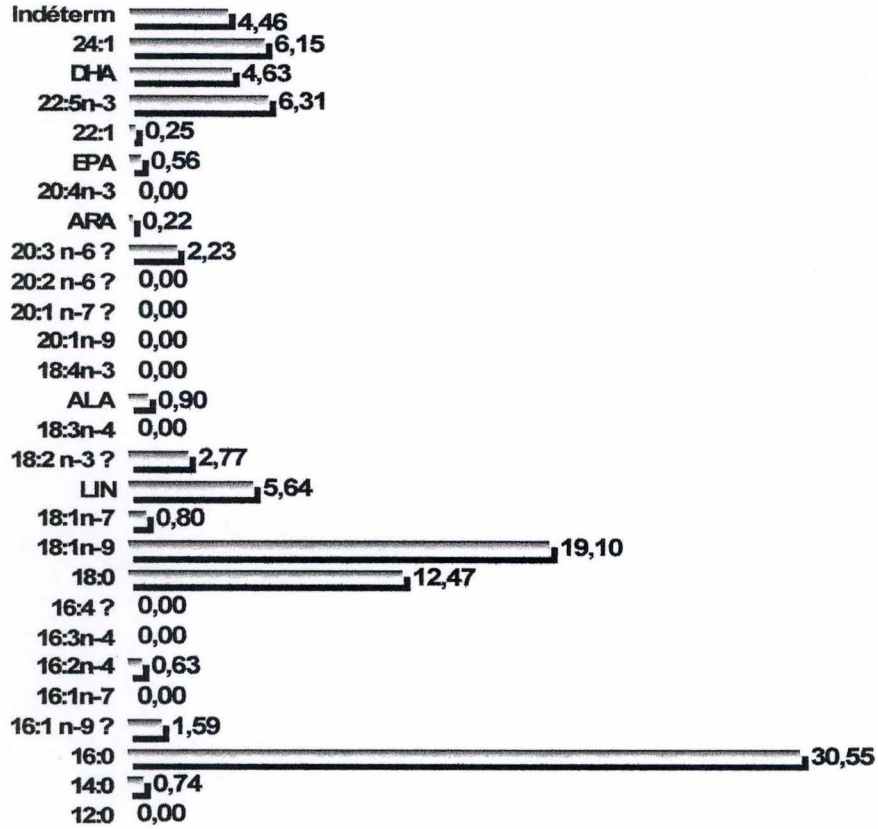


Fig. 39 : *Moyenne (en % par rapport au total des lipides) des différents acides gras présents dans le phytoplancton recueilli dans la fraction 150-50 µm du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

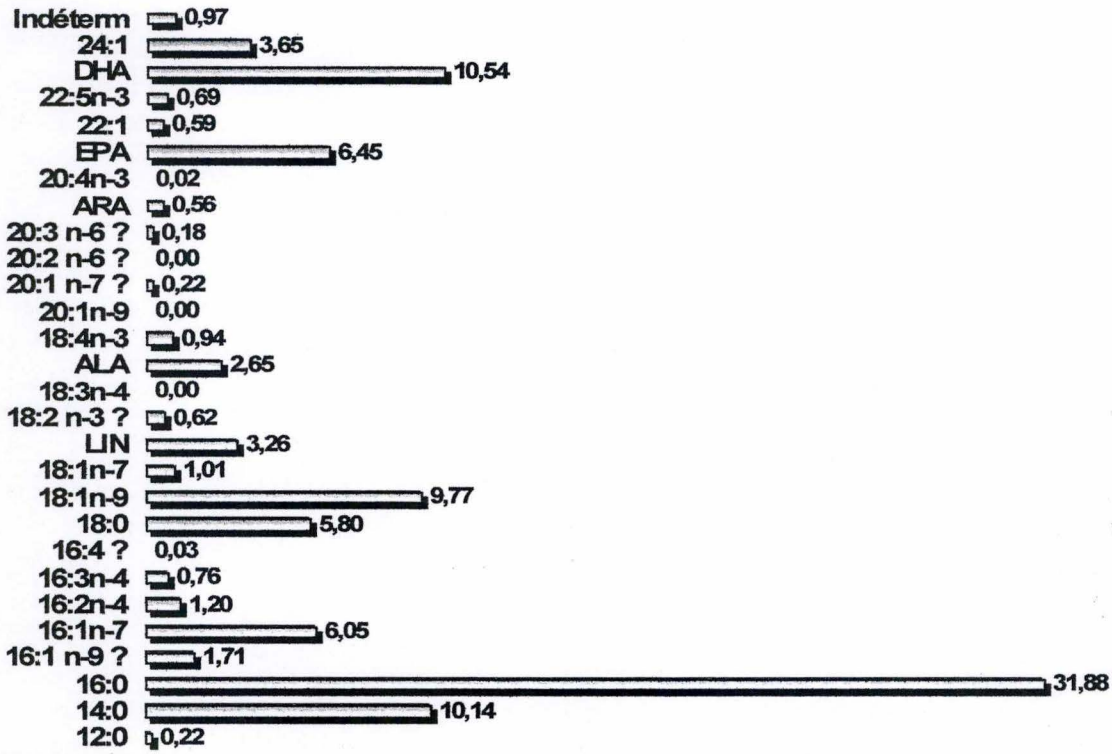


Fig. 40 : *Moyenne (en % par rapport au total des lipides) des différents acides gras présents dans le phytoplancton recueilli dans la fraction 50-10 µm du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

4. Analyse des acides gras

4.1. Les fractions de phytoplancton

4.1.1. Etude globale

Dans les différentes fractions (de 150 µm à < 10 µm), se retrouvent essentiellement les organismes phytoplanctoniques avec une contribution indéterminée de protistes hétérotrophes. Le contenu en AG du phytoplancton va déterminer la qualité alimentaire du zooplancton. Les compositions en AG des différentes classes de taille sont toutes dominées par de fortes proportions de SAFA principalement représentés par le 16:0 (acide palmitique) (Fig. 39 ; Fig. 40 ; Fig. 41 ; chromatogramme 1, page 42). Ce SAFA est à la base d'une bonne série d'acides gras insaturés, de part l'action de désaturases et d'élongases. Il peut former, par une élongation au niveau des mitochondries, l'acide stéarique (18:0), par exemple, également bien représenté (8 à 10 %). Les Δ9 agissent sur le 16:0 et sur le 18:0 pour former l'acide palmitoléique, 16:1 (n-7) et l'acide oléique 18:1 (n-9). Ce dernier est présent en quantité non négligeable dans chaque échantillon (Tableau 3).

	16:0	18:0	16:1 (n-7)	18:1 (n-9)
Fraction 150-50	30,55 ± 7,66 %	12,47 ± 5,23 %	0,00 ± 0,00 %	19,10 ± 11,10 %
Fraction 50-10	31,88 ± 1,45 %	5,80 ± 1,67 %	6,05 ± 2,83 %	9,77 ± 3,29 %
Fraction <10	32,58 ± 3,20 %	8,38 ± 1,37 %	1,59 ± 1,99%	18,74 ± 3,46 %

Tableau 3 : *Moyennes (% par rapport aux lipides totaux) et écarts-type de différents acides gras présents dans les fractions planctoniques < 150 µm du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

Selon Léveillé (1997), l'importance relative des diatomées peut être estimée à l'aide d'un rapport simple entre certains PUFA :

$$\frac{14:0+16:1(n-7)+16:2(n-4)+16:3(n-4)+16:4(n-1)}{16:0}$$

Ce rapport est égal à 57 % dans la fraction 50-10, on peut donc en déduire que les diatomées sont abondantes dans cette fraction. Elles sont moins abondantes dans la fraction < 10 µm (15 %) et ne représentent que 4,4 % du phytoplancton de taille comprise entre 50 et 150 µm. En effet, peu d'espèces algales sont retenues sur cette maille parmi lesquelles on peut citer de grandes diatomées telles *Urosolenia* (40-150 x 6-15 µm), *Fragilaria danica* (180-212 x 4,1-4,4 µm) ou de grandes cyanobactéries comme *Planktolyngbya limnetica* (100 x 0,7-1,3 µm).

Par ailleurs, les AG 16:2 (n-4), 16:3 (n-4) et 16:4, de par leur spécificité ainsi que par leur apparente stabilité chimique lors de leur transfert trophique, s'avèrent être également des biomarqueurs de relations trophiques fiables. Par conséquent, leur recherche dans les lipides d'organismes zooplanctoniques pourrait nous permettre de visualiser le flux de matière liant les diatomées aux microcrustacés (Bec, 2003).

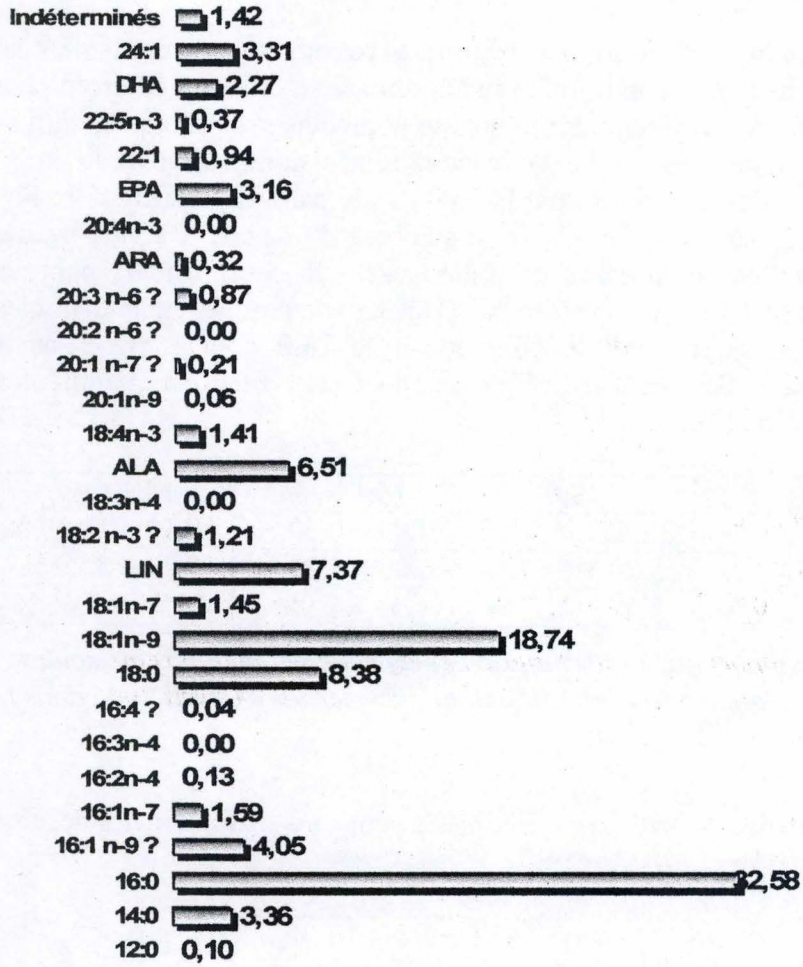


Fig. 41 : *Moyenne (en % par rapport au total des lipides) des différents acides gras présents dans le phytoplancton recueilli dans la fraction inférieure à 10 µm du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

Les Cryptophycées, les dinoflagellés et les Chrysophycées sont caractérisés par de fortes teneurs en PUFA (n-3) tels que le 18:4 (n-3), le 20:5 (n-3) et le 22:6 (n-3), contrairement aux diatomées (Sargent et *al.*, 1995). Par conséquent, du fait que ces classes d'algues contribuent de façon concomitante à la biomasse phytoplanctonique totale, ces PUFA ne peuvent être envisagés comme des biomarqueurs spécifiques (Tableau 4).

	18:4 (n-3)	20:5 (n-3) ou EPA	22:6 (n-3) ou DHA
Fraction 150-50	0,00 ± 0,00 %	0,56 ± 0,97 %	4,62 ± 2,45 %
Fraction 50-10	0,94 ± 0,32 %	6,45 ± 1,70 %	10,54 ± 2,61%
Fraction <10	1,41 ± 0,40 %	3,16 ± 0,89 %	2,28 ± 1,85 %

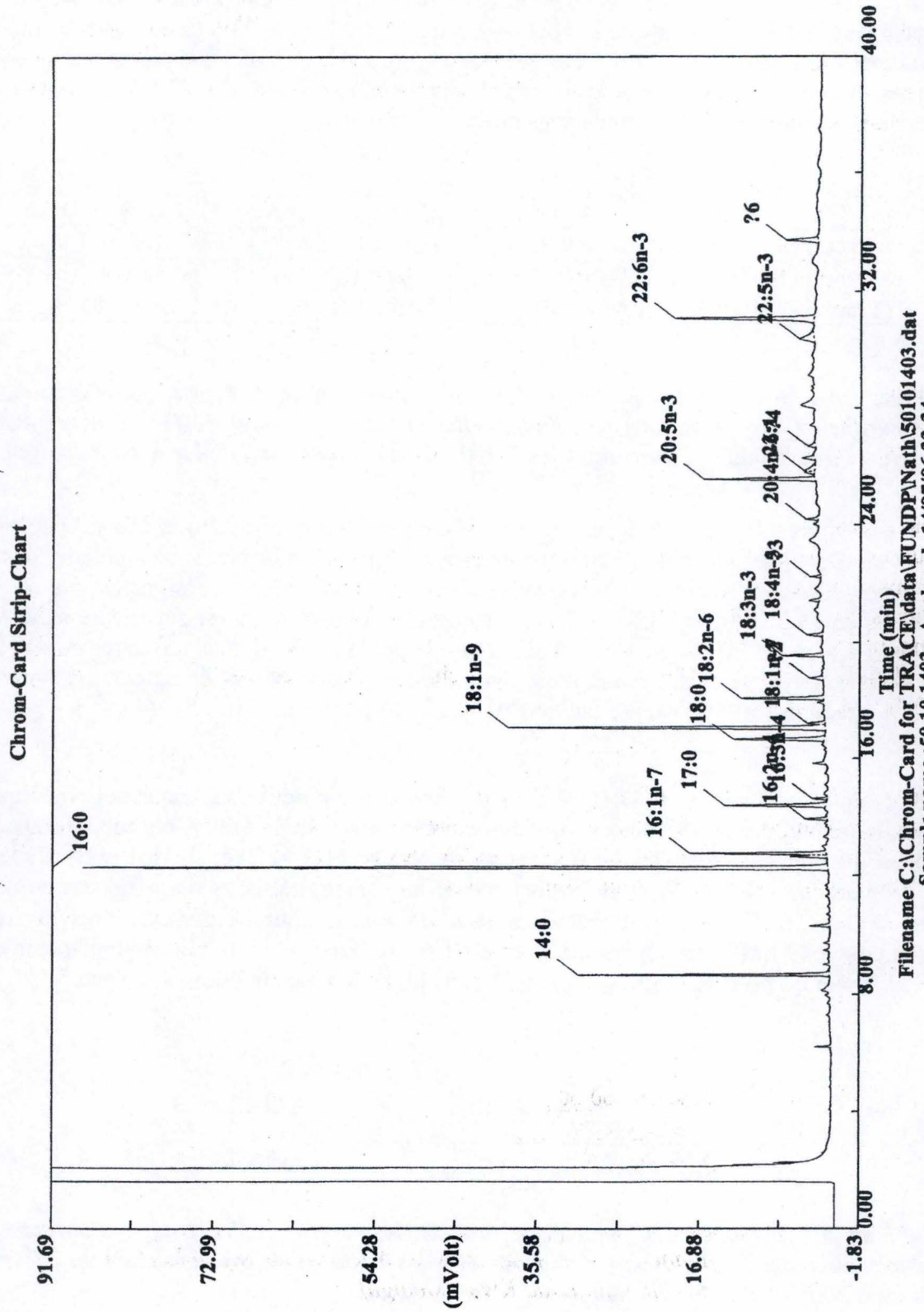
Tableau 4 : *Moyennes (en % par rapport aux lipides totaux) et écarts-type des acides gras biomarqueurs des Cryptophycées, dinoflagellés et Chrysophycées présents dans les fractions de phytoplancton du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

Les acides gras saturés à longues chaînes de carbone tels que le 22:0 et le 24:0 (les pics de ceux-ci n'ont pas été identifiés) sont employés comme indicateurs de matières terrestres comme les débris végétaux. Mais ceux-ci peuvent également être signalés par de fortes teneurs en 18:2 (n-6) et 18:3 (n-3). Si la somme de LIN et ALA est supérieure à 2,5 % par rapport à tous les PUFA présents, cela indique la présence de plantes terrestres ou de résidus de plantes terrestres dans l'échantillon. Dans chacune des fractions, ce rapport est supérieur à 2,5 % (fraction 150-50 : 41 % ; fraction 50-10 : 22 % ; fraction < 10 : 50 %).

Les cyanobactéries n'ont ni DHA ni EPA et souvent peu d'acide linoléique et linolénique. En plus, la plupart des cyanobactéries ont des contenus en AG très faibles par rapport aux autres taxa. Elles sont caractérisées par des teneurs élevées en 16:1 (n-7) et en 16:1 (n-9). Cependant, le biomarqueur 16:1 (n-7) étant commun avec les diatomées, nous ne prendrons en compte que le 16:1 (n-9). Les cyanobactéries sont présentes, pour la plupart, dans la fraction inférieure à 10 µm. Elles représentent, en effet, la majeure partie du picophytoplancton du lac Kivu. Voici les pourcentages de 16:1 (n-9) dans les différentes fractions (Tableau 5) :

	16:1 (n-9)
Fraction 150-50	1,59 ± 1,41 %
Fraction 50-10	1,71 ± 0,43 %
Fraction < 10	4,05 ± 1,04 %

Tableau 5 : *Moyennes (% par rapport aux lipides totaux) et écarts-type d'un acide gras biomarqueur des Cyanobactéries présents dans les fractions de phytoplancton du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*



Chromatogramme 1 : *Profil chromatographique d'un échantillon d'une fraction planctonique 50-10 µm (14 mars 2006) obtenu par analyse en chromatographie en phase gazeuse (GC) En abscisse, temps de rétention (min) et en ordonnée, signal (mVolt) des différents acides gras.*

Un modèle de prédiction, réalisé par Brett & Müller-Navarra (1997), vise à mettre en relation la croissance du zooplancton à partir des acides gras essentiels contenus dans différentes espèces de phytoplancton. Celui-ci permet également d'avoir une idée sur la digestibilté des algues (Fig. 42).

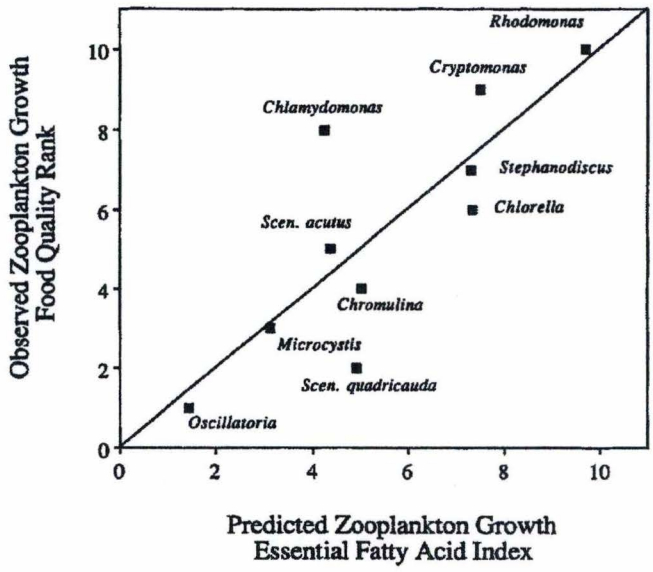


Fig. 42 : *Modèle de prédiction de Brett & Müller-Navarra. En abscisse : taux de croissance du zooplancton prédit par le modèle. En ordonnée : taux de croissance du zooplancton observé (Brett & Müller-Navarra. 1997).*

Ainsi, les espèces phytoplanctoniques se trouvant au-dessus de la diagonale sont de meilleure qualité alimentaire (basée sur leur contenu en acides gras essentiels : 18:2 (n-6) et 18:3 (n-3)) tandis que celles situées en-dessous de la diagonale sont de moindre qualité alimentaire.

Par exemple, *Chlamydomonas* est de meilleure qualité que prédit et est probablement plus facile à digérer tandis que *Scenedesmus quadricauda* est de moins bonne qualité alimentaire que prédit et est probablement plus difficile à digérer. *Rhodomonas*, présente au lac Kivu, s'avère être de bonne qualité alimentaire. En effet, le taux de croissance prédit du zooplancton nourri par cette cryptophycée, a été observé et est très élevé sur base du contenu en HUFA. *Microcystis*, cyanobactérie abondante au lac Kivu, suit également très bien le modèle mais est de beaucoup moins bonne qualité alimentaire que *Rhodomonas*.

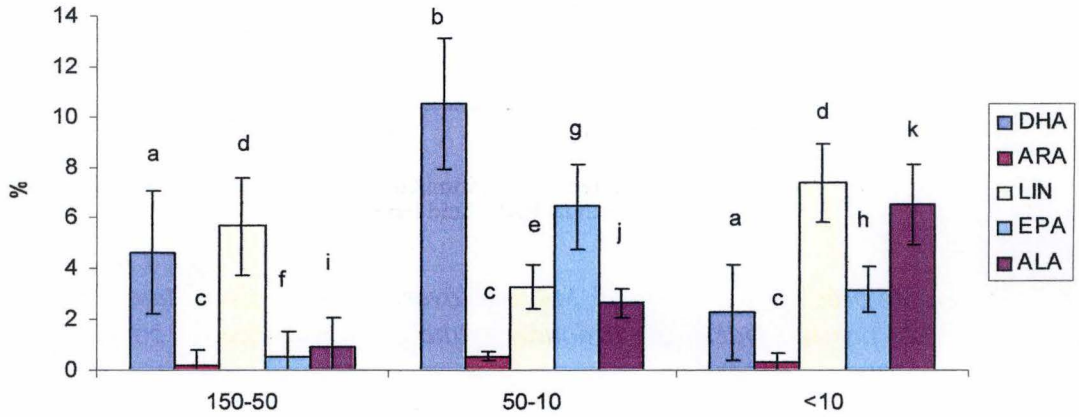


Fig. 43 : *Moyennes (en % par rapport aux lipides totaux) et écart-types des cinq acides gras essentiels présents dans les différentes fractions planctoniques du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu). Les lettres au-dessus des histogrammes montrent les différences entre les quantités d'acides gras révélées par l'analyse statistique (ANOVA I).*

4.1.2. Analyse statistique

Pour mettre en évidence les différences significatives de teneur en acides gras des organismes contenus entre les différentes fractions planctoniques, nous avons réalisé une analyse de la variance à un critère (Anova I).
Etant donné que c'est une première approche, nous nous sommes seulement intéressés aux acides gras essentiels (DHA, ARA, LIN, EPA et ALA). L'analyse a été réalisée pour chaque acide gras considéré séparément (Fig. 43).

Nous pouvons extraire de cette analyse différentes constatations.

Pour le DHA, nous ne notons pas de différence significative pour les fractions 150-50 et < 10, par contre, la fraction intermédiaire présente des teneurs en DHA significativement supérieure aux 2 autres ($p < 0,001$; $p = 0,00001$).

L'ARA est en quantité pratiquement similaire dans les 3 échantillons, en effet le test n'a décelé aucune différence significative ($p = 0,3$).
En ce qui concerne le LIN, là encore, la fraction 50-10 se distingue des 2 autres par sa teneur plus faible en cet acide gras essentiel de façon très hautement significative ($p < 0,001$; $p = 0,000339$).

L'EPA et l'ALA, quant à eux, présentent des teneurs différentes dans chacune des fractions de manière très hautement significative ($p < 0,001$; $p = 0,0000002$). La fraction de plus grande taille apparaît nettement plus pauvre en EPA et ALA.

Le DHA et l'EPA sont représentés en quantité plus importante dans la fraction intermédiaire qui est la fraction grazable par le zooplancton. Le DHA est le marqueur de trois groupes d'algues cités précédemment, à savoir : les dinoflagellés, les Cryptophycées et les Chrysophycées.

LIN et ALA sont des acides gras représentatifs de la qualité alimentaire des algues. Au vu de ces résultats, on peut mettre clairement en évidence que les fractions planctoniques de petite taille (< 10 µm) semble de meilleure qualité or cette fraction est surtout composée de cyanobactéries, pauvres en PUFA. Cependant, ces acides gras sont surtout essentiels en tant que précurseurs des autres acides gras essentiels lorsque ceux-ci sont absents du milieu.

On peut donc conclure en disant que la fraction de taille intermédiaire, qui correspond au plancton consommable par les copépodes est la plus riche en acides gras essentiels. La classe de taille de plancton < 10 µm se distingue surtout de la précédente par sa plus faible teneur en DHA et EPA et sa plus forte concentration en LIN.

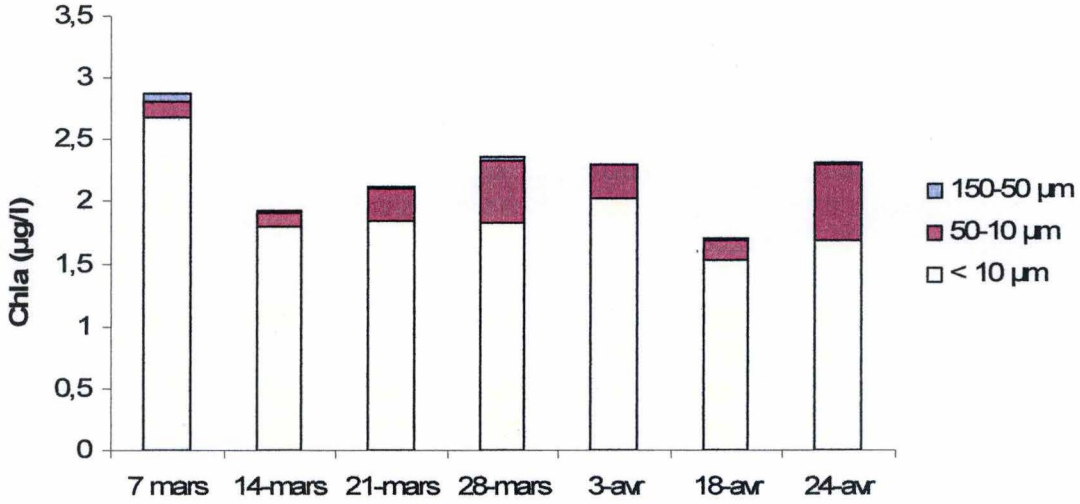


Fig. 44 : *Evolution au cours du temps de la concentration en chlorophylle a dans la fraction 150-50 (a) dans la fraction 50-10 (b) et dans la fraction inférieure à 10 µm (c) durant notre campagne dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

4.1.3. Analyse HPLC

4.1.3.1. Concentration en chlorophylle a au cours du temps

Pour rappel, nous avons procédé à des filtrations multiples pour le phytoplancton contenu dans les 20 premiers mètres du lac Kivu. Pour chaque échantillonnage, nous avons filtré de la même manière, 16 litres d'eau afin de connaître la concentration des différents pigments que ces fractions contenait et donc d'approximer quelle quantité de matière était retenue sur chacun des filtres. Ces filtrations n'ont pas été effectuées dès le début de notre campagne mais à partir du 7 mars 2006.

Les profils de la concentration en chlorophylle a au cours du temps, de début mars à fin avril, montrent différents aspects qui peuvent être mentionnés.

Une première constatation flagrante à mettre en évidence est la concentration en chlorophylle a dans les 3 fractions. Dans la fraction inférieure à 10 µm, celle-ci est toujours plus de deux fois plus élevée que dans la fraction 50-10. En effet, elle oscille entre 1,69 et 2,68 $\mu g.l^{-1}$, avec en moyenne 1,91 $\mu g.l^{-1}$. Cela peut s'expliquer par le fait que la majeure partie du phytoplancton du lac Kivu a une taille inférieure à 10 µm et se retrouve donc dans cette fraction. Dans la fraction intermédiaire, la concentration en chlorophylle a est dix fois plus élevée que dans la fraction supérieure. Les valeurs oscillant entre 0,6 et 0,1 $\mu g.l^{-1}$, avec en moyenne 0,29 $\mu g.l^{-1}$. Par contre, dans la fraction 150-50, les concentrations en chlorophylle a sont faibles, la moyenne étant de 0,02 $\mu g.l^{-1}$ (Fig. 44).

Deuxièmement, en ce qui concerne les variations au cours du temps, des différences notables peuvent être constatées.
Dans la fraction inférieure, la concentration en chlorophylle a est relativement constante pendant les 2 mois malgré un pic au début du mois de mars (2,68 $\mu g.l^{-1}$).

Par contre, dans les deux autres fractions, on peut voir apparaître une certaine fluctuation :

Dans la fraction 150-50, par exemple, on constate une chute de biomasse phytoplanctonique de cette taille très importante puisque les concentrations en chlorophylle a passent de 0,06 à 0,005 $\mu g.l^{-1}$ pour ensuite remonter lentement et rechuter à nouveau au mois d'avril. Les algues qui se retrouvent dans cette fraction sont principalement des algues très mobiles capables de faire des colonies comme les cyanobactéries ou quelques grandes diatomées telles que *Urosolenia*, *Nitzschia bacata* et *Fragilaria danica*.

Dans la fraction 50-10, la concentration en chlorophylle a commence assez bas (0,1 $\mu g.l^{-1}$) pour augmenter dans le courant du mois de mars. Au mois d'avril, les mêmes fluctuations apparaissent. Un certain nombre d'espèces (diatomées, Chlorophytes, ...) sont présentes dans cette fraction et c'est une fraction totalement consommable par le zooplancton. On constate deux augmentations, le 28 mars et le 24 avril, qui correspondent à une prolifération des diatomées T2.

Une comparaison entre ces deux fractions pourrait être faite en ce sens que lorsque les grandes algues se développent, celles de plus petite taille semblent moins abondantes au vu des concentrations en chlorophylle a. L'observation de ce phénomène peut être faite le 7 mars et le 24 avril 2006, par exemple.

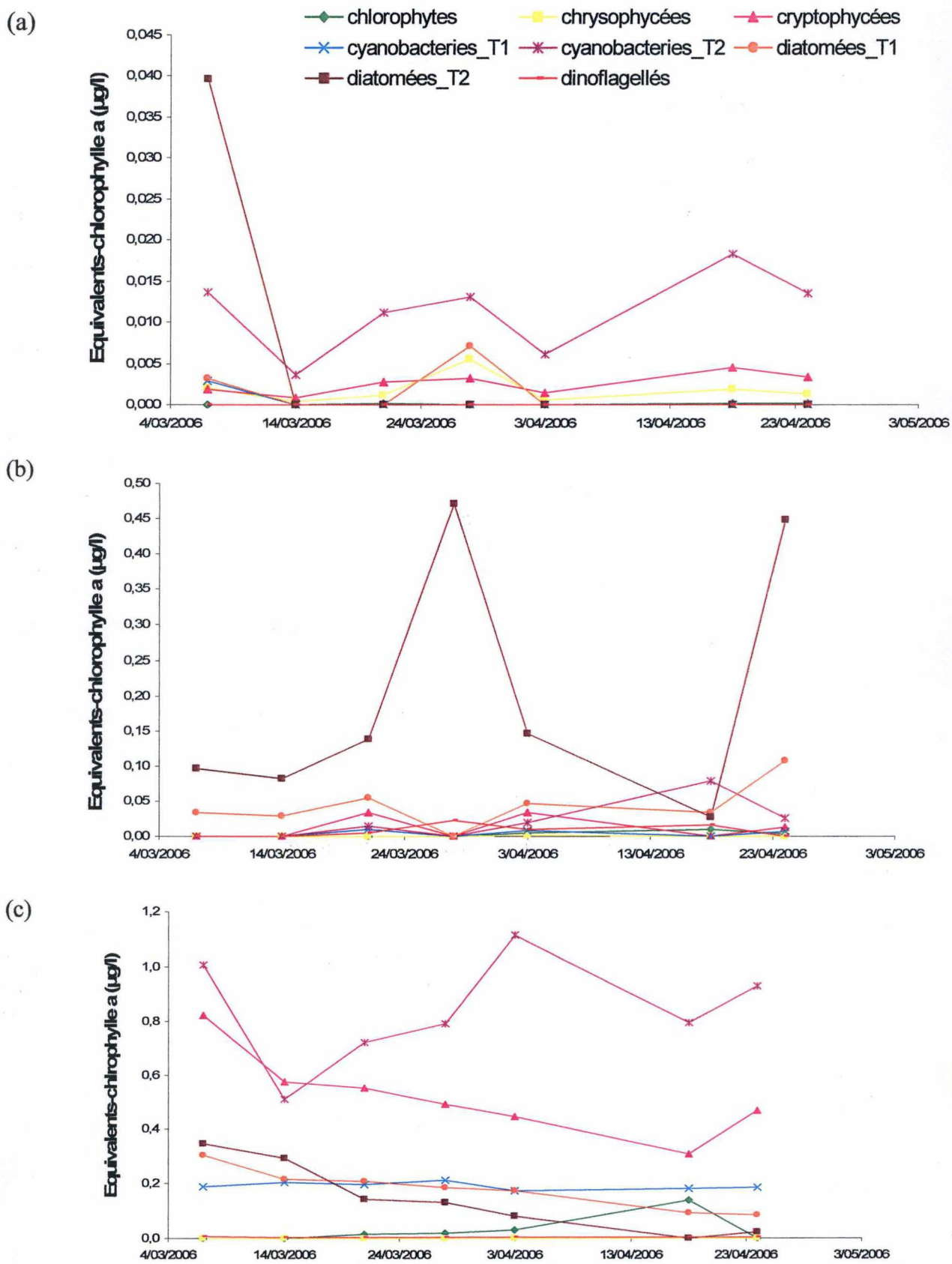


Fig. 45 : *Evolution au cours du temps de la biomasse des différentes classes d'algues dans la fraction 150-50 (a) dans la fraction 50-10 (b) et dans la fraction inférieure à 10 µm durant notre campagne dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

4.1.3.2. Evolution de la biomasse et de la composition algale des fractions étudiées au cours du temps

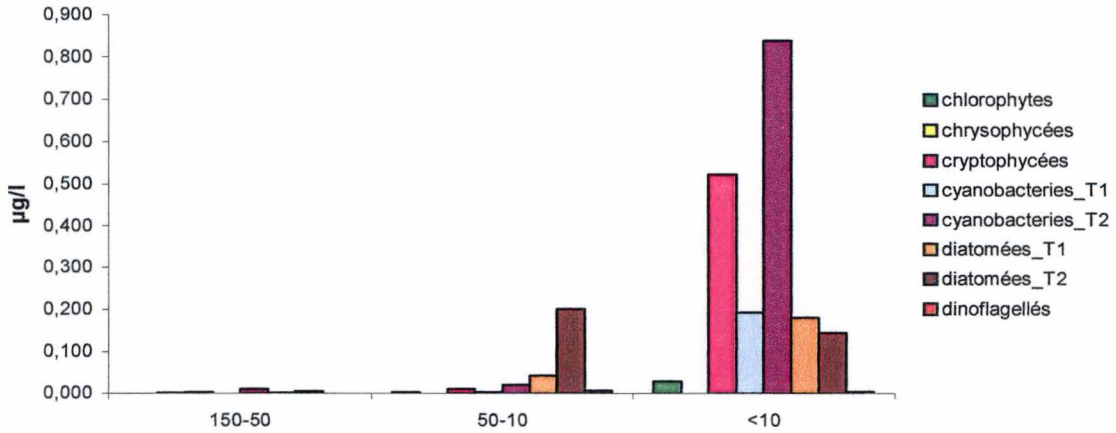


Fig. 46 : *Biomasse moyenne (µg.l^{-1}) des différentes classes d'algues présentes dans les différentes fractions de phytoplancton du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

Comme le confirme les concentrations en chlorophylle a, la majorité du phytoplancton du lac Kivu a une taille inférieure à 10 µm. Rappelons que nos filtrations sont effectuées sur un échantillon de la zone de mélange de 0 à 20 m. Ainsi, nous constatons que cette fraction < 10 µm est surtout représentée par les cyanobactéries T2 et les cryptophycées, abondantes en surface, en saison des pluies, comme nous l'avons déjà évoqué au point 2.2. (composition phytoplanctonique de la colonne d'eau). Dans la fraction 50-10, la classe d'algues la plus représentée est celle des diatomées T2 (Fig. 46). A deux reprises, le 28 mars et le 24 avril, nous avons observé un pic de diatomées, période pendant laquelle leur biomasse a quintupler, passant de 0,97 à 0,471 µg.l^{-1}, en moyenne. Ces valeurs extrêmes ont bien entendu un impact sur la biomasse totale (Fig. 45a ; Fig. 45b ; Fig. 45c).

Les biomarqueurs pigmentaires confirment ce que les biomarqueurs des acides gras ont révélés, à savoir que, dans la fraction intermédiaire, les diatomées sont dominantes. En effet, les pigments révèlent une abondance de 63 % des diatomées dans cette fraction par rapport aux autres classes d'algues et les biomarqueurs des acides gras, une présence de 57 % (calculé selon la formule de Léveillé dans la section 4.1.1.). Dans la fraction 50-10, on peut observer le 24 avril 2006, un petit pic de diatomées T2 (Fig. 44). A cette même période, on peut constater que l'acide gras 14:0, biomarqueur des diatomées, présente également une augmentation dans cette même fraction (Fig. 48a, 4.1.4.).

Au vu de ces résultats, on peut confirmer que les pigments et les acides gras sont complémentaires en tant que biomarqueurs du phytoplancton. Un acide gras est souvent indicateur de plusieurs classes d'algues différentes. C'est le cas, par exemple, du DHA qui est spécifique à la fois des Cryptophycées, des dinoflagellés et des Chrysophycées. Il pourrait être également possible de trouver du DHA dans les diatomées T2 puisque cette classe est majoritaire dans cette fraction et le DHA aussi.

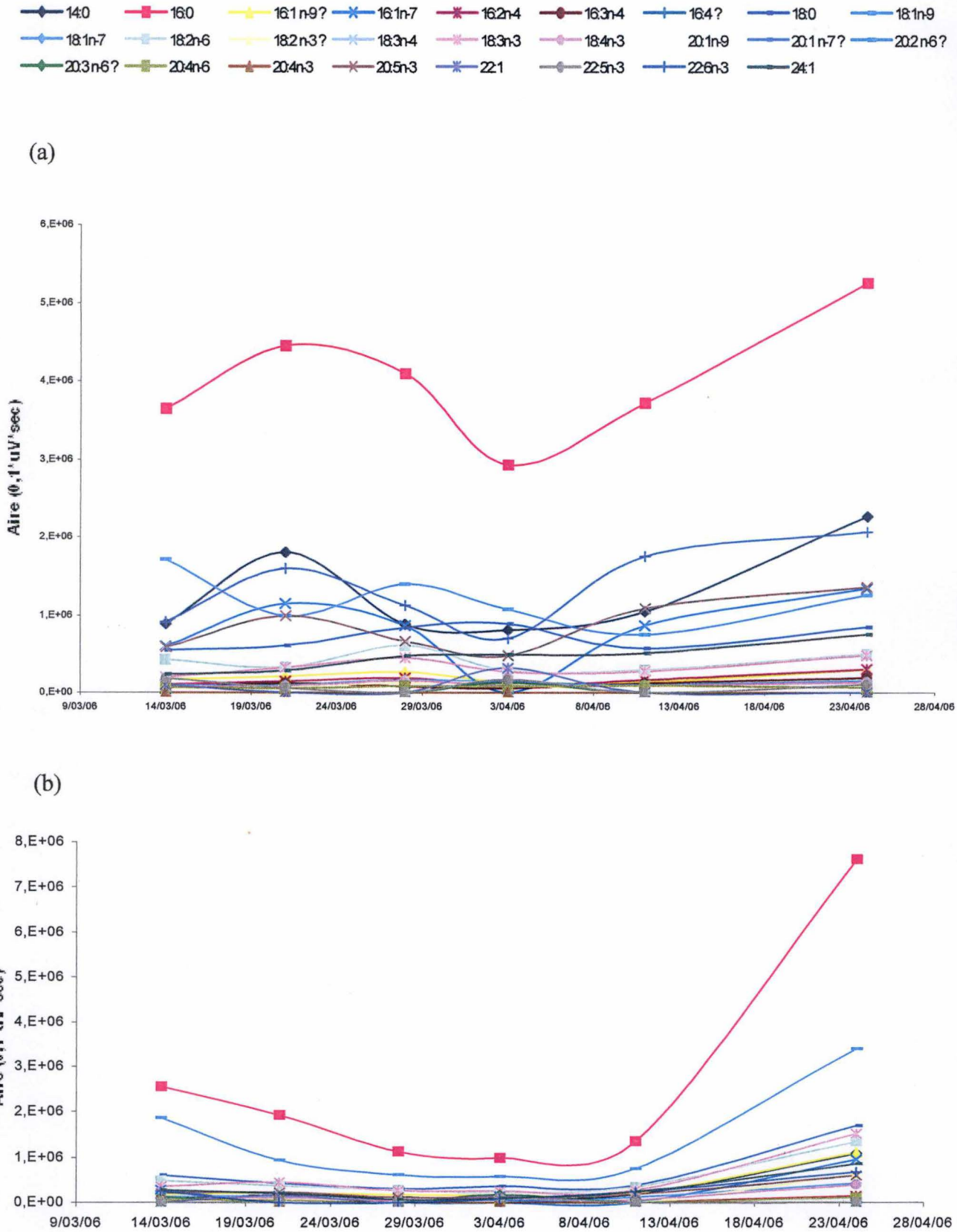


Fig. 48 : *Evolution au cours du temps du contenu en acides gras (aire des pics en 0,1*uV*sec) dans la fraction 50-10 (a) et dans la fraction inférieure à 10 µm (b) durant notre campagne dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

4.1.4. Mise en relation avec les fluctuations en acides gras du phytoplancton contenus dans ces fractions

En général, la plupart des acides gras contenus dans le phytoplancton le 18 avril 2006 montraient des concentrations plus élevées. Ces échantillons ont été traités à Clermont-Ferrand et resuspendu dans une quantité d'hexane moindre. Cette date n'a donc pas été prise en compte pour la réalisation des profils.

Dans la fraction 150-50, la concentration en chlorophylle a, le 7 mars 2006, est importante par rapport aux autres dates. A cette même date, le profil d'acides gras du phytoplancton est plus élevé également. On peut donc en déduire logiquement que plus il y a de phytoplancton, plus la quantité d'acides gras contenus dans les organismes échantillonnés à l'aide des filets est élevée. Cette constatation est également valable pour le 28 mars 2006 mais dans de moindres proportions (Fig. 47).

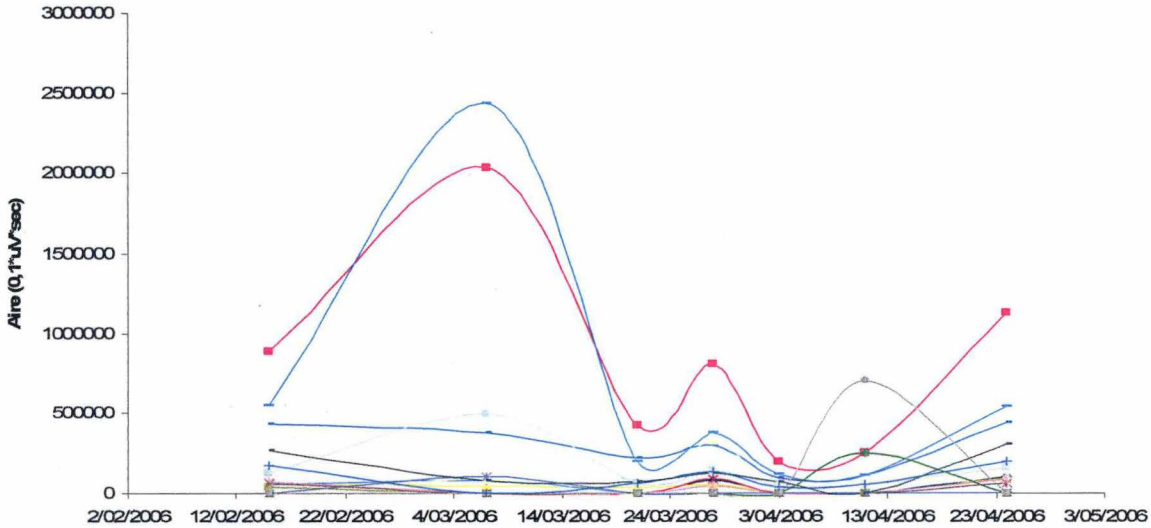
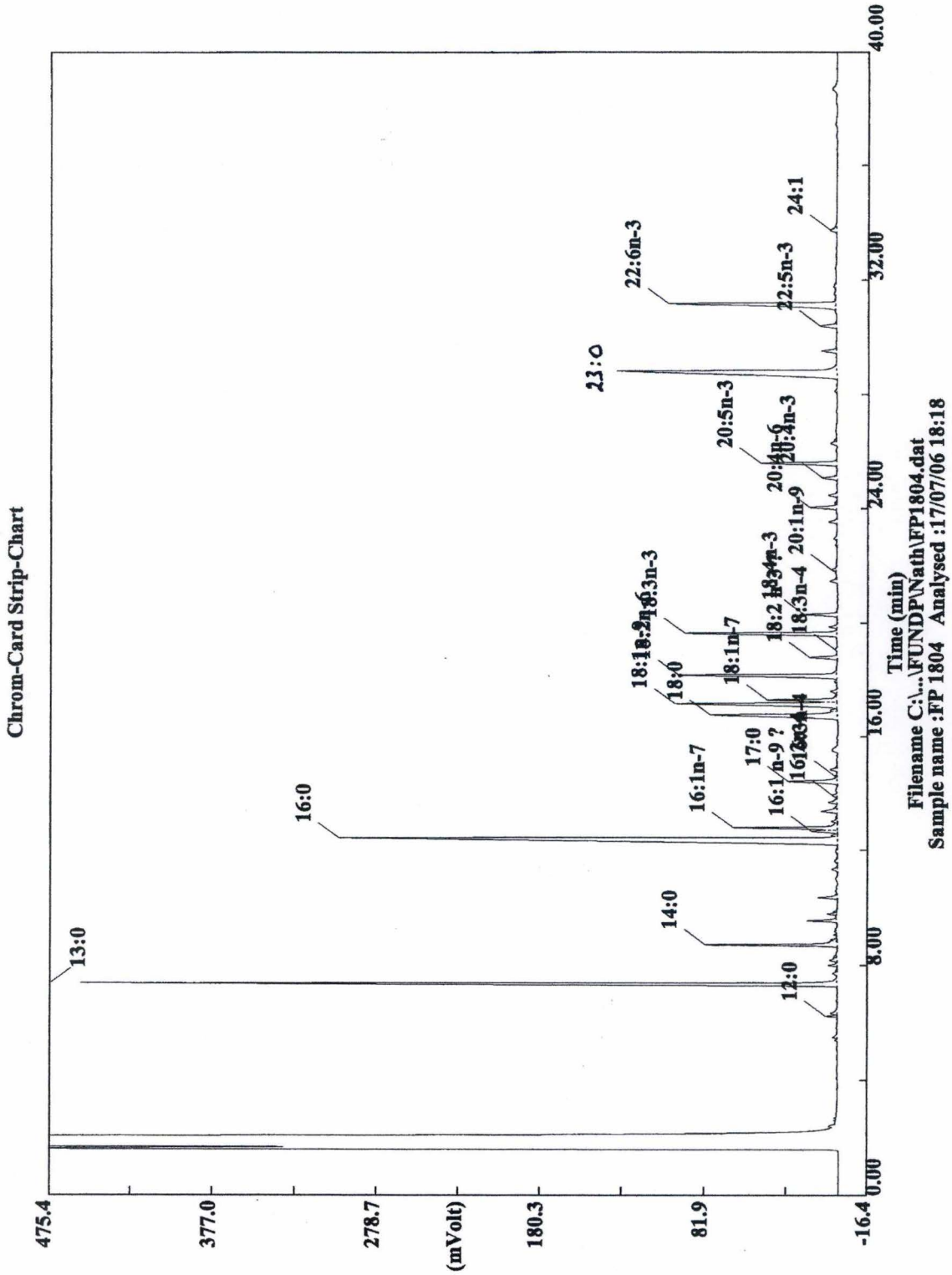


Fig. 47 : *Evolution au cours du temps du contenu en acides gras (aire des pics en 0,1*uV*sec) dans la fraction 150-50 durant notre campagne dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

La fraction intermédiaire (50-10), présente un pic de chlorophylle a le 28 mars 2006 et donc une augmentation de la biomasse phytoplanctonique dans la zone euphotique du lac. Le 24 avril, on remarque aussi une élévation forte de la concentration en chlorophylle a (Fig. 48a).
A nouveau, le profil des différents acides gras présente la même allure avec les deux mêmes augmentations de concentration.

La fraction inférieure à 10 µm est relativement constante, comme décrit précédemment, malgré une tendance à augmenter du 14 mars au 3 avril 2006 et plus marqué en fin de campagne. Ces accroissements sont aussi visibles pour certains profils d'acides gras du phytoplancton de taille inférieure à 10 µm (Fig. 48b).

En conclusion, on peut dire que la concentration en chlorophylle a et les acides gras contenus dans le phytoplancton fluctuent de la même façon.
Au point de vue du contenu en acides gras, on sait que la limitation des nutriments tend à augmenter la quantité de SAFA et décroître la quantité d'UFA. En plus du stress des nutriments, la température et l'oxygène peuvent avoir des impacts sur la composition algale et donc sur le contenu en AG.



Chromatogramme 2 : *Profil chromatographique d'un échantillon de filet à plancton (18 avril 2006) obtenu par analyse en chromatographie en phase gazeuse (GC) En abscisse, temps de rétention (min) et en ordonnée, signal (mVolt) des différents acides gras.*

4.2. Le zooplancton

4.2.1. Etude globale

Les profils des différents acides gras contenus dans les organismes zooplanctoniques du lac Kivu, ont été réalisés sur base de moyennes de toute la période d'échantillonnage, à partir de données brutes provenant de l'analyse en chromatographie en GC (Chromatogramme 2).
Les 7 espèces d'Entomostracés et les différentes espèces de rotifères se retrouvent essentiellement dans les échantillons réalisés au trait de filets, étant donné que leur taille est supérieure à 100 et 150 µm (Tableau 6) :

Mesocyclops aequatorialis	0,730 ± 0,051 mm
Thermocyclops consimilis (adultes)	0,534 ± 0,024 mm
Thermocyclops consimilis (copépodites)	0,363 ± 0,074 mm
Diaphanosoma excisum	0,363 ± 0,073 mm

Tableau 6 : *Tailles moyennes et écarts-type de 4 espèces de zooplancton au lac Kivu (d'après Isumbisho et al., 2006).*

Les microcrutacés se développent fortement en saison sèche, de juillet à septembre, malgré la présence d'autres pics qui apparaissent durant les mois de mai et décembre. Chaque pic de zooplancton est précédé de 2 à 4 semaines par un pic de phytoplancton. Cela est dû à la qualité des ressources qui subit une augmentation à cette époque de l'année, conséquence du mélange saisonnier du mixomolimnion. Le zooplancton répond donc à cette augmentation de phytoplancton avec 2 semaines de retard : c'est un contrôle bottom-up.

En ce qui concerne l'abondance des différentes espèces, en saison des pluies, elle est dominée par le groupe des copépodes (Tableau 7) :

Thermocyclops consimilis	83,6 %
Mesocyclops aequatorialis	11,4 %
Thermocyclops confinis	5 %

Tableau 7 : *Abondance relative des 3 espèces de copépodes présentes au lac Kivu durant la saison des pluies, en 2004 (Isumbisho et al., 2006).*

Les cladocères et les rotifères représentent une faible proportion du zooplancton total même si ces deux groupes sont plus abondants en saison des pluies (moyenne 2003 - 2004) (Tableau 8) :

Copépodes	71,3 %
Cladocères	14,8 %
Rotifères	13,9 %

Tableau 8 : *Abondance relative des 2 groupes d'Entomostracés et des rotifères présentes au lac Kivu durant la saison des pluies, en 2004 (Isumbisho et al., 2006).*

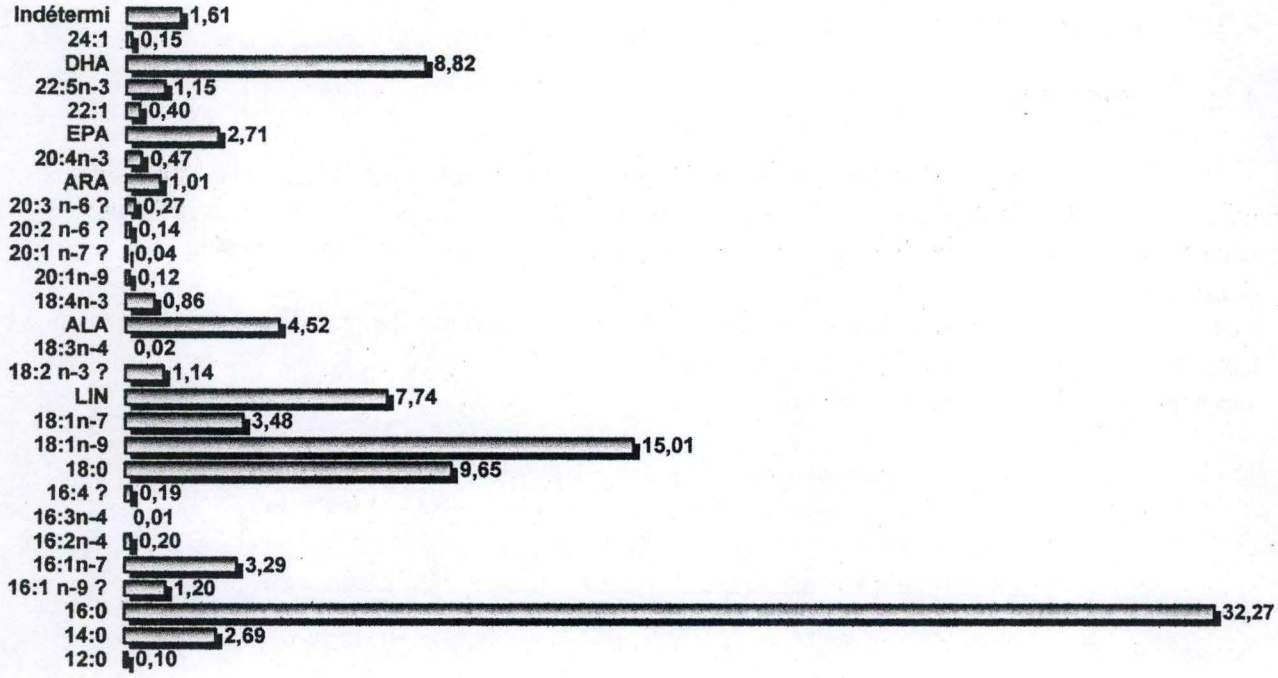


Fig. 49 : *Moyenne (en % par rapport au total des lipides) des différents acides gras présents dans le zooplancton recueilli à l'aide du filet fermant (100 µm) de 60 à 40 m du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

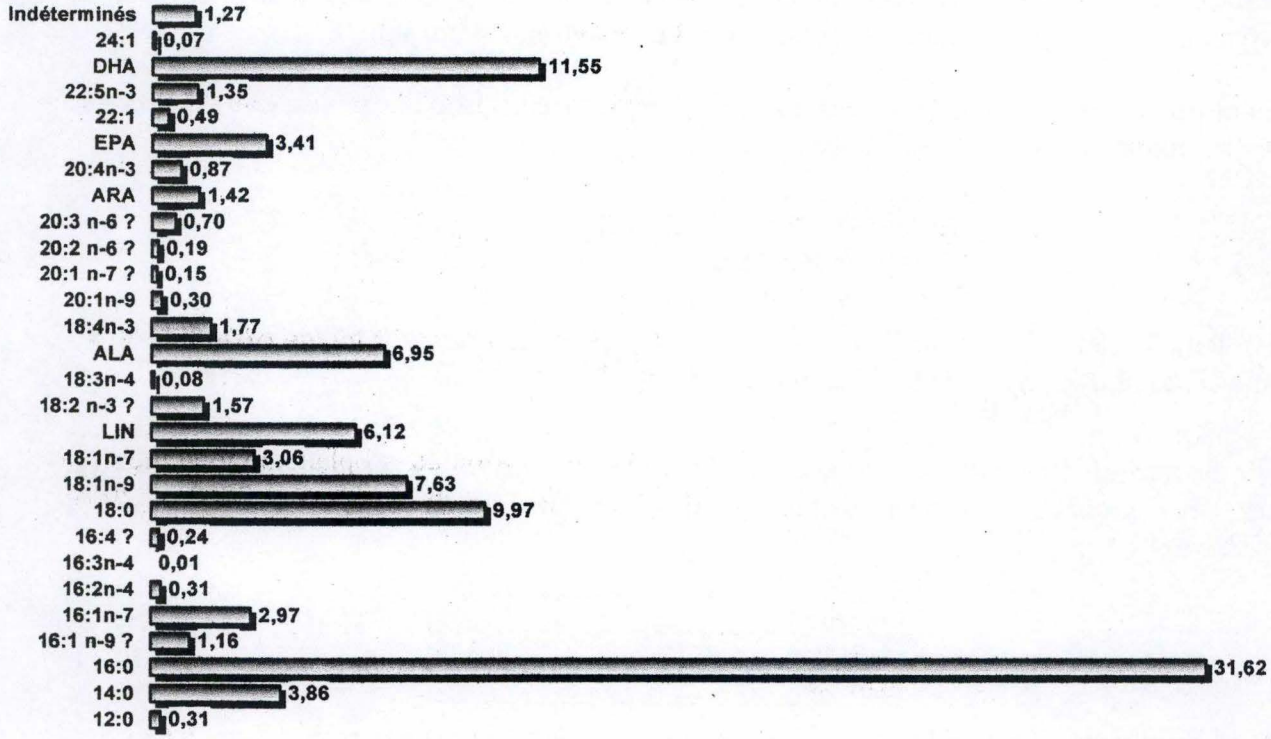


Fig. 50 : *Moyenne (en % par rapport au total des lipides) des différents acides gras présents dans le zooplancton recueilli à l'aide du filet fermant (100 µm) de 40 à 20 m du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

Dans les trois traits de filets, on retrouve des similitudes dans les proportions d'AG présents. Le 16:0 est toujours dominant avec 25 à 30 %, les AG à 18 atomes de C représentent, à eux seuls, 40 % des lipides totaux (Fig 49 ; Fig. 50 ; Fig. 51).
Les copépodes sont caractérisés par des teneurs en DHA (22 :6 (n-3)) élevées tandis que les cladocères ont des contenus en EPA (20 :5 (n-3)) plus marqués (Léveillé, 1997). Les trois traits de filet montrent des différences quant à leur composition en ces deux acides gras biomarqueurs (Tableau 9). L'analyse statistique (voir 4.2.2.) précisera l'importance de ces différences.

	EPA	DHA
Filet fermant (60 à 40 m)	2,71 ± 1,34 %	8,82 ± 4,74 %
Filet fermant (40 à 20 m)	3,41 ± 0,69 %	11,55 ± 3,12 %
Filet à plancton (60 à 0 m)	4,07 ± 0,60 %	14,51 ± 4,48%

Tableau 9 : *Moyennes (en % par rapport aux lipides totaux) et écarts-type des acides gras biomarqueurs des copépodes et des cladocères présents dans les filets du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

Les pourcentages élevés de DHA résultent du fait que le zooplancton du lac Kivu est largement dominé par les copépodes.
Les lipides du zooplancton récolté possèdent des AG du type 16:2 (n-4), en 16:3 (n-4) mais aussi en 16:1 (n-7). Ce dernier représente, en moyenne, 3,15 % des lipides totaux du zooplancton, toutes espèces confondues. Ces observations tendent à montrer que les diatomées contribuent au régime alimentaire du zooplancton du lac Kivu.
On peut remarquer, en saison des pluies, que la biomasse planctonique est marquée par le développement des Cryptophycées. Alhgren et *al.* (1990) ont montrés que ces algues étaient facilement ingérables par le mésozooplancton, notamment les cladocères. Leur richesse en EPA, ALA et 18:4 (n-3) peut alors expliquer les fortes teneurs relatives en ces mêmes AG observées dans les lipides des organismes contenus dans les filets (Tableau 10).

	20:5 (n-3) ou EPA	18 :3 (n-3) ou ALA	18:4 (n-3)
Filet fermant (60 à 40 m)	2,71 ± 2,64 %	4,52 ± 2,05 %	0,86 ± 0,65 %
Filet fermant (40 à 20 m)	3,41 ± 0,69 %	6,95 ± 1,67 %	1,77 ± 0,53 %
Filet à plancton (60 à 0 m)	4,07 ± 0,60 %	8,13 ± 1,98 %	1,53 ± 0,95 %

Tableau 10 : *Moyennes (en % par rapport aux lipides totaux) et écarts-type des acides gras biomarqueurs des Cryptophycées présents dans le zooplancton du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

Certaines algues sont plus compétitives du fait de leur grande taille mais aussi de leur tendance à former des colonies. Ces microalgues sont peu consommées par le zooplancton, c'est le cas par exemple des cyanobactéries du genre *Microcystis*. Une autre raison pour laquelle ces algues ne sont pas inclues dans le régime des organismes zooplanctoniques est qu'elles sont pauvres en PUFA. Leur AG biomarqueur qui est, pour rappel, le 16:1 (n-9) prouve que les cyanobactéries sont peu consommées par le zooplancton. Il est présent mais en faible quantité, en moyenne, 1,30 % des lipides totaux.

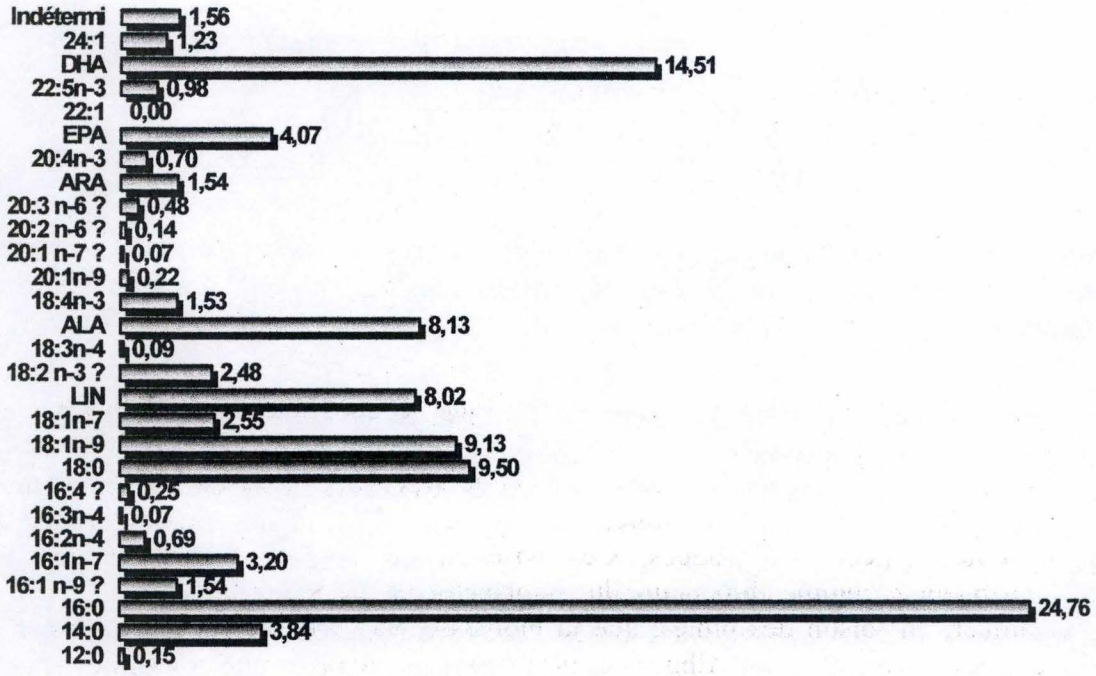


Fig. 51 : *Moyenne (en % par rapport au total des lipides) des différents acides gras présents dans le zooplancton recueilli à l'aide du filet à plancton (150 µm) de 60 à 40 m du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

En outre, l'activité bactérivore leur permet probablement de bénéficier d'un apport en phosphore important. En effet, il est généralement admis que les bactéries présentent plus d'affinité pour le phosphore que les microalgues et se révèlent 5 à 10 fois plus riches en phosphore que ces dernières. Cette source importante de phosphore semble également bénéficier aux microcrustacés zooplanctoniques, principalement les cladocères qui sont capables de consommer des proies de la taille des bactéries. A ce sujet, les compositions lipidiques des Entomostracés et des rotifères analysés à Clermont-Ferrand, lorsqu'ils sont comparés au standards externes de bactéries, sont caractérisés par des teneurs non négligeables en AG ramifiés (iso 15:0, ante 15:0, iso 17:0 et ante 17:0). Cela témoigne d'une contribution importante des organismes bactérivores à leur régime alimentaire.

La forte contribution à la nutrition du zooplancton des bactéries et des protozoaires bactérivores tient donc au fait que ces organismes hétérotrophes représentent une fraction importante des particules ingérables. La boucle microbienne joue alors un rôle déterminant vis-à-vis de la production zooplanctonique, tant d'un point de vue quantitatif que qualitatif (apport en phosphore). Néanmoins, les bactéries et les protozoaires bactérivores ne constituent pas une source importante d'AGPI (n-3). A ce sujet, les cryptophycées, principalement représentées par le genre *Rhodomonas*, apparaissent comme étant les principales sources en AGPI (n-3) pour le zooplancton (Brett & Müller-Navarra, 1997). Ces algues reconnues comme étant d'une très haute valeur nutritive pour le peuplement zooplanctonique influence très vraisemblablement le développement des microcrustacés du lac Kivu.

Une étude récente (Isumbisho et *al.*, 2006) démontre par ailleurs que la production du zooplancton du lac Kivu est dépendante de l'abondance des Cryptophycées et des diatomées T1 et T2.

4.2.2. Analyse statistique

De même que pour le phytoplancton, nous avons réalisé un test d'analyse de la variance (ANOVA 1) pour les échantillons de zooplancton (Fig. 52). A nouveau, nous nous intéresserons seulement aux acides gras essentiels.

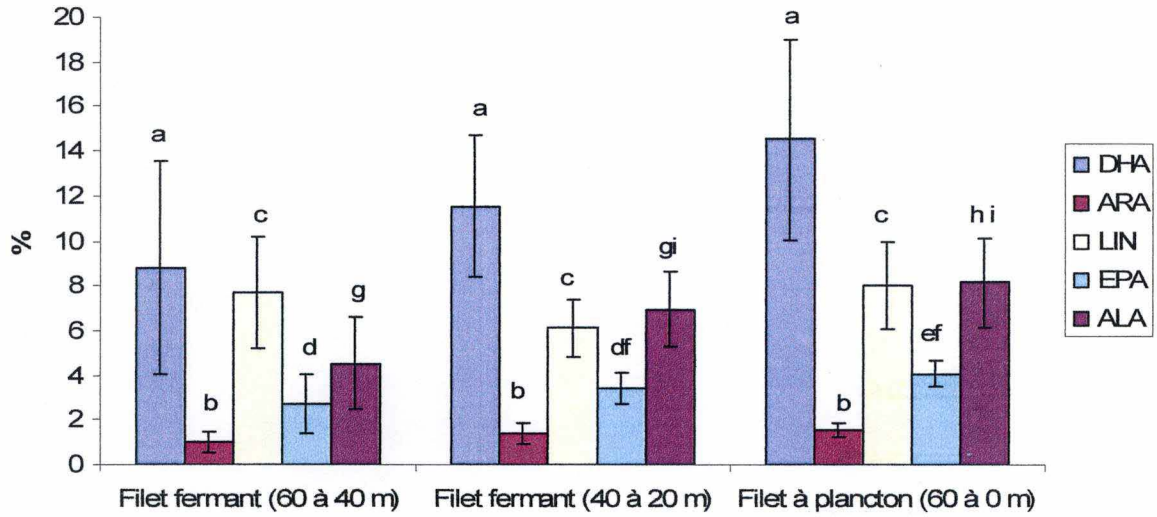


Fig. 52 : *Moyennes (en % par rapport aux lipides totaux) et écart-types des cinq acides gras essentiels présents dans les différentes fractions planctoniques du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu). Les lettres au-dessus des histogrammes montrent les différences entre les quantités d'acides gras révélées par l'analyse statistique (ANOVA I).*

Cette analyse nous permet de retirer quelques informations intéressantes :

Les teneurs en DHA, ARA et LIN ne varient pas significativement d'un trait de filet à l'autre, $p = 0,06$; $p = 0,087$; $p = 0,18$, respectivement pour ces 3 acides gras.

Par contre, l'EPA et l'ALA présentent des différences d'un échantillon à l'autre : le contenu en EPA dans le premier échantillon est significativement différent du 3ème ($p = 0,045$) mais pas du 2ème tandis que l'EPA contenu dans les organismes du filet fermant de 40 à 20 m n'est différent significativement d'aucun autre trait de filet.
Pour l'ALA, on retrouve le même schéma que pour l'EPA si ce n'est que cette fois, la différence entre les contenus en ALA du 1er et du 3ème échantillon est hautement significative ($p = 0,007$).

A cette période de l'année, la limite de la zone de mélange étant située entre 30 et 40 m, l'oxygène nécessaire à la survie des organismes zooplanctoniques, n'est présent que dans cette zone. Il est donc évident que le trait de filet fermant de 60 à 40 m est le plus pauvre en organismes et donc le moins riche en acides gras. Ceci est confirmé par nos résultats. Par contre, le filet à plancton de 60 à 0 m, contient certainement une concentration plus forte en organismes et les teneurs en acides gras suivent le même schéma.
En biomasse nettement plus faible, viennent ensuite les cladocères, comme dit précédemment, représenté par les teneurs en EPA.
Les teneurs en ALA et LIN montrent à nouveau que le zooplancton du lac Kivu est de bonne qualité alimentaire pour son principal prédateur, *Limnothrissa miodon*.

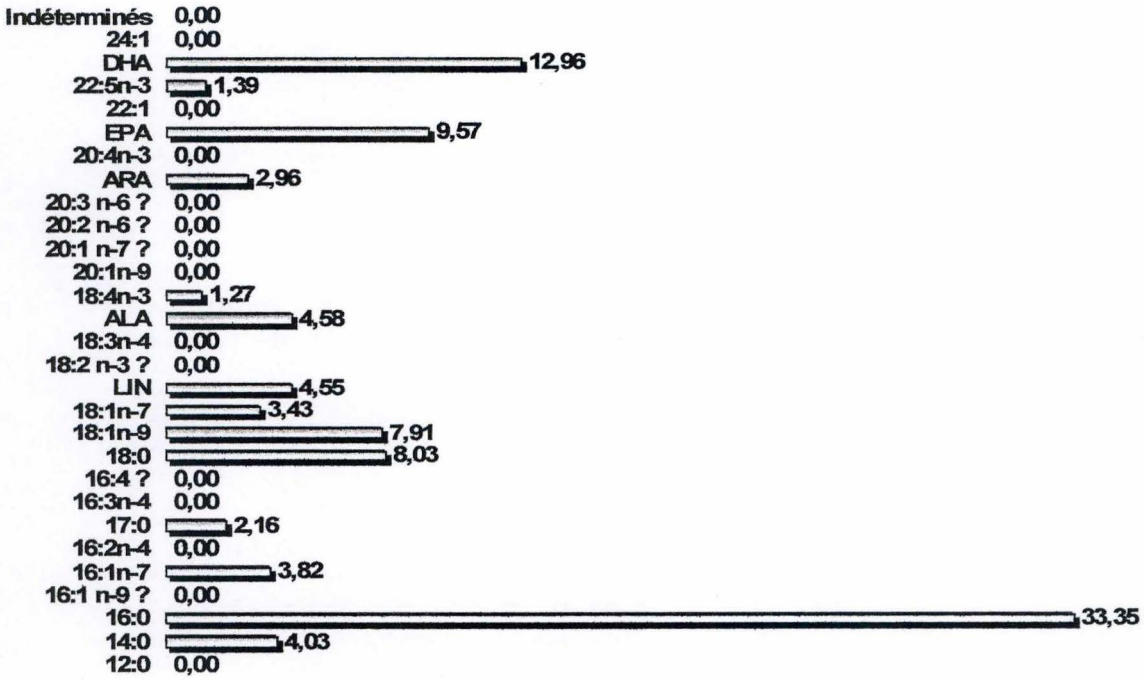


Fig. 53 : *Pourcentages des différents acides gras présents dans les lipides neutres des alevins de Limnothrissa miodon.*

4.3. Les alevins de *Limnothrissa miodon*

Il a été montré que certaines activités de bioconversion sont particulièrement faibles chez les jeunes alevins. Ainsi, le nombre d'AG essentiels pour leur développement est plus élevé qu'à l'âge adulte. Leur survie et leur croissance dépendent essentiellement de la qualité de la nourriture, et notamment de sa richesse en PUFA.
De plus, les AG de la série (n-3) auraient également un rôle sensoriel. En effet, au vu des chromatogrammes, on peut signaler une présence non négligeable des AG de cette famille : DHA, EPA, ALA, 18:4 (n-3), 22:5 (n-3) (Fig. 53).
Comme pour les autres échantillons, c'est l'acide gras 16:0 qui est majoritaire. Il représente 33 % des lipides neutres des alevins de *L. miodon*. Il est suivi par deux acides gras essentiels : le DHA et l'EPA qui sont respectivement présents à 12,96 % et 9,57 %. Ceci prouve que les alevins de L. miodon ont un régime principalement composé non seulement de copépodes mais également de cladcères

L'EPA et le DHA sont les acides gras essentiels hautement insaturés qui sont indispensables à la croissance des alevins. En effet, rappelons que la famille (n-3) est requise pour le développement des tissus cérébraux et des yeux mais a également un rôle important dans le maintient de l'intégrité des bicouches lipidiques. On sait que les poissons tels que le saumon ne sont pas limités par la disponibilité du phosphore ou de l'EPA mais, par contre, leur croissance peut être restreinte par manque de DHA (Ballantyne, 2003). S'il en est de même pour *L. miodon*, sa capacité et son efficacité à allonger les acides gras 18:3 (n-3) (ALA), 18:4 (n-3) et l'EPA (20:5 (n-3)) en DHA (22:6 (n-3)) pourraient être des facteurs déterminants de la croissance et de la production du lac Kivu.

Le 18:0 et le 18:1 (n-9) prennent également grande part à la constitution des lipides neutres des alevins puisque chacun a une proportion de 8 % au sein de ceux-ci.

Les espèces d'eau douce n'ont, en général, contrairement aux espèces marines, pas perdu la capacité à allonger les précurseurs pour former l'EPA et le DHA car elles ont les enzymes et les désaturases adéquates (Ballantyne, 2003).

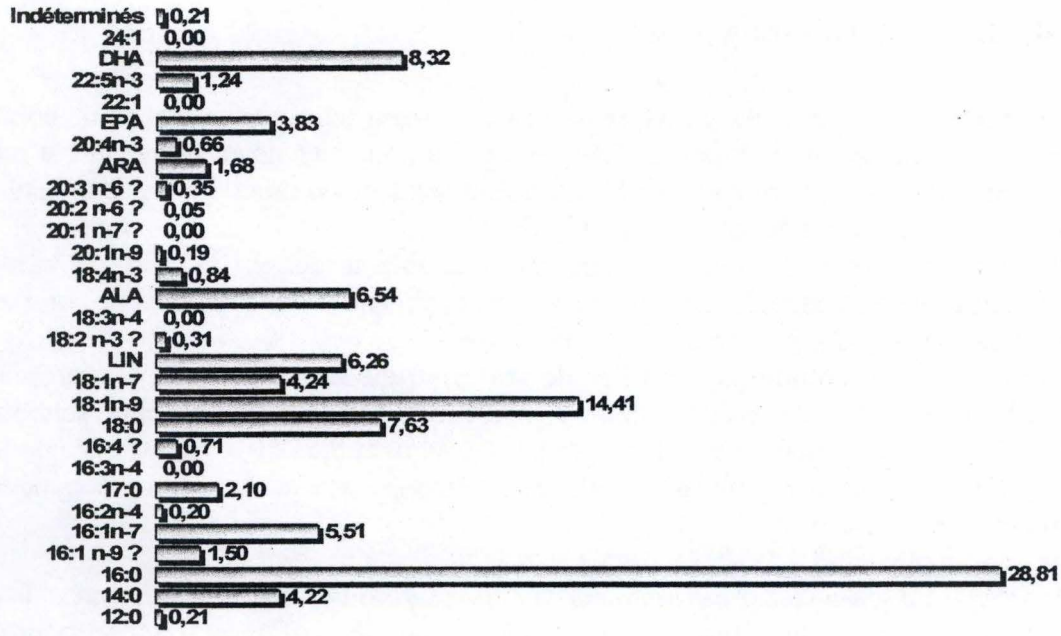


Fig. 54 : *Pourcentage des différents acides gras présents dans les lipides neutres d'adultes de L. miodon.*

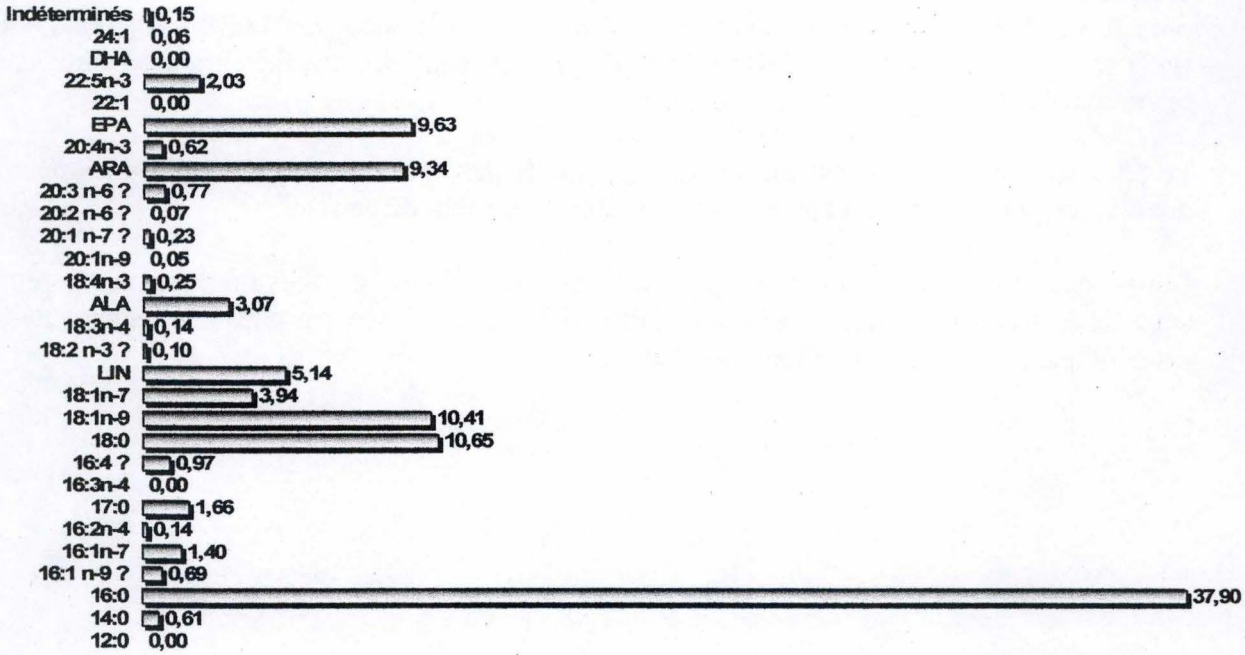


Fig. 55 : *Pourcentage des différents acides gras présents dans les phospholipides d'adultes de L. miodon.*

4.4. Les poissons adultes de *Limnothrissa miodon*

Autant pour les phospholipides que pour les lipides neutres, ceux-ci présentent une forte teneur en SAFA 16:0, 37 et 28 % respectivement. Des différences importantes entre les deux profils sont à mettre en évidence (Fig. 54 ; Fig. 55 ; chromatogramme 3, page 54). Tout d'abord, l'absence totale de DHA dans les phospholipides contrairement aux lipides neutres qui en contiennent 8,32 %. D'autre part, les quatre autres acides gras essentiels sont présents dans les deux classes lipidiques majeures (Tableau 11).

	LIN	ALA	ARA	EPA
Adultes *L. miodon* (PH)	5,14 ± 0,63 %	3,07 ± 0,48 %	9,34 ± 1,44 %	9,63 ± 0,046 %
Adultes *L. miodon* (LN)	6,26 ± 0,26 %	6,54 ± 1,07 %	1,68 ± 0,01 %	3,83 ± 0,41 %

Tableau 11 : *Moyennes (% par rapport aux lipides totaux) et écarts-type de 4 acides gras essentiels présents dans les phospholipides et les lipides neutres des adultes de Limnothrissa miodon du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

Les dominants chez les phospholipides sont l'EPA et l'ARA dans des quantités quasiment similaires. Les lipides neutres, quant à eux, contiennent le LIN et l'ALA en quantités plus élevées et également en proportions équivalentes par rapport au total. Comme pour les autres organismes planctoniques et les alevins, le 18:0 et le 18:1 (n-9) représentent à eux deux 20 %, par rapport aux lipides totaux, autant dans les phospholipides que dans les lipides neutres.

Comme mentionné dans l'introduction, les poissons et d'autres mammifères sont dépourvus de certaines désaturases, ils doivent donc puiser certains acides gras tels que le 18:3 (n-3) directement dans leur nourriture. A partir de cela, ils synthétisent eux-mêmes les autres acides gras essentiels comme le DHA ou l'ARA via des voies de biosynthèses et des désaturases qui leur sont propres.

Les adultes, comme les alevins, ont besoin de DHA et d'EPA pour leur développement et leur survie, ces acides gras essentiels sont directement puisés au sein de leur nourriture.
L. miodon se nourrit essentiellement de copépodes cyclopoïdes qui sont riches en DHA contrairement aux cladocères qui ont des taux significativement plus bas en DHA (Ballantyne, 2003). Pourquoi, dès lors, cette sardine préfère t-elle les cladocères, telles que *Ceriodaphnia cornuta*, lorsqu'ils sont présents ? Simplement, parce que *L. miodon* est un prédateur visuel et que les cladocères nagent, en général, moins vite. De plus, leurs femelles ovigères sont plus visibles.

Si l'on compare les teneurs en acides gras du zooplancton récoltés dans les traits de filets et celles des poissons, on peut constater que les Isambaza ne semblent pas limités par le contenu en DHA de leur nourriture : le zooplancton qui constitue leur régime contient en moyenne 11,81 ± 4,11 % de ce PUFA.

Kainz (2004) a étudié 6 lacs oligotrophes côtiers dans l'hémisphère Nord. Des moyennes du contenu en acides gras du mésozooplancton ont été calculées et donne des résultats presque similaires à ce que nous trouvons dans nos échantillons. C'est dans cette classe, de 200 à 500 µm, que Kainz a montré de meilleurs taux de rétention des AG, surtout des EFA. Il a été démontré dans cette étude que le l'efficience de transfert du DHA la plus élevée vers le poisson était fournie par le mésozooplancton.

Voici un tableau (tableau 12) reprenant les moyennes de la composition en EFA et PUFA obtenues par Kainz et celles calculées pour le mésozooplancton du lac Kivu :

	PUFA	EFA
Mésozooplancton (Kainz)	29,70%	21,60%
Mésozooplancton (Kivu)	27,28%	20,12%

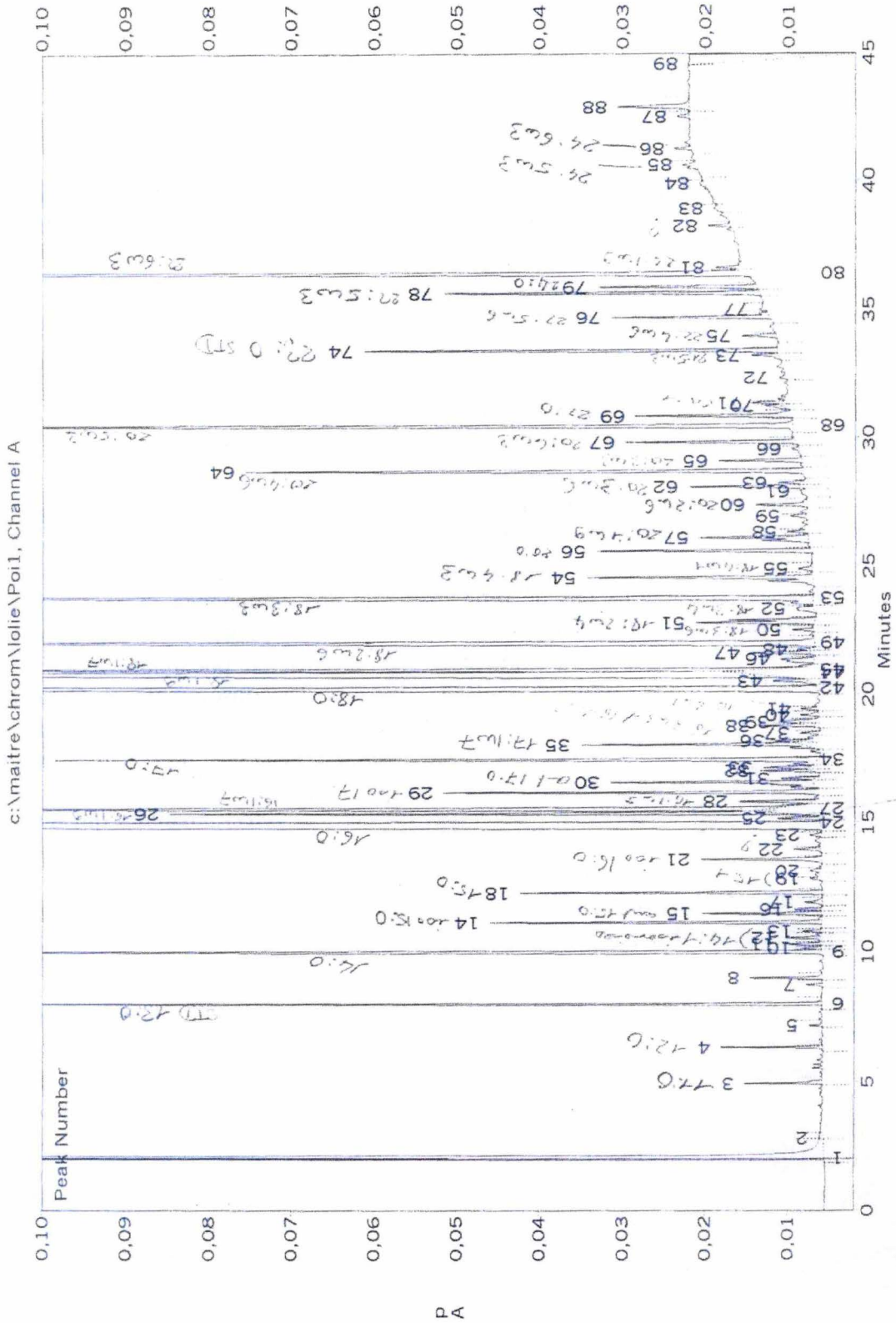
Tableau 12 : *Comparaison des PUFA et EFA contenus dans le mésozooplancton des lacs étudiés par Kainz en 2004 et ceux contenus dans le mésozooplancton du lac Kivu (moyennes des 3 traits de filets).*

Par ailleurs, nous pouvons signaler que les contenus en EPA dans les organismes zooplanctoniques sont plus faibles que chez *L. miodon*. Etant donné que cet acide gras est plus indispensable pour former des cellules membranaires, comme précurseurs d'importants métabolites et comme source d'énergie, cette haute efficience d'assimilation n'est donc pas surprenante. De plus, comme beaucoup d'acides gras polyinsaturés ne sont pas synthétisables de façon endogène, on pouvait s'attendre à sa grande assimilation.

Au vu de nos résultats, le contenu en AG du zooplancton semble suffisant au bon développement de *Limnothrissa miodon*. Les acides gras essentiels sont transférés d'un niveau trophique à l'autre et chacun se distinguent dans chaque groupe dans des proportions non négligeables. N'oublions pas de repréciser que nos campagnes se sont effectuées, en saison des pluies, période où les conditions sont moins favorables à un bon développement planctonique. De plus, le lac Kivu présente une carence en phosphore assez sévère qui pourrait être potentiellement limitante pour la croissance des consommateurs. Cette limitation par le phosphore se note au niveau des acides gras par une forte présence des SAFA. En effet, la teneur en SAFA (12:0, 14:0, 16:0, 18:0, 22:1 et 24:1) dans chaque échantillon représente souvent de 40 à 50 % du total des lipides. Cela a pour conséquence de diminuer la quantité de PUFA au niveau du phytoplancton et donc au niveau des consommateurs qui n'ont pas les enzymes adéquates à leur synthèse.

4.5. Est-ce que *Limnothrissa miodon* est une nourriture de bonne qualité pour la population humaine ?

La composition en acides gras des lipides dans l'alimentation de l'homme contemporain varie considérablement. La corrélation entre les troubles cardiovasculaires et une alimentation riche en acides gras saturés est bien établie. On en infère qu'une alimentation contenant une plus grande proportion d'acides gras insaturés (surtout les PUFA) pourrait réduire le risque d'infarctus ou de congestion cérébrale. Ces acides gras sont surtout abondants dans les huiles d'origine végétale telle que l'huile de maïs, riche en acide linoléique.
Néanmoins, certains produits artificiels comme la margarine, même constitués à partir de ces huiles, contiennent moins d'acides gras insaturés que les produits naturels comme le beurre du lait de vache. Sa fabrication requiert en effet une hydrogénation partielle des acides gras insaturés, ce qui diminue leur concentration, mais surtout peut conduire à la formation d'acides gras insaturés à simple ou doubles liaisons *trans*. Quelques uns de ces acides gras proviennent du beurre ou de la viande bovine, mais l'essentiel provient des huiles végétales, ou de poisson, partiellement hydrogénées. Cela a lieu dans les pays économiquement développés et il semble à présent acquis que ces acides gras *trans* ont des effets néfastes sur la santé puisqu'ils auraient des effets analogues aux acides gras saturés. En conclusion, une alimentation saine doit à la fois, être pauvre en acides gras saturés et en acides gras *trans*.



Chromatogramme 3 : *Profil chromatographique d'un échantillon de L. miodon adulte (30 mars 2006) obtenu par analyse en chromatographie en phase gazeuse (GC) En abscisse, temps de rétention (min) et en ordonnée, signal (mVolt) des différents acides gras.*

Les sardines du Kivu, lorsqu'on fait la moyenne des acides gras présents dans les phospholipides et dans les lipides neutres, montrent une richesse en PUFA essentiels puisqu'il représente plus d'un quart des lipides totaux (Tableau 13) :

PUFA essentiels	Pourcentage
ALA	4,80 %
DHA	4,16 %
LIN	5,70 %
ARA	5,51 %
EPA	6,73 %
TOTAL	**26,90 %**

Tableau 13 : *Moyennes (% par rapport aux lipides totaux) des acides gras essentiels des phospholipides et lipides neutres présents chez les adultes de Limnothrissa miodon du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

Les autres PUFA sont, en moyenne, peu représentés mais leur total additionné à celui des PUFA essentiels est de 30,79 % (Tableau 14).

PUFA	Pourcentage
16:2 (n-4)	0,17 %
18:2 (n-3)	0,21 %
18:3 (n-4)	0,07 %
18:4 (n-3)	0,55 %
20:2 (n-6)	0,06 %
20:3 (n-6)	0,56 %
20:4 (n-3)	0,64 %
22:5 (n-3)	1,64 %
TOTAL	**3,89 %**

Tableau 14 : *Moyennes (% par rapport aux lipides totaux) des autres acides gras polyinsaturés des phospholipides et lipides neutres présents chez les adultes de Limnothrissa miodon du 7 février au 24 avril 2006 dans le bassin Sud du lac Kivu (Ishungu).*

On peut donc en conclure que les lipides des adultes de *L. miodon* contiennent un tiers d'acides gras polyinsaturés.

Ce contenu en PUFA peut être comparé à un poisson tel que le saumon, poisson connu comme étant gras. La littérature nous renseigne du contenu en acides gras polyinsaturés par rapport aux lipides totaux, pour l'huile du saumon est de 19,8 %. Ses tissus, quant à eux, possèdent presque 50 % de PUFA (Jayasinghe et *al.*, 2003).

CONCLUSION

ET PERSPECTIVES

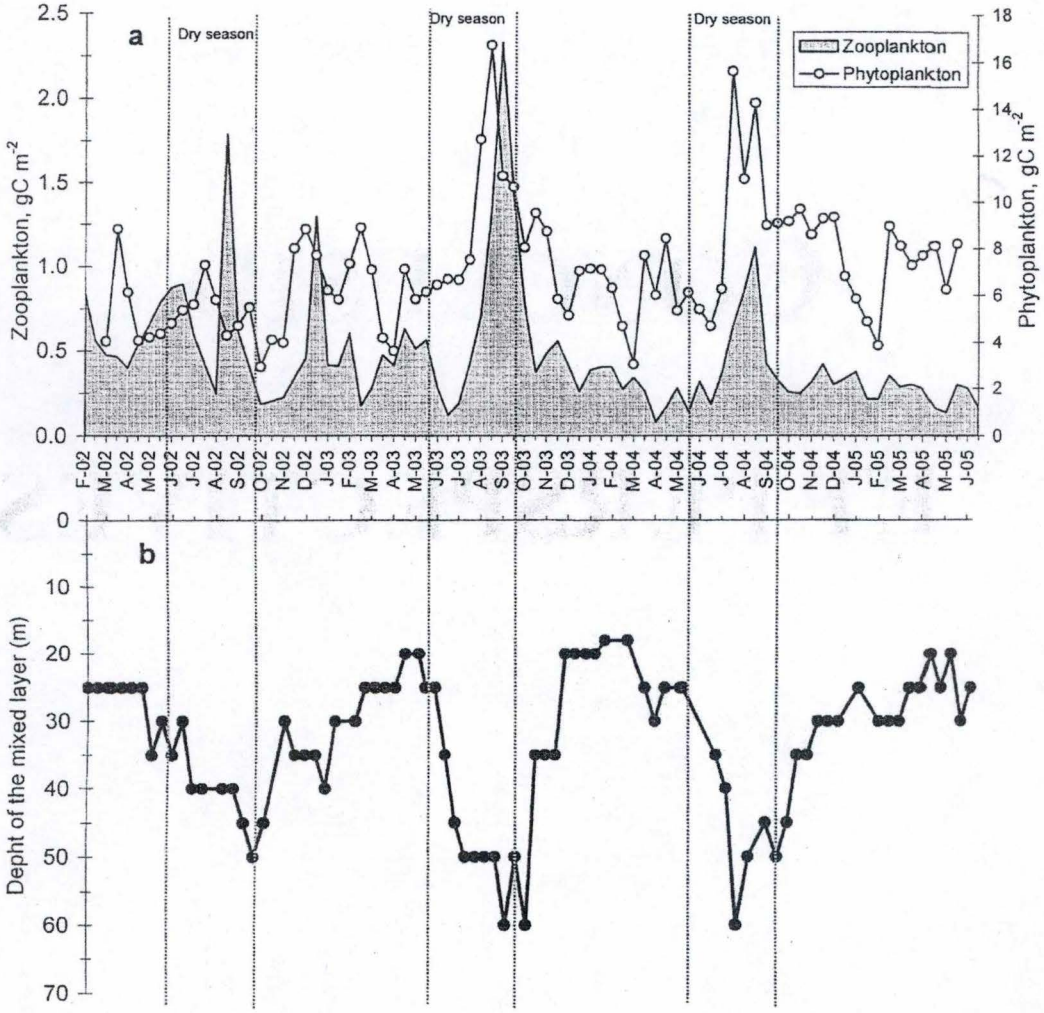


Fig. 56 : *Biomasse totale du phytoplancton et du zooplancton ($gC.m^{-2}$) dans la colonne d'eau et dans le mixolimnion de février 2002 à juin 2005 dans le lac Kivu.*

1. Conclusion

1.1. Analyses générales

L'observation des résultats de notre étude au lac Kivu de février à avril 2006 permet de dégager quelques caractéristiques générales.

En saison des pluies, la température de l'eau de surface est plus élevée qu'en saison sèche suite à la diminution du vent, ce qui entraîne une stratification de la colonne d'eau. La profondeur de la zone de mélange se situe à environ 30 m tandis que la pénétration de la lumière dans l'eau est de l'ordre de 15 m. Le rapport entre la profondeur de la zone de mélange et la profondeur de la zone euphotique (Zm : Zeu) est généralement proche de deux (1,9).

A cette époque de l'année, la biomasse totale moyenne au niveau de la zone mélange (0-20m) est de 2,8 $\mu gChla.l^{-1}$ avec un pic entre 0 et 10 m. C'est à cette profondeur qu'elle est la plus importante étant donné qu'elle dépend du phytoplancton et que nos mesures ont toutes été prises entre 10 et 14 heures, moment où le phytoplancton se retrouve dans cette zone.

Durant cette saison, on peut également remarquer l'impact sur la composition du phytoplancton des modifications des conditions lumineuses dans la colonne d'eau. En effet, l'assemblage dominant en saison des pluies est constitué par des cyanobactéries T2, typiquement photophiles. L'augmentation d'abondance des diatomées, algues de type sciaphile, pendant la saison sèche est à mettre en rapport avec l'augmentation de la profondeur de la zone de mélange, qui se situe à cette époque entre 40 et 60 m et qui permet une remontée des nutriments vers les couches de surface.
En ce qui concerne le zooplancton, il est également plus abondant en saison sèche. La biomasse phytoplanctonique s'accroît et atteint un pic en saison sèche, en août-septembre juste après le pic de phytoplancton (2 à 4 semaines) qui est 10 fois plus élevé, malgré la présence d'autres pics en mai et en décembre (Fig. 56).

La stoechiométrie du seston a été approchée par les rapports C:N et C:P. Ces rapports ont permis de mettre en évidence une limitation sévère en phosphore et modérée en azote.

1.2. Analyse des acides gras

Au terme de ce travail, nous pouvons confimer que la prise en compte de la dynamique des composés essentiels dans les milieux aquatiques est un sujet pertinent qui peut contribuer à la compréhension du fonctionnement du réseau trophique du lac Kivu et à l'évaluation de sa productivité. On peut notamment s'attendre à ce que, comme dans tous les milieux oligotrophes, les mécanismes de production et d'accumulation de composés essentiels par la composante microbienne jouent un rôle significatif dans le fonctionnement global de l'écosystème.

Ce mémoire s'est focalisé sur une approche des relations trophiques qui s'établissent entre les divers compartiments planctoniques, en insistant plus précisément sur le rôle des microcrustacés puisque ces derniers occupent une position intermédiaire dans la chaîne

alimentaire phytoplancton – zooplancton – poissons. La compréhension des processus trophiques régulant le développement du zooplancton apparaît ainsi de première importance.

Notre étude menée en milieu naturel montre que lors de nos campagnes, une part importante de la biomasse phytoplanctonique dans les 10 premiers mètres du lac Kivu est constituée de microalgues difficilement ingérables par le zooplancton telles que de grandes diatomées des genres *Urosolenia* et *Fragilaria*. Compte tenu du caractère oligotrophe de ce lac, nous pouvons considérer que la quantité de phytoplancton, en terme de biomasse disponible pourrait limiter la croissance zooplanctonique surtout en saison des pluies.

La composition lipidique de la fraction consommable par le zooplancton montre des teneurs en DHA très élevées par rapport aux deux autres. La composition phytoplanctonique révèle que cette fraction est composée, en majorité, par les diatomées T2, ce qui porterait à croire que celles-ci contiennent également du DHA en quantité importante au même titre que les Cryptophycées. Cet AG pourrait, dès lors, servir de biomarqueur pour ces diatomées particulières du lac Kivu, en plus du 14:0, du 16:0 et du 16:1 (n-7). La fraction inférieure à 10 µm est composée principalement de cyanobactéries T2 d'après l'analyse pigmentaire. L'analyse lipidique a révélé également une plus grande teneur en 16:1 (n-9), AG biomarqueur des cyanobactéries, dans cette fraction. Les Cryptophycées sont également très abondantes dans cette fraction mais leurs AG biomarqueurs ne le confirment pas. En effet, comme il a été dit précédemment, ceux-ci ne leur sont pas spécifiques.

La composition en AG des communautés zooplanctoniques du lac Kivu est bien caractéristique d'une dominance par les copépodes, étant donné les fortes teneurs en DHA. Cette caractéristique se retrouve chez *L. miodon*, ce qui correspond bien au fait que ce poisson se nourrit essentiellement de copépodes. En effet, surtout chez les alevins, les teneurs en DHA sont plus élevées que celles en EPA.

Enfin, les AG du zooplancton indiquent que les cyanobactéries n'entrent pas, ou très peu, dans le régime alimentaire des copépodes. Or les cyanobactéries sont largement dominantes dans le phytoplancton du lac Kivu en saison des pluies et donc la biomasse réellement exploitée par les copépodes est bien inférieure à la biomasse totale. Il est donc probable que la production du zooplancton du lac Kivu soit principalement dépendante du développement des diatomées et des Cryptophycées, ce qui a d'ailleurs été démontré récemment (Isumbisho et *al.*, 2006)

Par ailleurs, notre étude suggère que les bactéries, via le broutage par les protozoaires bactérivores, contribuent au régime alimentaire du zooplancton et souligne ainsi l'importance fonctionnelle que revêt la boucle microbienne vis-à-vis de la production de cet écosystème.

2. Perspectives

L'étude réalisée ici s'est effectuée sur une trop courte durée que pour permettre une bonne compréhension du transfert des acides gras dans la chaîne trophique du lac Kivu. Une étude de plus longue durée pourra sans doute mettre en évidence des différences de teneurs en acides gras dans le plancton au cours des saisons. Des variations d'autre nature pourraient aussi être mises en évidence, comme la différence significative entre les mâles et les femelles d'une même espèce, ainsi que l'ont montré Jayasinghe et *al.* (2002), chez le saumon, *Lamna ditropis*. Des juvéniles pourraient également être pêchés afin de mettre en évidence une évolution des contenus en acides gras au cours de la croissance de *L. miodon*. On sait également que les graisses du poisson diminuent pendant les périodes de reproduction. Bien que, *L. miodon* se reproduise toute l'année, on a constaté deux pics dans la population de ce poisson, en avril et octobre. Dès lors, il serait intéressant et examiner en particulier de noter une différence dans la teneur en acides gras, requis pour la reproduction tels que l'ARA et l'EPA, à ces deux périodes de l'année.

En ce qui concerne l'analyse des AG dans les fractions planctoniques et le zooplancton, notamment pour les diatomées T2, qui contiendraient du DHA, il serait intéressant de trier les différentes espèces afin de pouvoir distinguer les classes de lipides et ainsi de mieux se rendre compte de leur transfert dans la chaîne trophique.

Un problème évident auquel il est possible de remédier facilement est la quantité d'eau filtrée. En effet, lors de l'analyse des acides gras, nous avons constaté que la quantité de matière sur les différents filtres n'était pas toujours suffisante. Nous avons filtré 72 l mais dans un lac oligotrophe comme le lac Kivu, il faudrait filtrer au moins 250 à 300 l d'eau (Desvilettes, *comm. pers.*). Ceci dit, la concentration de nos échantillons avant leur analyse en chromatographie en phase gazeuse nous a permis d'obtenir des résultats fiables et exploitables.

En ce qui concerne la méthode : les standards internes utilisés à Clermont-Ferrand étaient le 13:0 et le 23:0 (2 $mg.ml^{-1}$). A Namur, le standard était le 17:0 (1 $mg.ml^{-1}$). Au vu de nos résultats, nous constatons que les échantillons de Namur ont des profils d'acides gras qui contiennent du 13:0 (non pris en compte pour les moyennes) et ceux de Clermont-Ferrand, des teneurs en 17:0. Ces 2 AG sont donc présents naturellement dans le phytoplancton et le zooplancton du lac Kivu, il serait dès lors intéressant d'utiliser un autre standard interne pour tenir compte de tous les AG présents.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Ahlgren, G., Lundstedt, L., Brett, M. T. & Forsberg, C. Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. *Journal of Plankton Research*, **12**, 809-818 (1990).

Ahlgren, G., Gustafsson, I.-B. & Boberg M. Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae. *Journal of Phycology*, **28**, 37-50 (1992).

Ahlgren, G., Blomqvist, P., Boberg, M. & Gustafsson, I. B. Fatty-acid content of the dorsal muscle – an indicator of fet quality in fresh-water fish. *J. Fish Biol.*, **45**, 131-157 (1994).

Ahlgren, G., Goedkoop, W., Markensten, H., Sonesten, L. & Boberg M. Seasonal variations in food quality for pelagic and benthic invertebrates in Lake Erken – the role of fatty acids. *Freshwater Biology* **38**, 555-570 (1997).

Andersen, T. & Hessen, D. O. Carbon, nitrogen and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **36**, 807-814 (1991).

Austreng, E., Skrede, A. & Eldegard, A. Digestibility of fat and fatty acids in rainbow trout and mink. *Aquaculture*, Vol. **19**, Issue **1**, 93-95 (1980).

Awaïss, A., Kestemont, P. & Micha, J.C. Fatty acid profiles of two freshwater fish larvae (gudgeon and perch) reared with *Brachionus calyciflorus* Pallas (rotifer) and/or dry diet. *Aquaculture Research* **27**, 651-658 (1996).

Ballantyne, A. P., Brett, M. T. & Schindler, D. E. The importance of dietary phosphorus and highly unsaturated fatty acids for sockeye (*Oncorhynchus nerka*) growth in Lake Washington – a bioenergetics approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **60**, 12-22 (2003).

Beadle, L. C. The inland waters of tropical Africa – An introduction to tropical limnology. *Longman*, New York (1981).

Bec, A., Desvilettes, C., Véra, A., Fontvieille, D. & Bourdier, G. Nutritional value of different food sources for the benthic Daphnidae *Simocephalus vetulus* : role of fatty acids. *Arch. Hydrobiol.*, **156**, 145–163 (2003).

Bourdier, G. & Amblard, C. Evolution de la composition en acides gras d'un phytoplancton lacustre. *Internationale Revue der Gesanten für Hydrobiologie*, 72, 81-95 (1987).

Bourdier, G. & Amblard, C. Lipids in Acanthodiaptomus denticornis during starvation and fed on three different algae. *Journal of Plankton Research*, **6**, 1201-1212 (1989).

Brett, M. T. & Müller-Navarra, D. C. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. *Freshwater Biology* **38**, 483-499 (1997).

Christie, W. W. Lipid analysis, 2nd edition. Oxford : *Pergamon Press* (1982).

Christie, W. W. Gas Chromatography and Lipids : a Practical Guide. *The oily Press*, Ayr, Scotland (1989).

Collart, A. L'introduction du *Stolothrissa tanganicae* (Ndagala) au lac Kivu. Bull. Agric. Congo Belge, **51**, 975-985 (1960).

Cook, H.W. Fatty acid desaturation and chain elongation in eucaryotes. *In*: D.E. Vance and J.E Vance, *eds*. Biochemistry of lipids and membranes. *Elsevier Science*, Amsterdam, The Netherlands, pp. 141 - 169. (1991).

Damas, H. Recherches hydrobiologiques dans les lacs Kivu, Edouard et Albert, Expl. Parc Natn. Albert. *Mission Damas* 1935-1936, **I**, 128 pp. (1937).

Degens, E. T., von Herzen, R. P., Wong, H-K., Deuser, W. G & Jannasch, H. W. Lake Kivu: Structure, Chemistry and Biology of an East African Rift Lake. *Geol. Rundsch.* **62**, 245-277 (1973).

de Iongh, H. H., Spliethoff, P. C. & Frank, V. G. Feeding habits of the clupeid *Limnothrissa miodon* (Boulenger), in Lake Kivu. *Hydrobiologia* **102**, 113-122 (1983).

Descy, J.-P. & Fourniret, Y. Quelques données récentes sur la production planctonique du lac Kivu (Rwanda). *Unité d'Ecologie des Eaux Douces*, FUNDP, 147-149 (1991).

Desvilettes, C., Bourdier, G., Breton J. C. & Combrouze, P. Fatty acids as organic markers for the study of trophic relationships in littoral cladoceran communities of a pond. *Journal of Plankton Research*, **16**, 643-659 (1994).

Desvilettes, Ch., Bourdier, G., Amblard, Ch. & Barth, B. Use of fatty acids for the assessment of zooplancton grazing on bacteria, protozoans and microalgae. *Freshwater Biology* **38**, 629-637 (1997).

Dumont, H. J. The Tanganyika Sardine in Lake Kivu: Another Ecodisaster for Africa ? *Environmental Conservation*, Vol. **13**, No **2** (1986).

Falk-Petersen, S., Sargent J. R. & Tande, K. Lipid composition of zooplancton in relation to the sub-Arctic food web. *Polar Biology*, **8**, 115-120 (1987).

Folch, J. M., Lees, M. & Sloane G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipid from animal tissues. *Journal of Biolog and Chemistry*, **226**, 497-509 (1957).

Gurr, M. I. & Harwood, J. L. Lipid Biochemistry An Introduction, 4th edition, 406 pp. Chapman and Hall, London (1991).

Haberyan, K. A. & Hecky, R. E. The late pleistocene and holocene stratigraphy and paleolimnology of lakes Kivu and Tanganyika. *Paleogeography, paleoclimatology, paleoecology* **61**, 169-197 (1987).

Hagen, S. R., Augustin, J., Grings, E. & Tassinari, P. Precolumn phenylisothiocyanate derivatization and liquid chromatography of free amino acids in biological samples. *Food Chemistry*, Vol. **46**, Issue **3**, 319-323 (1993).

Hakanson, J. L. The long and short term feeding condition in field-caught *Calanus pacificus*, as determined from the lipid content. *Limnol. Oceanogr.*, **29**, 794-804 (1984).

Hecky, R. E. & Kling, H. J. Phytoplankton ecology of the great lakes in the rift valleys of Central Africa – Arch. Hydrobiol. Beih. *Limnol.*, **25**, 197-228 (1987).

Irvine, K. The zooplankton : general sampling methods and estimation of biomass and development rates. *In* A. Menz (ed.), *The Fishery Potential and Productivity of the Pelagic Zone of Lake Malawi/Niassa*. Natural Resources Institute, Chatham, Kent, U. K. (1995).

Isumbisho, M., Kaningini, M., Descy, J.-P. & Baras, E. Seasonal and diel variations in diet of the young stages of the fish *Limnothrissa miodon* in Lake Kivu, Eastern Africa. *Journal of Tropical Ecology* **20**, 73-83 (2004).

Ishumbisho, M., Sarmento, H., Kaningini, B., Micha, J.-C. & Descy, J.-P. Zooplancton of Lake Kivu (East Africa): half a century after the Tanganyika sardine introduction. *Freshwater ecology* (In Isumbisho, Ecologie du zooplancton du Lac Kivu (Afrique de l'Est, Thèse de doctorat, FUNDP, Namur, 2006).

Iverson, S. J. Milk secretion in marine mammals in relation to foraging: can fatty acids predict diet? *Symposium of the Zoological Society of London,* **66**, 263-291 (1993).

Iverson, S. J., Field, C., Bowen, W. D. & Blanchard W. Quantitative fatty acid analysis: a new method of estimating predator diets. *Ecological monographs*, **74**(2), pp. 211-235 (2004).

Jayasinghe, C., Gotoh, N. & Wada, S. Variation in lipid classes and fatty acid composition of salmon shark (*Lamna ditropis*) liver with season and gender. *Elsevier Science*, Vol. **134**, Issue **2**, 287-295 (2003).

Kainz, M., Arts, T. M. & Mazumder, A. Essential fatty acids in the planktonic food web and their ecological role for higher trophic levels. *Limnol. Oceanogr.* **49(5)**, 1784-1793 (2004).

Kalala, K. & Lumbu, M. Le Gaz naturel du lac Kivu et la stratégie de coproduction entre le Burundi, le Rwanda et le Zaïre. *Antennes V*, Vol. **2**, 217-229 (1977).

Kaningini, M. Etude de la croissance, de la reproduction et de l'exploitation de *Limnothrissa miodon* au lac Kivu, bassin de Bukavu (Zaïre). Thèse de doctorat en sciences, P.U.N., UNECED, Namur, 211 p. (1995).

Kaningini, M. & Isumbisho, M. Impact de la saison sur le moment d'alimentation et le régime alimentaire des larves de Limnothrissa miodon (Blgr, 1906) dans la partie extrême sud du lac Kivu (Bassin de Bukavu). UERHA, ISP-Bukavu, 8 p. (2003).

Kenyon, C. N. & Stanier, R. Y. Fatty acid composition of unicellular strains of blue-green algae. *Journal of Bacteriology*, **109**, 827-834 (1972).

Kilham, S. S. & Kilham, P. Endless summer : internal loading processes dominate nutrient cycling in tropical lakes. *Freshwater Biology* **23**, 379-389 (1990).

Kirk, T. O. J. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge : *Cambridge Univ. Press*, 401 p. (1983).

Laureillard, J., Méjanelle, L. & Saliot A. M. Les acides gras utilisés comme biomarqueurs : acides totaux et classes de lipides. *Océanis*, **16**, 383-389 (1990).

Lee, R. F., Hirota, J. & Barnett, A. M. Distribution and importance of wax esters in marine copepods and other zooplankton. *Deep-Sea Research*, **18**, 1147-1165 (1971).

Léveillé J.-C. Flux de matière en milieu pélagique lacustre : utilisation des acides gras comme marqueurs organiques naturels du transfert dans la chaîne trophique phytoplancton – zooplancton – alevins d'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*). Thèse de doctorat en sciences, Laboratoire de Biologie Comparée des Protistes UPRES A CNRS 6023, Université Blaise Pascal, Aubière (1997).

Lewis, W. M., Jr. Tropical lakes: how latitude makes a difference. *Perspectives in Tropical Limnology*, pp. 43-64 (1996).

Lorenzen, C. J. Determination of chlorophyll and phaeopigments : spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 343-346 (1967).

Marshall, B.E. Seasonal and annual variations in the abundance of the clupeid *Limnothrissa miodon* in Lake Kivu. *Journal of Fish Biology* **39**, 641-648 (1991).

Morris, R. J. Comparison of the composition of oceanic copepods from different depths. *Biochemistry and Molecular Biology*, Vol. **40**, Issue **1**, 275-281 (1971).

Newman, F. C. Temperature steps in Lake Kivu : A bottom heated saline lake. *Journal of Physical Oceanography* **6**, 157-163 (1976).

Park, S., Brett, M. T., Müller-Navarra, D. C. & Goldman C. R. Essential fatty acid content and the phosphorus to carbon ratio in cultured algae as indicators of food quality for *Daphnia*. *Freshwater Biology* **47**, 1377-1390 (2002).

Persson, J. & Vrede, T. Polyunsatured fatty acids in zooplankton: variation due to taxonomy and trophic position. *Freshwater Biology* **51**, 887-900 (2006).

Rogie, A. & Skinner, E. R. The roles of the intestine and liver in the biosynthesis of plasma lipoproteins in the rainbow trout, *Salmo gairdnerii* Richardson. *Biochemistry and Molecular Biology*, Vol. **81**, Issue **2**, 285-289 (1985).

Sargent, J. R., Gatten, R. R. & McIntosh, R. Wax esters in the marine environment – their occurrence, formation, transformation and ultimate fates. *Marine Chemistry*, Vol. **5**, Issues **4-6**, 573-584 (1977).

Sargent, J. R. & Falk-Petersen, S. Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway : lipids and fatty acids in *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa raschii* and *T. inermis* during midwinter. *Mar. Biol.*, **62**, 131–137 (1981).

Sargent J. R. & Whitle K. J. Lipids and hydrocarbons in the marine food web. *Analysis of Marine Ecosystems* (ed. Longhurst). Academic Press, London (1981).

Sargent, J. R. & Henderson, R. J. Lipids. In : Corner EDS, O'Hara SCM (eds) The biological chemistry of marine copepods. *Clarendon Press*, Oxford, p. 59-164 (1986).

Sargent, J. R. & Falk-Petersen, J. The lipid biochemistry of calanoid copepods. *Hydrobiol.* **167/168**, 101-114 (1988).

Sargent, J.R., Parkes, R.J., Muler-Harvey, I. & Henderson, R. J. Lipid biomarkers in marine ecology. *In* M. A. Sleigh, *ed.* Microbes in the sea. Ellis Horwood, Chichester, UK, p. 119-138 (1988).

Sargent, D. F., Bean, J. W. & Schwyzer, R. Reversible binding of substance P to artificial lipid membranes studied by capacitance minimization techniques. *Biophysical Chemistry*, Vol. **34**, Issue **2**, 103-114 (1989).

Sargent, J. R., Bell, J. G., Bell, M. V., Henderson, R. J. & Tocher, D. R. Requirement criteria for essential fatty acids. *Journal of Applied Ichthyology*, **11**, 183-198 (1995).

Sargent, J., McEvoy, L., Estevez, A., Bell, G., Bell, M., Henderson, J. & Tocher, D. Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions. *Aquaculture* **179**, 217-229 (1999).

Sarmento, H., Isumbisho, M. & Descy, J. P. Phytoplancton ecology of Lake Kivu (Eastern Africa). *Journal of Plankton Research,* **28** (3), 815-829 (2006a).

Sarmento, H., Leitao, M., Stoyneva, M., Compère, P., Couté, A., & Descy, J.-P. Diversity of pelagic algae of Lake Kivu (East Africa). *Cryptogamie-Algologie* (2006b, sous presse).

Sarmento, H. Darchambeau, F., Isumbisho, M., Viroux, L., Leporcq, B. & Descy, J.-P. Role of primary production and phytoplancton dynamics in the increasing methane concentrations in the deep waters of Lake Kivu (Eastern Africa) (In Sarmento, Phytoplankton ecology of Lake Kivu, Thèse de doctorat, FUNDP, Namur).

Schmid, M., Halbwachs, M., Wehrli, B. & Wüest, A. Weak mixing in Lake Kivu : New insights indicate increasing risk of uncontrolled gas eruption. *American Geophysical Union*, Vol. **6**, No **7**, 11 p. (2005).

Snoeks, J., De Vos, L. & van den Audenaerde, D. T. The ichthyogeography of Lake Kivu. *South African Journal of Science*, Vol. **93** (1997).

Spigel, R. H. & Coulter, G. W. Comparison of hydrology and physical limnology of the East African great lakes: Tanganyika, Malawi, Victoria, Kivu and Turkana (with references to some North American great lakes). *The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African lakes. Gordon and Breach Publishers*, pp. 103-139 (1996).

Spliethoff, P. C., de Iongh, H. H. & Frank, V. G. Success of the Introduction of the Fresh Water Clupeid *Limnothrissa miodon* (Boulenger) in Lake Kivu. *Fish. Mgmt* **14**, No **1** (1983).

Stenuite, S. Etude du phytoplancton du lac Tanganyika : production particulaire et dissoute. Mémoire de fin d'étude, 61 p. (2003).

Talling, J. F. & Talling, I. B. The Chemical Composition of African Lake Waters. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **50**, 421-463 (1965a).

Tietze, K, Geyh, M., Müller, H., Schröder, L., Stahl, W. & Wehner, H. The genesis of the Methane in Lake Kivu (Central Africa). *Geol. Rundschau*, Vol. **69**, Issue **2**, 452-472 (1980).

Tocher, D. R., Sargent, J. R. Analyses of lipids and fatty acids in ripe roes of some northwest European marine fish. *Lipids*, **19**, 492-499 (1984).

Van Den Audenaerde, T. D. F. E., Coenen, E., Robben, J., Vervoort, D. Fisheries research on lake Kivu. *Royal Africa Museum, Vertebrata Dept.* (1982).

Van Well. Summary of Lake Tanganyika near Kigoma (1974-1975). FAO, Rome, Italy (1975).

Verbeke, J. Exploration Hydrobiologique des Lacs Kivu, Edouard et Albert. « Recherches écologiques sur la faune des grands lacs de l'Est du Congo belge ». Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Vol. **3**, fasc. **1**, 177p. (1957).

Volkman, J. K., Jeffrey, S. W., Nichols, P. D., Rogers, G. I. & Garland, C. D. Fatty acid and lipid composition of 10 species of microalgae used in mariculture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **128**, 219-240 (1989).

Weers, P. M. M. & Siewertsen, K. Is the fatty acid composition of *Daphnia galeata* determined by the fatty acid composition of the ingested diet ? *Freshwater Biology* **38**, 731-738 (1997).

ABRÉVIATIONS

Abréviations

ACP	Acyl Carrier Protein
AG	Acide Gras
AGPI	Acides Gras PolyInsaturés
ALA	α-Linolenic Acid
ARA	ARachidonic Acid
BHT	2,6-di-*t*-Butyl-*p*-crésol
COP	Carbone Organique Particulaire
DHA	DocosaHexaenoic Acid
EMAG	Esters Méthyliques d'Acides Gras
EPA	EicosaPentaenoic Acid
EFA	Essential Fatty Acid
FA	Fatty Acid
GC	Gas Chromatography
HPLC	High Performance Liquid Chromatography
HUFA	Highly Unsaturated Fatty Acid
LIN	LINoleic acid
NOP	Azote Organique Particulaire
MUFA	MonoUnsaturated Fatty Acid
POP	Phosphore Organique Particulaire
PUFA	PolyUnsaturated Fatty Acid
SAFA	Saturated Fatty Acid
UFA	Unsaturated Fatty Acid