

2m11. 2776. 6

Université de Montréal

**LA BALANCE PRODUCTION-RESPIRATION DES GRANDES RIVIÈRES**

par Anne-Marie Blais  
Département des Sciences biologiques  
Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures  
en vue de l'obtention du grade de  
Maître ès sciences (M. Sc.) en sciences biologiques

janvier 2000

© Blais, 2000



QH  
302  
U54  
2000  
V.002

Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

**LA BALANCE PRODUCTION-RESPIRATION DES GRANDES RIVIÈRES**

présenté par :

Anne-Marie Blais

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Président-rapporteur : Mme. Bernadette Pinel-Alloul

Directeur de recherche : M. Richard Carignan

Co-directrice de recherche : Mme. Christiane Hudon

Membre : Mme. Dolors Planas

Mémoire accepté le : 1er mai 2000 .....

## SOMMAIRE

La balance entre la production (P) et la respiration (R) a été étudiée dans le Paraná (Argentine) en aval de sa confluence avec le Paraguay, ainsi que dans le Saint-Laurent (Québec, Canada) en aval de sa confluence avec l'Outaouais, dans le but de vérifier l'hypothèse de l'hétérotrophie ( $P < R$ ) des grandes rivières. Cette hypothèse a été proposée en 1980 par Vanotte *et al.* avec le modèle du « river continuum concept » ou RCC. Elle a rarement été vérifiée sur le terrain depuis. Cependant, comme la production dans les grandes rivières tend à être faible et même négligeable, cette hypothèse a obtenu récemment l'appui d'études démontrant que les milieux peu productifs étaient hétérotrophes. L'hypothèse de l'hétérotrophie des grandes rivières a des implications profondes pour notre compréhension du réseau trophique et du cycle du carbone dans ces systèmes. Ainsi, les organismes des milieux hétérotrophes dépendent, au moins en partie, des sources externes de carbone organique, et les milieux hétérotrophes sont, à l'inverse des milieux autotrophes ( $P > R$ ), des sources de  $\text{CO}_2$  pour l'atmosphère et des puits d' $\text{O}_2$ .

Le Paraná a une turbidité élevée ( $\varepsilon = 2,67 \text{ m}^{-1}$ ), mais loin de surpasser celle du Paraguay ( $\varepsilon > 18,40 \text{ m}^{-1}$ ) qui reçoit les eaux chargées en sédiments du Bermejo à 100 km en amont de sa confluence avec le Paraná. À cause de cette grande turbidité, la production primaire dans le Paraná et le Paraguay est surtout d'origine planctonique. En amont du site d'étude, la plaine inondable du Paraná est peu développée et le Paraguay draine un vaste marécage, le Pantanal (140 000  $\text{km}^2$ ), en plus d'être bordé d'une plaine inondable. Dans le Saint-Laurent ( $\varepsilon = 0,59 \text{ m}^{-1}$ ) et l'Outaouais ( $\varepsilon = 1,54 \text{ m}^{-1}$ ), plutôt transparents, les macrophytes et les épiphytes sont, en plus du phytoplancton, des producteurs primaires potentiellement importants. Le Saint-Laurent prend sa source dans les Grands Lacs laurentiens, à quelques 250 km en amont de notre site d'étude. L'Outaouais est caractérisé par des eaux brunes riches en carbone organique dissous (COD).

La balance P-R a été évaluée en période d'eaux hautes et d'eaux basses dans le Paraná et durant la période libre de glace dans le Saint-Laurent. Deux approches indépendantes ont été utilisées pour évaluer la balance P-R, d'une part, la mesure de la

production algale brute (P) et de la respiration de la communauté (R) par la méthode de l'O<sub>2</sub> (Carignan *et al.* 1998), d'autre part, l'estimation des échanges gazeux (flux) d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> entre l'air et l'eau (Richey *et al.* 1988 ; Marino et Howarth 1993).

Nos mesures de P, de R et de flux d'O<sub>2</sub> dans les eaux provenant du Haut Paraná (stations 1 à 3) ont indiqué que la balance P-R de ce système avait été influencée par le rapport  $z_{eu}/z_m$  de la profondeur de la zone euphotique ( $z_{eu}$ , 0,01l<sub>0</sub>) sur la profondeur de la zone de mélange, laquelle équivaut, dans ce cas-ci, à la profondeur moyenne ( $z_m$ ). Ainsi, le Haut Paraná a été autotrophe ( $P = 730 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  et  $R = 402 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) et sursaturé en O<sub>2</sub> (104,3%) à des  $z_{eu}/z_m$  élevés (basses eaux) et hétérotrophe ( $P = 115 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ,  $R = 547 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) et sous-saturé en O<sub>2</sub> (87,7%) à des  $z_{eu}/z_m$  faibles (hautes eaux). Le rapport P/R du Haut Paraná a été de 0,76 en moyenne ( $P = 403 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  et  $R = 530 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) et l'O<sub>2</sub> a été près du niveau de saturation (96,1%). Comme le niveau moyen du Paraná pendant l'étude a été supérieur de plus d'un mètre au niveau annuel moyen (1980-1996), et que le rapport P/R dépend du rapport  $z_{eu}/z_m$  ( $r^2 = 0,77$ ,  $p < 0,05$ ) lequel est directement contrôlé par le niveau de l'eau, il est possible qu'au cours d'une année de niveau d'eau moyen, la balance P-R du Haut Paraná tende à se rapprocher davantage de l'autotrophie. Cependant, il nous est impossible de vérifier cette hypothèse, car nous n'avons pas obtenu de relations significatives entre le niveau d'eau et le rapport P/R, P, R, ou encore le coefficient d'extinction lumineuse. Dans l'ensemble, nos résultats pour le Haut Paraná suggèrent que la production algale locale a joué un rôle important dans l'apport d'énergie à la communauté de ce système.

À l'une des stations établies dans le Paraná (station 6) et influencée surtout par les eaux du Paraguay (~70%), la production a été de  $53 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en moyenne et la respiration de  $111 \text{ mgC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$  (soit une respiration de  $855 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  à une  $z_m$  équivalente à celle du Haut Paraná). Malgré l'absence d'une estimation valable de la profondeur moyenne du Paraguay qui nous aurait permis de comparer directement P et R, les valeurs obtenues suggèrent que ce système est largement hétérotrophe. Une telle conclusion est supportée par l'observation d'une sous-saturation continue en O<sub>2</sub> (80,4%) à la station 6. La dépendance étroite du Paraguay envers les sources externes de carbone organique n'est pas surprenante considérant son extrême turbidité ( $\epsilon > 18,40 \text{ m}^{-1}$ ) et le fait qu'il est en contact direct avec des

sources majeures de carbone organique exogène (plaine inondable et le Pantanal).

En amont du site d'étude, la plaine inondable du Paraná s'étend surtout sur la rive droite du fleuve, le long de laquelle s'écoulent les eaux provenant du Paraguay. L'augmentation marquée de la respiration à la station 6 lors du retrait des eaux de la plaine inondée (phase des eaux descendantes) suggère que le Paraná, au site d'étude, reçoit un apport significatif de carbone organique de la plaine inondable. Enfin, dans le Paraná, des sources de CO<sub>2</sub> non reliées à la respiration locale pourraient expliquer la perte continue de CO<sub>2</sub> par cette rivière.

Dans le Saint-Laurent, P (311 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) a excédé R (229 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) en moyenne et R a varié directement en fonction de P ( $r^2 = 0,71$ ,  $p = 0,02$ ), impliquant que la production algale est une source importante d'énergie pour le plancton dans ce système. Comme dans le Paraná, le rapport P/R a été relié significativement au rapport  $z_{eu}/z_m$  dans le Saint-Laurent ( $r^2 = 0,72$ ,  $p < 0,05$ ). Les flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> (ces derniers mesurés par la méthode de la « chambre flottante », Marino et Howarth (1993)) ont révélé que la balance P-R du Saint-Laurent avait été plus autotrophe (positive) en aval de zones peu profondes colonisées par des macrophytes et épiphytes (stations 1, 4 et 5) que dans la voie maritime (station 2). Ce résultat suggère que les macrophytes et épiphytes contribueraient davantage que le phytoplancton à l'apport d'énergie à la communauté de ce système. À la station établie dans les eaux provenant de l'Outaouais (station 6), le rapport P/R a été près de l'unité en moyenne (P = 150 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>, R = 169 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>), bien que P ait excédé R de façon considérable en août (P = 259 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> et R = 102 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>). Aussi, la masse d'eau provenant de l'Outaouais a été un puits d'O<sub>2</sub> en moyenne et une source de CO<sub>2</sub>. Ainsi, contrairement au Saint-Laurent, l'Outaouais dépendrait en partie du carbone organique exogène, ce qui pourrait s'expliquer par sa transparence plus faible ( $\epsilon$  de 1,54 m<sup>-1</sup> comparativement à un  $\epsilon$  de 0,59 m<sup>-1</sup> pour le Saint-laurent) et ses eaux plus riches en COD. Au printemps et à l'automne, il n'y a pas eu, en général, de correspondance entre les mesures de P et R et les flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub>, vraisemblablement à cause de l'effet du réchauffement/refroidissement rapide de l'eau sur le niveau de saturation des gaz. Durant l'été, caractérisé par la stabilité thermique, ces différentes méthodes ont concordé.

Nos résultats contreviennent aux modèles récents reliant la respiration de la communauté à la production brute (Duarte et Agusti 1998) ou reliant le métabolisme bactérien à la production ( $^{14}\text{C}$ ) (del Giorgio *et al.* 1997). Selon ces modèles, le rapport P/R du Saint-Laurent et de l'Outaouais aurait dû être largement inférieur à 1 (soit d'environ 0,5 selon Duarte et Agusti (1998)). De même, nous n'aurions jamais dû observer de périodes d'autotrophie nette pour le Paraná, ni pour l'Outaouais.

Des études sur des lacs turbides (Grobbelaar 1985) et dans la Baie de San Francisco (Alpine et Cloern 1988) ont trouvé que le rapport  $z_{eu}/z_m$  déterminait le taux de croissance des algues, et, par conséquent, l'apport de carbone organique d'origine algale au réseau trophique. À un rapport  $z_{eu}/z_m < 0,16$  il n'y aurait pas de croissance possible des algues selon ces auteurs. Nous avons trouvé que le Paraná ( $z_{eu}/z_m = 0,22$ ), l'Outaouais ( $z_{eu}/z_m = 0,62$ ) et le Saint-Laurent ( $z_{eu}/z_m = 0,98$ ), caractérisés par un rapport  $z_{eu}/z_m > 0,16$ , dépendaient de façon importante de la production algale.

La plupart des grands cours d'eau largement hétérotrophes comme l'Amazone et l'Orinoco sont caractérisés par un rapport  $z_{eu}/z_m$  nettement inférieur à 0,16 et sont bordés d'une importante plaine inondable qui contribuerait massivement à l'apport de carbone organique au cours d'eau (Richey *et al.* 1980 ; Richey *et al.* 1990; Vasquez et Wilbert 1992). Ces grands cours d'eau se comparent au Paraguay, pour lequel nos résultats suggèrent qu'il est très hétérotrophe. À l'opposé, le Saint-Laurent, avec un rapport  $z_{eu}/z_m$  élevé (0,98) et des sources moins importantes en carbone exogène, est autotrophe ( $P/R = 1,36$ ). De même, l'Outaouais, avec un rapport  $z_{eu}/z_m$  de 0,62 et des eaux riches en COD par rapport au Saint-Laurent, est légèrement hétérotrophe. Cet ensemble de résultats suggère que la balance P-R peut être très variable d'un grand cours d'eau à l'autre. Cette variabilité de la balance P-R, entre l'autotrophie et l'hétérotrophie, pourrait dépendre, en partie, de différences au niveau du rapport  $z_{eu}/z_m$  et de l'apport de carbone exogène labile au cours d'eau.

## TABLE DES MATIÈRES

	Page
Sommaire.....	iii
Table des matières.....	vii
Liste des tableaux.....	viii
Liste des figures.....	x
Remerciements.....	xvi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1. LA BALANCE PRODUCTION-RESPIRATION DANS LE PARANÁ (CORRIENTES, ARGENTINE)	
EN AVAL DE SA CONFLUENCE AVEC LE PARAGUAY.....	11
Résumé.....	12
Introduction.....	13
Site d'étude.....	15
Matériel et Méthodes.....	18
Résultats.....	22
Discussion.....	43
Conclusion.....	47
CHAPITRE 2. LA BALANCE PRODUCTION-RESPIRATION DU PLANCTON DU FLEUVE SAINT-LAURENT ET DE LA RIVIÈRE OUTAOUAIS (QUÉBEC, CANADA).....	48
Résumé.....	49
Introduction.....	49
Site d'étude.....	52
Matériel et Méthodes.....	55
Résultats.....	60
Discussion.....	78
Conclusion.....	82
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	83
RÉFÉRENCES.....	90
Annexe I. Sommaire des données brutes pour le Paraná.....	102
Annexe II. Sommaire des données brutes pour le Saint-Laurent et l'Outaouais.....	115

## LISTE DES TABLEAUX

Page

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

Tableau I. Caractéristiques physico-chimiques des rivières Paraná et Paraguay (Argentine) et Saint-Laurent et Outaouais (Canada) au site d'étude .....	9
--	---

### CHAPITRE 1. LA BALANCE PRODUCTION-RESPIRATION DANS LE PARANÁ (CORRIENTES, ARGENTINE) EN AVAL DE LA CONFLUENCE AVEC LE PARAGUAY.

Tableau I. Caractéristiques physico-chimiques des rivières Haut Paraná, Paraguay et Bermejo. ....	15
---	----

Tableau II. Valeurs des principales variables mesurées ou estimées à la station 1, située dans les eaux provenant du Haut Paraná, et à la station 6, influencée par les eaux du Paraguay, entre le 26 novembre 1996 et le 25 février 1997 .....	25
---	----

Tableau III. Relations significatives ( $p > 0,05$ ) obtenues entre différentes variables à la station 1. La Chl <i>a</i> est en $\mu\text{g L}^{-1}$ , le coefficient d'extinction lumineuse ( $\varepsilon$ ) en $\text{m}^{-1}$ et le niveau d'eau du Paraná en m. Les intensités lumineuses moyennes de la colonne d'eau, calculée à partir de l'intensité lumineuse incidente quotidienne ( $I_0$ ) de la veille, soit $I_{\text{moy-1}}$ , ou de la moyenne des $I_0$ de la veille et de l'avant-veille, soit $I_{\text{moy-2}}$ , et ainsi de suite, sont en $\text{Einst m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ . Les flux d' $\text{O}_2$ et de $\text{CO}_2$ estimés à l'interface air-eau sont en $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ . L'abréviation ES désigne l'erreur standard, <i>a</i> désigne l'ordonnée à l'origine et <i>b</i> la pente de la droite. Un Q.P. de 1,25 a été utilisé pour transformer la production d' $\text{O}_2$ en équivalents carbone.....	27
--	----

CHAPITRE 2. LA BALANCE PRODUCTION-RESPIRATION DU PLANCTON DU FLEUVE SAINT-LAURENT ET DE LA RIVIÈRE OUTAOUAIS (QUÉBEC, CANADA).

Tableau I. Caractéristiques physico-chimiques du fleuve Saint-Laurent et de la rivière Outaouais. ....	52
Tableau II. Valeurs des différentes variables mesurées dans les eaux vertes du Saint-Laurent (station 2) et les eaux brunes de l'Outaouais (station 6) entre le 28 mai et le 30 octobre 1997. ....	65
Tableau III. Efficacité photosynthétique ( $\alpha^B$ , mgC mgChl $a^{-1}$ h $^{-1}$ / $\mu$ Einst m $^{-2}$ s $^{-1}$ ), capacité photosynthétique maximale ( $P^B_m$ , mgC mgChl $a^{-1}$ h $^{-1}$ ) et intensité lumineuse à saturation ( $I_k$ , $\mu$ Einst m $^{-2}$ s $^{-1}$ ) du phytoplancton du Saint-Laurent (station 2) et de l'Outaouais (station 6) estimées d'après les courbes P vs. I ajustées au modèle de Fee (1990). ....	70

## LISTE DES FIGURES

Page

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

Figure 1. Relation entre l'ordre hydrologique du cours d'eau et les attributs structuraux et fonctionnels des communautés lotiques (figure tirée de Vannote *et al.* (1980))..... 5

### CHAPITRE 1. LA BALANCE PRODUCTION-RESPIRATION DANS LE PARANÁ (CORRIENTES, ARGENTINE) EN AVAL DE LA CONFLUENCE AVEC LE PARAGUAY.

Figure 1. Emplacement des différentes stations échantillonnées dans le fleuve Paraná (**C**), à 30 km en aval de la confluence du Haut Paraná et de la rivière Paraguay (**A** et **B**). Les stations 1 à 3 étaient situées dans la masse d'eau du Haut Paraná, longeant la rive gauche du Paraná, et les stations 4 à 7 étaient situées dans les eaux montrant différents degrés de mélange entre le Haut Paraná et le Paraguay. Les stations 8 à 11 étaient situées dans la plaine inondable. .... 17

Figure 2. Valeurs moyennes ( $\pm$  erreur-type) d'alcalinité ( $\blacktriangle$ , méq. L<sup>-1</sup>) et du coefficient d'extinction lumineuse ( $\varepsilon$ , barres verticales, m<sup>-1</sup>) mesurées aux stations 1 à 7 entre le 26 novembre 1996 et le 25 février 1997 ..... 23

Figure 3. Taux de photosynthèse des algues de la station 1 ( $P$ , mgC m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>) en fonction de l'intensité lumineuse ( $I$ ,  $\mu\text{Einst m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) à différentes dates. Les données  $P$  vs  $I$  ont été ajustées au modèle de Fee (1990) afin d'estimer l'efficacité photosynthétique ( $\alpha^B$ , mgC mgChl a<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> /  $\mu\text{Einst m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et la capacité photosynthétique maximale ( $P^B_m$ , mgC mgChl a<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>). Un Q.P. de 1,25 a été utilisé pour transformer la production d'O<sub>2</sub> en équivalents carbone..... 24

Figure 4. Coefficient d'extinction lumineuse ( $\varepsilon$ , m<sup>-1</sup>), Chl a ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ), production algale brute ( $P$ , mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>), respiration de la communauté ( $R$ , mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) et flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> à

l'interface air-eau ( $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) estimés à la station 1 (Haut Paraná) entre le 26 novembre 1996 et le 25 février 1997. Le niveau d'eau (m) du Paraná et l'intensité lumineuse incidente ( $I_0$ ,  $\text{Einst m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) sont également présentés..... 30

Figure 5. Alcalinité ( $\mu\text{éq. L}^{-1}$ ), coefficient d'extinction lumineuse ( $\epsilon$ ,  $\text{m}^{-1}$ ), Chl *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ), respiration de la communauté ( $R$ ,  $\text{mgC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ ), production algale brute ( $P$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) et flux d' $\text{O}_2$  et de  $\text{CO}_2$  à l'interface air-eau ( $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) estimés à la station 6 (Paraguay) entre le 26 novembre 1996 et le 25 février 1997. Les niveaux d'eau (m) du Paraná et du Paraguay sont également présentés..... 32

Figure 6. Relation obtenue à la station 1 entre la Chl *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) et l'intensité lumineuse moyenne de la colonne d'eau calculée à partir de l'intensité lumineuse incidente moyenne des quatre jours précédant l'échantillonnage de la Chl *a* ( $I_{\text{moy-4}}$ ,  $\text{Einst m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ).  $\text{Chl } a = (-1,07 \pm 0,54) + (2,18 \pm 0,19)I_{\text{moy-4}}$ ,  $r^2 = 0,87$ ,  $n = 22$ ,  $p < 0,0001$ ..... 33

Figure 7. Relation observée à la station 1 entre le rapport  $P/R$  de la production algale brute ( $P$ ) sur la respiration de la communauté ( $R$ ) et le rapport  $z_{\text{eu}}/z_{\text{m}}$  de la profondeur de la zone euphotique ( $z_{\text{eu}}$ ,  $0,01I_0$ ) sur la profondeur moyenne du Paraná ( $z_{\text{m}}$ ).  $P/R = (-1,49 \pm 0,66) + (9,23 \pm 2,52)z_{\text{eu}}/z_{\text{m}}$ ,  $r^2 = 0,77$ ,  $n = 6$ ,  $p = 0,022$ ..... 34

Figure 8. Relations obtenues à la station 1 entre les flux d' $\text{O}_2$  ( $\circ$ ) et de  $\text{CO}_2$  ( $\bullet$ ) à l'interface air-eau ( $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) et **A** : le niveau d'eau du Paraná (m), **B** : le rapport  $z_{\text{eu}}/z_{\text{m}}$  de la profondeur de la zone euphotique ( $z_{\text{eu}}$ ,  $0,01I_0$ ) sur la hauteur moyenne de la colonne d'eau du Paraná ( $z_{\text{m}}$ ) et **C** : la Chl *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ). Voir le tableau III pour les équations de ces relations..... 36

Figure 9. Cycles journaliers de l' $\text{O}_2$  et du  $\text{CO}_2$  observés à la station 1 (Haut Paraná). **A** : cycle observé entre le 19 et 20 décembre 1996 à un niveau d'eau de 4,7 m et une intensité lumineuse moyenne de la colonne d'eau ( $I_{\text{moy}}$ ) de  $2,46 \text{ Einst m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ . **B** : cycle observé entre le 1<sup>er</sup> et 2 février 1997 à un niveau d'eau de 6,4 m et une  $I_{\text{moy}}$  de  $2,97 \text{ Einst m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ . Les concentrations en  $\text{O}_2$  et en  $\text{CO}_2$  observées (obs.) et à saturation (sat.) sont en  $\mu\text{M}$

et la Chl *a* en  $\mu\text{g L}^{-1}$ . Les traits verticaux représentent l'étendue de l'intervalle de confiance de la moyenne à 95%..... 38

Figure 10. Saturation en  $\text{O}_2$  (%) et Chl *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) mesurées au centre de la masse d'eau du Haut Paraná le 28 décembre 1996 à un niveau de 5,8 m en eaux montantes, à différentes distances du barrage hydroélectrique de Yacyretá (0 km). Le site d'étude est situé à 290 km en aval de ce barrage. .... 39

Figure 11. Alcalinité ( $\blacktriangle$ , méq.  $\text{L}^{-1}$ ) et saturations (%) en  $\text{O}_2$  ( $\circ$ ) et  $\text{CO}_2$  ( $\bullet$ ) mesurées à différentes stations dans le Paraná en face de Corrientes, entre le 26 novembre 1996 et le 25 février 1997. L'alcalinité permet d'identifier la masse d'eau pure du Haut Paraná, captée par les stations 1 à 3, et son mélange graduel avec le Paraguay. Les 11 et 25 février 1997, lors du pic de crue du Paraná, des stations additionnelles situées dans la plaine inondable, soit à plus de 2 km de la rive gauche, ont été échantillonnées. .... 42

Figure 12. Niveau hebdomadaire du Paraná mesuré à Corrientes entre le 1<sup>er</sup> janvier 1980 et le 25 février 1997. Le niveau moyen du Paraná pendant l'intervalle 1980-1996 a été de 4,41 m. Durant la période d'étude (26 novembre 1996 au 25 février 1997) il a été de 5,58 m..... 45

## CHAPITRE 2. LA BALANCE PRODUCTION-RESPIRATION DU PLANCTON DU FLEUVE SAINT-LAURENT ET DE LA RIVIÈRE OUTAOUAIS (QUÉBEC, CANADA).

Figure 1. Emplacement des différentes stations échantillonnées dans le fleuve Saint-Laurent (Québec, Canada, **A**), à 50 km en aval de sa confluence avec la rivière Outaouais (**B**). Les stations 1 à 3 ont capté les eaux vertes en provenance des Grands Lacs, les stations 6 et 7 les eaux brunes en provenance de l'Outaouais (**C**). Les stations 4 et 5 étaient situées dans les eaux montrant différents degrés de mélange entre les eaux vertes et les eaux brunes. La station 7 a subi l'influence des eaux riches en éléments nutritifs de la rivière L'Assomption. .... 54

Figure 2. Dispositif utilisé sur le terrain pour mesurer les flux de CO<sub>2</sub> à l'interface air-eau. À gauche, l'on aperçoit la chambre flottante reliée en circuit fermé à un analyseur CO<sub>2</sub> à infrarouge Li-Cor (modèle LI-6125)..... 58

Figure 3. Évolution de la pression partielle en CO<sub>2</sub> (pCO<sub>2</sub>, ppm) en fonction du temps (sec.) de l'air contenu dans un bac flottant sur l'eau et relié en circuit fermé à un analyseur CO<sub>2</sub> à infrarouge. Les mesures ont été prises le 22 juillet 1997 aux stations 1 et 6..... 61

Figure 4. Valeurs moyennes ( $\pm$  erreur-type) de différentes variables mesurées aux stations 1 à 7 entre le 28 mai et le 30 octobre 1997, soient : l'alcalinité ( $\Delta$ , méq. L<sup>-1</sup>), le coefficient d'extinction lumineuse ( $\epsilon$ , histogrammes, m<sup>-1</sup>), la Chl a (+,  $\mu\text{g L}^{-1}$ ), les flux d'O<sub>2</sub> ( $\circ$ , mmolO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) et de CO<sub>2</sub> calc. ( $\bullet$ , mmolCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) estimés à l'interface air-eau par la méthode de la couche stagnante limite, et les flux de CO<sub>2</sub> mes. ( $\blacktriangle$ , mmolCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) mesurés à l'interface air-eau par la méthode de la « chambre flottante ». Les flux moyens d'O<sub>2</sub>, de CO<sub>2</sub> calc. et de CO<sub>2</sub> mes. sont présentés, à la fois pour la période libre de glace (28 mai au 30 octobre 1997) et pour l'été 1997 (17 juin au 10 septembre 1997). Les stations sont identifiées au-dessus de l'abscisse de la fig. 4D. La concentration en CO<sub>2</sub> utilisée dans le calcul des flux de CO<sub>2</sub> calc. a été déterminée à partir de l'alcalinité et du pH..... 63

Figure 5. Saturations en O<sub>2</sub> ( $\circ$ ) et en CO<sub>2</sub> ( $\bullet$ ) mesurées à différentes stations dans le fleuve Saint-Laurent entre les mois d'août et d'octobre 1996 et pendant la période libre de glace de 1997. L'alcalinité ( $\Delta$ , méq. L<sup>-1</sup>) permet de distinguer les eaux vertes du Saint-Laurent, d'alcalinité élevée, et leur mélange avec les eaux brunes de la rivière Outaouais, d'alcalinité faible. La température moyenne de l'eau (°C) aux stations 1 à 7 est indiquée à droite de la date d'échantillonnage. La concentration en CO<sub>2</sub> a été calculée à partir de l'alcalinité et du pH..... 67

Figure 6. Taux de photosynthèse (P, mgC m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>) du phytoplancton des eaux vertes du Saint-Laurent ( $\bullet$ , station 2) et des eaux brunes de l'Outaouais ( $\circ$ , station 6) en fonction de

l'intensité lumineuse ( $I$ ,  $\mu\text{Einst m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) à différentes dates. Les données de  $P$  vs.  $I$  ont été ajustées au modèle de Fee (1990). Un Q.P de 1,25 a été utilisé..... 69

Figure 7. Sommaire des données mesurées dans la voie maritime du Saint-Laurent (station 2) entre le 28 mai et le 30 octobre 1997 : intensité lumineuse à saturation ( $I_k$ ,  $\text{Einst m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), intensité lumineuse moyenne de la colonne d'eau ( $I_{\text{moy}}$ ,  $\text{Einst m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), Chl  $a$  ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ), production brute du phytoplancton ( $P$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), respiration planctonique ( $R$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), flux d' $\text{O}_2$  ( $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ) et de  $\text{CO}_2$  calc. ( $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ) estimés à l'interface air-eau par la méthode de la couche stagnante limite, et flux de  $\text{CO}_2$  mes. ( $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ) mesurés à l'interface air-eau par la méthode de la « chambre flottante ». L'étendue de l'intervalle de confiance de la moyenne à 95 % est illustrée pour la Chl  $a$  seulement..... 73

Figure 8. Sommaire des données mesurées à la station 6 (Outaouais) entre le 28 mai et le 30 octobre 1997 : intensité lumineuse à saturation ( $I_k$ ,  $\text{Einst m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), intensité lumineuse moyenne de la colonne d'eau ( $I_{\text{moy}}$ ,  $\text{Einst m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), Chl  $a$  ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ), production brute du phytoplancton ( $P$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), respiration planctonique ( $R$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), flux d' $\text{O}_2$  ( $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ) et de  $\text{CO}_2$  calc. ( $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ) estimés à l'interface air-eau par la méthode de la couche stagnante limite, et flux de  $\text{CO}_2$  mes. ( $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ) mesurés à l'interface air-eau par la méthode de la « chambre flottante ». L'étendue de l'intervalle de confiance de la moyenne à 95 % est illustrée pour la Chl  $a$  seulement. .... 75

Figure 9. Relation entre la respiration planctonique ( $R$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ) et la production algale brute ( $P$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ) pour le Saint-Laurent ( $\bullet$ , station 2) et l'Outaouais ( $\circ$ , station 6)..... 77

Figure 10. Relation obtenue entre le rapport  $P/R$  de la production algale brute ( $P$ ) sur la respiration du plancton ( $R$ ) et le rapport  $z_{\text{eu}}/z_{\text{m}}$  de la profondeur de la zone euphotique ( $z_{\text{eu}}$ ) sur la hauteur moyenne de la colonne d'eau ( $z_{\text{m}}$ ) pour le Saint-Laurent (station 2)..... 78

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Figure 1. Production algale brute (P, mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>), Chl a (µg L<sup>-1</sup>), respiration de la communauté (R, mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) et balance P-R mesurées dans les 4 systèmes étudiés : le Paraguay (PG), le Paraná (PN), l'Outaouais (OUT) et le Saint-Laurent (S-L)..... 84

Figure 2. Relation entre la production (mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>), prédite à partir de l'intensité lumineuse incidente ( $I_0$ , Einst m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>), du coefficient d'extinction lumineuse ( $\epsilon$ , m<sup>-1</sup>) et de la température de l'eau (T, °C), et la production algale brute mesurée (P obs.) pour le Paraná (●), l'Outaouais (▲) et le Saint-Laurent (○). La droite figure le cas où P préd. = P obs.  $[\ln(P) = (0,05 \pm 1,07) + (0,834 \pm 0,229)\ln(I_0) - (0,541 \pm 0,205)\ln(\epsilon) + (0,814 \pm 0,368)\ln(T), r^2 = 0,64, r^2\text{-ajusté} = 0,57, n = 20, p = 0,0008]$ . ..... 86

Figure 3. Relation entre la respiration (mmolO<sub>2</sub> m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>), prédite à partir de la température de l'eau (T, °C) et de la Chl a (µg L<sup>-1</sup>), et la respiration mesurée (R obs.) pour l'ensemble des systèmes étudiés, soient : le Paraguay (●), le Paraná (●), l'Outaouais (▲) et le Saint-Laurent (○). La droite figure le cas où R préd. = R obs.  $[\ln R = (-5,58 \pm 0,71) + (0,47 \pm 0,12)\ln(\text{Chl } a) + (1,14 \pm 0,24)\ln(T), r^2 = 0,68, r^2\text{-ajusté} = 0,66, n = 38, p < 0,0001]$ . ..... 87

## REMERCIEMENTS

D'abord, je tiens à remercier mon directeur, Richard Carignan, et ma codirectrice, Christiane Hudon, dont les qualités de scientifique, l'esprit cartésien et la rigueur, ont été grandement appréciées et m'ont guidée tout le long de ce travail. Je les remercie également d'avoir rendu cette aventure possible (quelle aventure!).

Ils sont nombreux à m'avoir aidé sur le terrain. Certains ont été plus fidèles, je pense à Luis A. Benetti du CECOAL, Michel Arsenault du Centre Saint-Laurent et Pierre D'Arcy de l'UdM. Merci Luis d'avoir toujours été disponible pour mon projet (au point de compromettre tes vacances!) et d'avoir eu cette patience infinie alors que j'en étais à mes premiers balbutiements en espagnol. Merci Pierre pour ton aide, particulièrement lors de la réalisation des cartes de site d'étude, ainsi que pour les quelques bonnes séances de « psychoanalyse » qui m'ont permis de me remettre sur pied à chaque fois. Merci mes amis.

J'aimerais remercier également ma famille, ma mère, mon père et mes amis, pour leur appui inconditionnel. Tout spécialement, je voudrais souligner l'implication quotidienne de Cristian Penca, qui, par son amour et son optimisme à toute épreuve, a su m'apporter le réconfort dont j'avais besoin. Merci Cristian de m'avoir soutenu et encouragé durant ces années.

Enfin, je remercie le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) de m'avoir accordé une bourse d'études supérieures.

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### *Carbone endogène vs. carbone exogène*

Il existe deux sources de carbone organique dans les écosystèmes aquatiques ; une source interne (production primaire locale) et une source externe (bassin versant). Le carbone organique exogène doit être transporté du lieu de production vers l'écosystème aquatique avant d'être disponible aux organismes. Comme il est en partie minéralisé par les micro-organismes du sol durant le transport, le carbone exogène est plus réfractaire que le carbone endogène, c'est-à-dire moins accessible aux enzymes microbiens (Wetzel 1983). Il est constitué surtout de molécules de carbone organique dissous (COD) de nature humique (ex. lignine, phénols et autres composés aromatiques complexes) (Wetzel 1983). Puisqu'il est métabolisé lentement, le carbone exogène persiste longtemps dans l'écosystème aquatique et peut dominer le réservoir de carbone organique des rivières et de la plupart des lacs (Meybeck 1982 ; Wetzel 1983).

### *Autotrophie vs. hétérotrophie*

Il existe deux hypothèses concernant l'importance du carbone exogène comme source d'énergie pour les communautés aquatiques. L'hypothèse classique, celle de l'autotrophie, propose que les organismes aquatiques dépendraient surtout du carbone endogène. Plus récente, l'hypothèse de l'hétérotrophie soutient que le carbone exogène contribuerait de façon significative, en plus de la production primaire locale, à l'apport d'énergie au réseau trophique des écosystèmes aquatiques (del Giorgio *et al.* 1997; Hessen 1998).

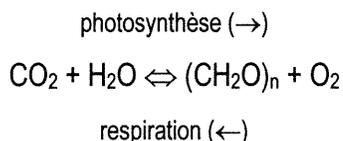
Les bactéries jouent un rôle central dans l'hypothèse de l'hétérotrophie. Des études récentes ont montré que les bactéries pouvaient utiliser, au moins en partie, les composés humiques comme source d'énergie (Moran et Hodson 1990 ; Volk *et al.* 1997 ; Tranvik 1998) et que des réactions photochimiques impliquant les ultraviolets facilitaient la dégradation de ces composés par les bactéries (Kieber *et al.* 1990 ; Wetzel *et al.* 1995). Wetzel (1984 ; 1995) suppose que le carbone exogène représenterait une source importante d'énergie pour les bactéries, son abondance dans les milieux aquatiques (Meybeck 1982 ; Wetzel 1983) compensant pour sa nature réfractaire. Des auteurs ont proposé, en utilisant le concept de la

boucle microbienne (Pomeroy 1974 ; Azam *et al.* 1983), que l'énergie contenue dans le carbone exogène pouvait être transférée à travers les bactéries et leurs consommateurs immédiats jusqu'aux poissons (Jones 1992 ; Tranvik 1992 ; Hessen 1998). Le concept de la boucle microbienne désigne une suite d'interactions prédateur-proie dont la première étape est l'assimilation du COD par les bactéries (Azam *et al.* 1983). Des boucles microbiennes ont été identifiées dans les océans (Azam *et al.* 1983 ; Azam *et al.* 1993), les lacs (Cole et Caraco 1993) et les rivières (Meyer 1994). Dans les océans, la principale fonction de la boucle microbienne serait de recycler le COD dérivé de la production locale et non d'établir un transfert de carbone organique jusqu'aux poissons car, un tel transfert impliquerait un trop grand nombre de niveaux trophiques (Azam *et al.* 1993). Dans les lacs et les rivières, la présence de nombreux cladocères (lacs) ou larves d'insectes (rivières), qui sont d'importants consommateurs de bactéries, permettrait de court-circuiter la boucle microbienne, rendant possible un transfert significatif de carbone par cette voie jusqu'aux poissons (Tranvik 1992 ; Meyer 1994). Ainsi, sous l'hypothèse de l'hétérotrophie, les bactéries, au même titre que les algues, serviraient à mobiliser et rendre disponible aux niveaux trophiques supérieurs l'énergie qui autrement ne serait pas accessible (Jones 1992).

L'importance relative, pour les communautés aquatiques, des sources internes et externes d'énergie peut être évaluée par le rapport P/R de la production primaire brute (P) sur la respiration de la communauté (R). Odum (1956) introduisit en premier le rapport P/R. Il l'utilisa comme indice de la dominance relative du métabolisme autotrophe et hétérotrophe dans les écosystèmes aquatiques. Sur la base du rapport P/R, Odum (1956) distingua les écosystèmes producteurs nets de matière organique, ou autotrophes ( $P/R > 1$ ), et les écosystèmes consommateurs nets de matière organique, ou hétérotrophes ( $P/R < 1$ ). En principe, plus le rapport P/R s'éloigne de l'unité, plus le degré de dépendance de l'écosystème envers le carbone exogène devrait être élevé. Rosenfeld et Mackay (1987) ont montré qu'il était difficile d'établir précisément la valeur du rapport P/R à partir de laquelle la production primaire locale et la matière organique de sources externes avaient une importance énergétique équivalente car, cette valeur dépendrait de plusieurs facteurs difficiles à évaluer. C'est pourquoi, ces auteurs suggèrent que l'on devrait conclure qu'un système dépend principalement du carbone exogène seulement si la respiration excède largement la

production.

Les réactions de photosynthèse (P) et de respiration (R) modifient la concentration de l'oxygène (O<sub>2</sub>) et du dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) dans l'eau suivant l'équation :



D'autres réactions, ou processus, d'origine abiotique peuvent également affecter la concentration de l'O<sub>2</sub> et du CO<sub>2</sub> dans l'eau ; par exemple, la nitrification, l'oxydation des composés du soufre et du fer (Hitchman 1978), l'apport d'eau souterraine chargée en CO<sub>2</sub> (Kling *et al.* 1991 ; Jones et Mulholland 1998), ou les changements de la température de l'eau. En l'absence de ces réactions, les écosystèmes autotrophes (P > R) devraient être des sources d'O<sub>2</sub> pour l'atmosphère et des puits de CO<sub>2</sub>. À l'opposé, les écosystèmes hétérotrophes (P < R) devraient être des puits d'O<sub>2</sub> et des sources de CO<sub>2</sub>.

#### *Hétérotrophie des milieux peu productifs*

Des études récentes (del Giorgio *et al.* 1999 ; Duarte et Agusti 1998; del Giorgio *et al.* 1997; del Giorgio et Peters 1994, 1993) tendent à démontrer que les milieux peu productifs d'eau douce ou d'eau salée sont hétérotrophes. Par exemple, Duarte et Agusti (1998) ont comparé la production brute et la respiration de la communauté dans plusieurs écosystèmes (océans, lacs, rivières, marais). Ils ont observé que la respiration excédait systématiquement la production dans les milieux peu productifs (< 1,17 gO<sub>2</sub> m<sup>-3</sup> j<sup>-1</sup>) et, qu'à niveau de productivité égal, les rivières étaient davantage hétérotrophes que les lacs ou les océans. De même, del Giorgio *et al.* (1997) ont trouvé que le métabolisme bactérien dépassait largement la production algale (<sup>14</sup>C) dans les lacs oligotrophes, les estuaires et les océans, caractérisés par une production de 70 à 120 µgC L<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>. Cependant, Carignan *et al.* (2000) ont obtenu, pour un groupe de lacs oligotrophes, un rapport P/R médian de 1,7. Certains soutiennent, par ailleurs, que l'hypothèse de l'hétérotrophie des milieux peu productifs reposerait sur des fondements méthodologiques incertains (Carignan *et al.* 2000 ; Geider 1997) ou sur une

méthode d'analyse des données inappropriée (Williams 1998).

La production dans les grandes rivières tend à être faible (Singh et Singh 1996 ; Cole *et al.* 1992 ; Sinada et Karim 1984) et même négligeable (Lewis 1988 ; Wissmar *et al.* 1981) à cause de leur turbidité et profondeur souvent élevées. Selon l'hypothèse de l'hétérotrophie des milieux peu productifs (Duarte et Agusti 1998; del Giorgio *et al.* 1997), les grandes rivières devraient être largement hétérotrophes. L'hétérotrophie des grandes rivières n'est pas une hypothèse récente. Elle a été proposée en 1980 par Vanotte *et al.* avec le modèle du « river continuum concept ».

#### *Le « River continuum concept »*

C'est à partir d'observations sur des cours d'eau tempérés dont le bassin de drainage était encore largement boisé (non perturbé) que le modèle du « river continuum concept » ou RCC a été développé (Vanotte *et al.* 1980; Minshall *et al.* 1985). D'après le modèle du RCC, l'énergie utilisée par ces cours d'eau proviendrait de 3 sources : 1) de l'apport local de matière organique d'origine terrestre (ex. chute de feuilles) 2) de la production primaire locale (ex. par le périphyton ou les macrophytes) 3) de la matière organique provenant de l'amont<sup>1</sup>, dont l'importance relative (ou le rapport P/R) dépendrait de l'ordre hydrologique du cours d'eau. Vanotte *et al.* (1980) ont utilisé l'ordre hydrologique dans leur modèle ayant trouvé qu'il était corrélé avec des variables affectant le rapport P/R comme, par exemple, celles déterminant la disponibilité de la lumière pour la photosynthèse (ex. la profondeur et la turbidité du cours d'eau et l'ombrage par la végétation adjacente).

D'après le modèle du RCC, les ruisseaux (ordre < 3) dépendraient largement de la matière organique produite par la forêt adjacente et très peu de la production primaire locale car, cette dernière serait limitée par la présence du couvert végétal réduisant la quantité de lumière pouvant atteindre le ruisseau (Fisher et Likens 1973 ; Cummins 1974 ; Hynes 1975). Vanotte *et al.* (1980) ont supposé que la production primaire locale et le rapport P/R

---

<sup>1</sup> Comme la matière organique exogène et/ou endogène est métabolisée graduellement durant son transport vers l'aval, la quantité de matière organique transportée de l'amont aux communautés d'aval devrait dépendre de l'inefficacité du métabolisme des communautés d'amont

augmentaient graduellement des ruisseaux ( $P/R < 1$ ) aux rivières d'ordre 3 à 6 ( $P/R > 1$ ), en réponse à la réduction de l'ombrage par la végétation adjacente et la profondeur encore faible du cours d'eau (Minshall 1978). Des études sur des cours d'eau tempérés relativement clairs (Minshall *et al.* 1983 ; Naiman 1983 ; Bott *et al.* 1985 ; Minshall *et al.* 1992) et sur une rivière tropicale riche en acides humiques (Meyer et Edwards 1990) ont généralement observé l'augmentation prévue de la production et du rapport  $P/R$  le long du continuum fluvial. Cependant, ces études n'ont pas toujours obtenu un rapport  $P/R > 1$  (ex. Meyer et Edwards (1990)) et le rapport  $P/R$  le plus élevé n'a pas toujours été observé au même endroit dans le réseau hydrologique. Le RCC prédit qu'il y aurait un retour graduel à l'hétérotrophie au-delà d'un ordre 6, dû à la baisse de la production locale causée par l'augmentation de la turbidité et de la profondeur. Un tel retour à l'hétérotrophie a été confirmé sur le terrain par Minshall *et al.* (1992) pour la rivière Salmon (Idaho).

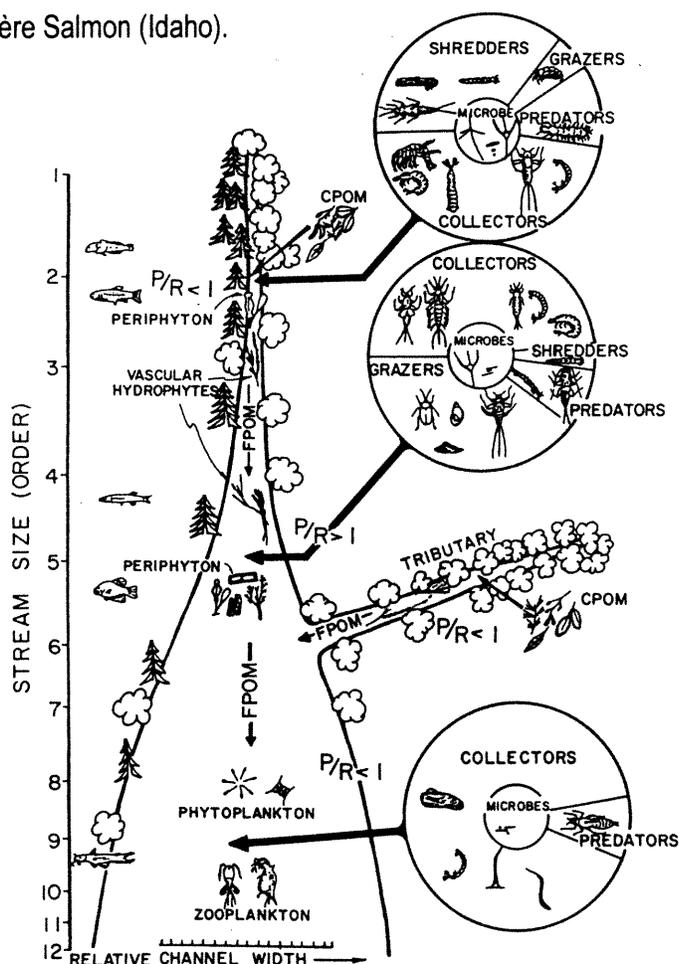


Figure 1. Relation entre l'ordre hydrologique du cours d'eau et les attributs structuraux et fonctionnels des communautés lotiques (figure tirée de Vannote *et al.* 1980).

Dans les grandes rivières (ordre 9 à 12), Vanotte *et al.* (1980) ont supposé que la production, principalement d'origine planctonique, était sévèrement limitée par la turbidité et la profondeur élevées, et, par conséquent, que la matière organique produite en amont ou dans le bassin de drainage représentait la source principale d'énergie de ces systèmes. À l'opposé des ruisseaux, Vanotte *et al.* (1980) ont considéré que les sources latérales de carbone contribuaient peu à l'apport d'énergie au réseau trophique des grandes rivières. En effet, le RCC considère que la contribution des sources latérales de carbone exogène (ex. forêt, marécages ou plaine inondable <sup>2</sup>) décroît en importance le long du continuum fluvial car, l'augmentation progressive de la largeur des cours d'eau tendrait à réduire, par unité de surface, cette contribution (Vanotte *et al.* 1980; Minshall *et al.* 1985). Cependant, cette proposition n'a pas été vérifiée partout. Ainsi, Meyer et Edwards (1990) ont observé dans la rivière Ogeechee, une rivière humique de pente faible, que, parallèlement à l'augmentation amont-aval du rapport P/R (d'un ordre 2 à 6), il y avait une augmentation de la différence R-P, cette dernière suggérant que les marécages et la plaine inondable en bordure contribuaient de façon croissante à l'apport de carbone organique au cours d'eau le long du continuum fluvial, et non de façon décroissante. De même, l'augmentation marquée de la respiration dans l'Amazonie lorsque les eaux se retirent de la plaine inondée après la crue, suggère, à l'inverse du RCC, que le cours d'eau recevrait un apport massif de carbone organique labile en provenance de la plaine (Richey *et al.* 1980 ; Richey *et al.* 1990). Sedell *et al.* (1989) ont suggéré d'exclure du champs d'application du modèle du RCC les grandes rivières bordées d'une plaine inondable, considérant qu'elles étaient mieux représentées par le « flood pulse concept » ou FPC de Junk *et al.* (1989). Contrairement au RCC, le FPC considère que le transport amont-aval de carbone organique jouerait un rôle mineur dans l'apport d'énergie au réseau trophique des grandes rivières bordées d'une plaine inondable.

#### *Le « Flood pulse concept »*

Selon le FPC, le cycle de crues et d'étiages des grandes rivières bordées d'une plaine

---

<sup>2</sup> Bien que la plaine inondable puisse dépendre du cours d'eau pour l'apport en éléments nutritifs (Wetzel et Ward 1992), nous utilisons le terme carbone exogène pour désigner le carbone transféré de la plaine au cours d'eau principal (ou « mainstream » selon le terme anglais) car cela permet de le distinguer du carbone produit dans le cours d'eau par les algues et les macrophytes (soit, le carbone endogène).

inondable aurait une influence importante sur la productivité biologique du cours d'eau principal (ou « mainstream » selon le terme anglais) ; d'une part, en permettant à une partie du carbone organique produit dans la plaine inondable d'être transférée au cours d'eau principal lors de la phase des eaux descendantes, d'autre part, en permettant aux poissons du cours d'eau d'accéder à la plaine lors de la crue pour s'y alimenter ou frayer (Junk *et al.* 1989 ; Junk 1997). La quantité de carbone organique transférée de la plaine au cours d'eau principal dépendrait, selon Junk *et al.* (1989), de plusieurs facteurs, dont l'ampleur de différents mécanismes ayant pour effet de retenir la matière organique dans la plaine inondable (ex. la sédimentation des particules, l'enchevêtrement et le piégeage des plantes aquatiques), la fréquence et de la durée des crues, ainsi que l'importance de la plaine inondable. Le FPC propose que la productivité des poissons du cours d'eau dépendrait étroitement de l'accès à la plaine inondable en période de crue (Welcomme 1979), tandis que le cours d'eau principal serait utilisé comme route de migration ou comme refuge durant l'étiage (Junk 1997).

#### *Le « Serial discontinuity concept »*

Ward et Stanford (1983) ont abordé, dans le cadre du « serial discontinuity concept », l'effet des barrages et des lacs sur l'évolution longitudinale (de la source à l'embouchure) du rapport P/R décrite par le RCC (Vanotte *et al.* 1980 ; Minshall *et al.* 1985). Ward et Stanford (1983) considèrent que l'effet d'un barrage ou d'un lac sur le rapport P/R du cours d'eau en aval dépendrait de plusieurs facteurs, dont l'ordre hydrologique du cours d'eau affecté par le barrage ou le lac. Par exemple, la présence d'un barrage ou d'un lac sur une grande rivière, en réduisant la turbidité, devrait favoriser le développement des algues et des macrophytes en aval. À cause de l'augmentation de la productivité, le rapport P/R en aval devrait tendre à se rapprocher du rapport  $P/R > 1$  prédit par le RCC pour les cours d'eau d'ordre intermédiaire (3 à 6).

#### *Le « Riverine productivity model »*

En proposant le modèle du « riverine productivity » (RPM), Thorp et Delong (1994) invitent les chercheurs à réévaluer leur perception de la productivité des grandes rivières en général. Car, selon ces auteurs, les modèles actuels du RCC (Vanotte *et al.* 1980; Minshall *et*

*al.* 1985) et du FPC (Junk *et al.* 1989 ; Junk 1997) reposent trop fortement sur des études, soit sur de petites rivières inexploitées (RCC), soit sur des rivières bordées d'une plaine inondable (FPC), pour être en mesure de circonscrire le métabolisme de ces grands cours d'eau. Ainsi, concernant les grandes rivières qui ne sont pas bordées d'une plaine inondable, le RPM propose qu'elles dépendent principalement de la production primaire locale et de l'apport direct de matière organique de la forêt ou des marécages en bordure (feuilles, COD). Le RCC prétend que la production dans les grandes rivières est principalement d'origine planctonique et d'importance énergétique négligeable. À l'inverse du RCC, le RPM considère que les macrophytes et les algues fixées peuvent contribuer également à la production des grandes rivières, et que cette production jouerait un rôle substantiel dans l'apport d'énergie au réseau trophique, particulièrement dans les grandes rivières caractérisées par la présence de substrats solides dans la portion éclairée de la colonne d'eau.

#### *Mesures de la balance P-R dans les grandes rivières*

L'hypothèse de l'hétérotrophie des grandes rivières a rarement été vérifiée sur le terrain. L'observation par Kempe (1982) de  $pCO_2$  élevées dans plusieurs grands cours d'eau (22) pourrait confirmer cette hypothèse si des études récentes (Jones et Mulholland 1998 ; Kling *et al.* 1991) n'avaient pas démontré que l'infiltration d'eau souterraine chargée en  $CO_2$  était une source importante de  $CO_2$  pour les rivières. Cependant, dans les quelques grands cours d'eau pour lesquels la production algale ( $^{14}C$ ) et la respiration bactérienne ou de la communauté ont été mesurées, comme l'Amazone (Wissmar *et al.* 1981), l'Orinoco (Lewis *et al.* 1990 ; Lewis 1988) et l'Hudson (Cole *et al.* 1992 ; Howarth *et al.* 1992 ; Findlay *et al.* 1991), la respiration dépasse largement la production. L'hétérotrophie nette de l'Amazone et de l'Hudson a été confirmée par l'observation de flux nets d' $O_2$  de l'atmosphère vers l'eau (Richey *et al.* 1990 ; Howarth *et al.* 1992 ; Marino et Howarth 1993).

#### *Objectif de l'étude*

L'hypothèse de l'hétérotrophie des grandes rivières a des implications profondes pour notre compréhension du réseau trophique et du cycle du carbone dans ces systèmes. Dans le but de vérifier cette hypothèse, nous avons étudié la balance entre la production algale brute (P) et la respiration de la communauté (R) dans le fleuve Paraná (Argentine), en aval de sa

confluence avec le Paraguay, et dans le fleuve Saint-Laurent (Québec, Canada), en aval de sa confluence avec l'Outaouais.

Tableau I. Caractéristiques physico-chimiques des rivières Paraná et Paraguay (Argentine) et Saint-Laurent et Outaouais (Canada) au site d'étude (sauf pour les concentrations d'azote inorganique dans le Paraguay). Pour le Paraná et le Paraguay, les références suivantes ont été utilisées : (a) A. Bonetto et Wais (1995); (b) C. Bonetto (1983); (c) Carignan et Vaithyanathan (1999); (d) Pedrozo *et al.* (1988). Pour le Saint-Laurent et l'Outaouais, l'ensemble des données provient de Hudon et Sylvestre (1998).

	Paraná	Paraguay	Saint-Laurent	Outaouais
	moy.(min.-max.)	moy.(min.-max.)	moy.(min.-max.)	moy.(min.-max.)
Débit annuel ( $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ )	13 450 (a) . (1)	4 550 (a)	8 620 (1)	2 040
T ( $^{\circ}\text{C}$ )	(18 – 29) (b)	(18 – 29) (b)	(0 – 24)	(0 – 24)
Secchi (cm)	50 (9 – 115) (b)	17 (2 – 44) (b)	270	90
PO <sub>4</sub> -P ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	9,9 (c)	12,4 (c)	5	14
NO <sub>2</sub> -NO <sub>3</sub> -N ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	257 (d)	109 (d)	240	290
NH <sub>4</sub> -N ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	89 (d)	122 (d)	13	52

(1) : mesuré avant la confluence avec le Paraguay ou l'Outaouais

Comme la turbidité est relativement élevée dans le Paraná et le Paraguay (tableau I), la production y est principalement d'origine planctonique. Dans le Saint-Laurent et l'Outaouais, plutôt transparents (tableau I), les macrophytes et les épiphytes sont, en plus du phytoplancton, des producteurs primaires potentiellement importants. Dans aucun de ces systèmes, la production algale n'est limitée par les éléments nutritifs, comme en témoignent les concentrations relativement élevées de l'azote et du phosphore inorganiques (tableau I). En amont du site d'étude, la plaine inondable du Paraná est peu développée et le Paraguay draine un vaste marécage, le Pantanal (140 000 km<sup>2</sup>), en plus d'être bordé d'une plaine inondable. Le Saint-Laurent prend sa source dans les Grands Lacs laurentiens. L'Outaouais est relativement riche en COD et, la morphologie de son bassin versant et son débit relativement faible le rendent plus sensible aux impacts de l'activité humaine que le Saint-laurent (les Grands Lacs en amont du Saint-Laurent retiennent la majeure partie des composés organiques produits par cette région peuplée).

La balance P-R a été évaluée au cours d'un cycle hydrologique dans le Paraná et durant la période libre de glace dans le Saint-Laurent, en utilisant deux approches indépendantes, d'une part, la mesure de la production algale brute (P) et de la respiration de la communauté (R) par la méthode de l'O<sub>2</sub> (Carignan *et al.* 1998), d'autre part, l'estimation des échanges gazeux (flux) d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> entre l'air et l'eau (Richey *et al.* 1988 ; Marino et Howarth 1993).

Le premier chapitre examine la balance P-R du Paraná et du Paraguay et le deuxième celle du Saint-Laurent et de l'Outaouais. Une comparaison générale de la balance P-R de ces quatre grandes rivières est présentée en guise de conclusion.

## **CHAPITRE 1**

### **LA BALANCE PRODUCTION-RESPIRATION DANS LE PARANÁ (CORRIENTES, ARGENTINE) EN AVAL DE LA CONFLUENCE AVEC LE PARAGUAY**

## RÉSUMÉ

La balance entre la production algale brute (P) et la respiration de la communauté (R) a été étudiée dans le Paraná à 30 km en aval de la confluence du Haut Paraná et du Paraguay, en période d'eaux hautes et d'eaux basses. Deux méthodes ont été utilisées pour évaluer la balance P-R, soient l'incubation de bouteilles claires et obscures (méthode de l'O<sub>2</sub>) et l'estimation des échanges gazeux (flux) d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> entre l'air et l'eau. Nos mesures de P, de R et de flux d'O<sub>2</sub> dans les eaux provenant du Haut Paraná (stations 1 à 3), ont indiqué que la balance P-R de ce système avait été influencée par le rapport  $z_{eu}/z_m$  de la profondeur de la zone euphotique ( $z_{eu}$ , 0,01l<sub>0</sub>) sur la profondeur moyenne ( $z_m$ ). Ainsi, le Haut Paraná a été autotrophe (P = 730 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>, R = 402 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) et sursaturé en O<sub>2</sub> (104,3%) à des  $z_{eu}/z_m$  élevés (basses eaux) et hétérotrophe (P = 115 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>, R = 547 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) et sous-saturé en O<sub>2</sub> (87,7%) à des  $z_{eu}/z_m$  faibles (hautes eaux). Le rapport P/R du Haut Paraná a été de 0,76 en moyenne (P = 403 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>, R = 530 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) et l'O<sub>2</sub> a été près du niveau de saturation (96,1%). Comme le niveau moyen du Paraná pendant l'étude a été supérieur de plus d'un mètre au niveau annuel moyen (1980-1996) et que le rapport P/R dépend du rapport  $z_{eu}/z_m$  ( $r^2 = 0,77$ ,  $p < 0,05$ ), lequel est directement contrôlé par le niveau de l'eau, il est possible qu'au cours d'une année de niveau d'eau moyen, la balance P-R du Haut Paraná tende à se rapprocher davantage de l'autotrophie. Dans l'ensemble, nos résultats pour le Haut Paraná suggèrent que la production algale locale a joué un rôle important dans l'apport d'énergie à la communauté de ce système. À l'une des stations établies dans le Paraná (station 6) et influencée surtout par les eaux du Paraguay (~70%), la production a été de 53 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> en moyenne et la respiration de 111 mgC m<sup>3</sup> j<sup>-1</sup> (soit une respiration de 855 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> à une  $z_m$  équivalente à celle du Haut Paraná). Malgré l'absence d'une estimation valable de la profondeur moyenne du Paraguay qui nous aurait permis de comparer directement P et R, les valeurs obtenues à la station 6 suggèrent que ce système est largement hétérotrophe. Une telle conclusion est supportée par l'observation d'une sous-saturation continue en O<sub>2</sub> (80,4% ± 4,8%) à cette même station. La dépendance étroite du Paraguay envers les sources externes de carbone organique n'est pas surprenante considérant son extrême turbidité ( $\epsilon > 18,40$  m<sup>-1</sup>) et le fait qu'il est en contact direct avec des sources majeures de carbone organique exogène (plaine inondable et le Pantanal).

## INTRODUCTION

L'évaluation de la production (P) et de la respiration (R) du carbone organique est essentielle à notre compréhension du cycle du carbone et de l'organisation trophique des écosystèmes aquatiques. Les écosystèmes autotrophes ( $P > R$ ) sont, en l'absence d'autres réactions, des sources d'O<sub>2</sub> pour l'atmosphère et des puits de CO<sub>2</sub> (Odum 1956). Inversement, les écosystèmes hétérotrophes ( $R > P$ ) sont des puits d'O<sub>2</sub> et des sources de CO<sub>2</sub>. Dans les milieux hétérotrophes, les organismes dépendent, en partie ( $R > P$ ) ou en majorité ( $R \gg P$ ), des sources externes de carbone organique (par exemple, le carbone organique particulaire ou dissous produit dans le bassin versant).

Des études récentes (del Giorgio *et al.* 1999 ; Duarte et Agusti 1998; del Giorgio *et al.* 1997; del Giorgio et Peters 1994, 1993) tendent à démontrer que les milieux peu productifs d'eau douce ou salée sont hétérotrophes. Duarte et Agusti (1998) ont comparé la production brute et la respiration de la communauté dans plusieurs écosystèmes (océans, lacs, rivières, marais). Ils ont observé que la respiration excédait systématiquement la production dans les milieux peu productifs ( $< 1,17 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ ) et, qu'à niveau de productivité égal, les rivières étaient davantage hétérotrophes que les lacs ou les océans. De même, del Giorgio *et al.* (1997) ont trouvé que le métabolisme bactérien dépassait largement la production algale (<sup>14</sup>C) dans les lacs oligotrophes, les estuaires et les océans, caractérisés par une production de 70 à 120  $\mu\text{gC L}^{-1} \text{ j}^{-1}$ . Cependant, Carignan *et al.* (2000) ont obtenu, pour un groupe de lacs oligotrophes, un rapport P/R médian de 1,7. Ces derniers soutiennent, avec d'autres, que l'hypothèse de l'hétérotrophie des milieux peu productifs reposerait sur des fondements méthodologiques incertains (Carignan *et al.* 2000 ; Geider 1997) ou sur une méthode d'analyse des données inappropriée (Williams 1998).

La production dans les grandes rivières tend à être faible (Singh et Singh 1996; Cole *et al.* 1992; Sinada et Karim 1984) et même négligeable (Wissmar *et al.* 1981 ; Lewis 1988) à cause de leur turbidité et profondeur souvent élevées. Selon l'hypothèse de l'hétérotrophie des milieux peu productifs (Duarte et Agusti 1998; del Giorgio *et al.* 1997), les grandes rivières devraient être nettement hétérotrophes. L'hétérotrophie des grandes rivières n'est pas

une hypothèse récente. Elle a été proposée en 1980 par Vanotte *et al.* avec le modèle du « river continuum concept » ou RCC. D'après le modèle du RCC, la communauté biotique des grandes rivières dépendraient principalement de la matière organique produite en amont et dans le bassin versant (la production locale étant négligeable). De ce modèle, Sedell *et al.* (1989) excluent les grandes rivières bordées d'une plaine inondable qui seraient mieux représentées par le « flood pulse concept » ou FPC de Junk *et al.* (1989). Selon le FPC, la source principale d'énergie de ces grandes rivières serait le carbone organique produit dans la plaine inondable. Ce carbone exogène serait transféré de la plaine inondable au cours d'eau lors de la phase des eaux descendantes (Richey *et al.* 1980). Bien que la plaine inondable dépende du cours d'eau pour l'apport en éléments nutritifs (Wetzel et Ward 1992), l'utilisation du terme carbone exogène est justifié dans ce cas-ci car elle permet de le distinguer du carbone produit dans le cours d'eau par les algues et les macrophytes (soit, le carbone endogène).

L'hypothèse de l'hétérotrophie des grandes rivières a rarement été vérifiée sur le terrain. L'observation, par Kempe (1982), de  $p\text{CO}_2$  élevées dans plusieurs grands cours d'eau (22) pourrait confirmer cette hypothèse si des études récentes (Jones et Mulholland 1998 ; Kling *et al.* 1991) n'avaient pas démontré que l'infiltration d'eau souterraine chargée en  $\text{CO}_2$  était une source importante de  $\text{CO}_2$  pour les rivières. Cependant, dans les quelques grands cours d'eau pour lesquels la production algale ( $^{14}\text{C}$ ) et la respiration de la communauté ont été mesurées, comme l'Amazone (Wissmar *et al.* 1981), l'Orinoco (Lewis *et al.* 1990 ; Lewis 1988) et l'Hudson (Findlay *et al.* 1991 ; Cole *et al.* 1992 ; Howarth *et al.* 1992), la respiration dépasse largement la production. L'hétérotrophie nette de l'Amazone et de l'Hudson a été confirmée par l'observation de flux nets d' $\text{O}_2$  de l'atmosphère vers l'eau (Richey *et al.* 1990 ; Howarth *et al.* 1992 ; Marino et Howarth 1993).

Afin d'élargir notre connaissance de la balance P-R des grandes rivières, nous avons étudié, en période d'eaux hautes et d'eaux basses, la balance P-R du Paraná (Argentine) en aval de sa confluence avec le Paraguay. La balance P-R a été évaluée en mesurant la production algale brute (P) et la respiration de la communauté (R) par la méthode de l' $\text{O}_2$  et en comparant ces mesures aux flux d' $\text{O}_2$  et de  $\text{CO}_2$  estimés à l'interface air-eau.

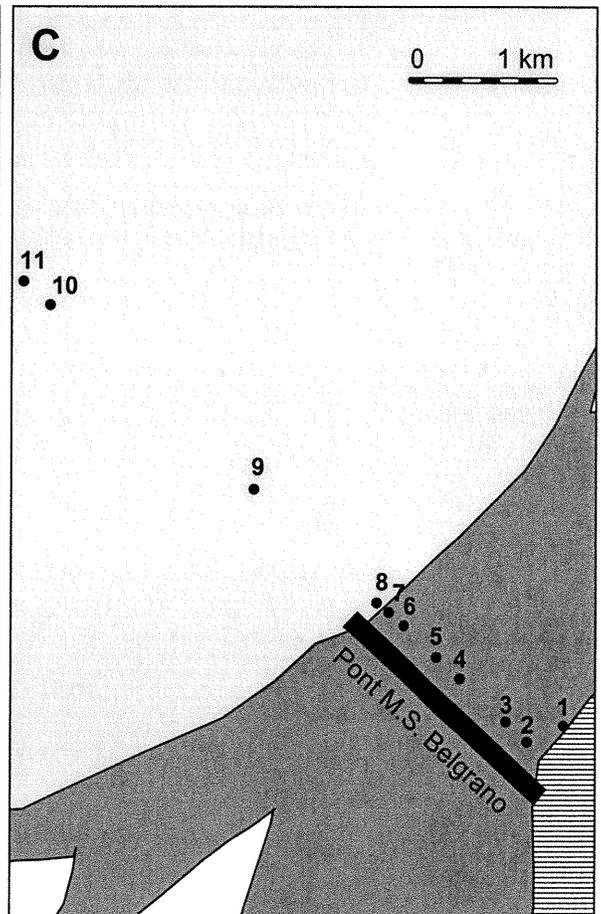
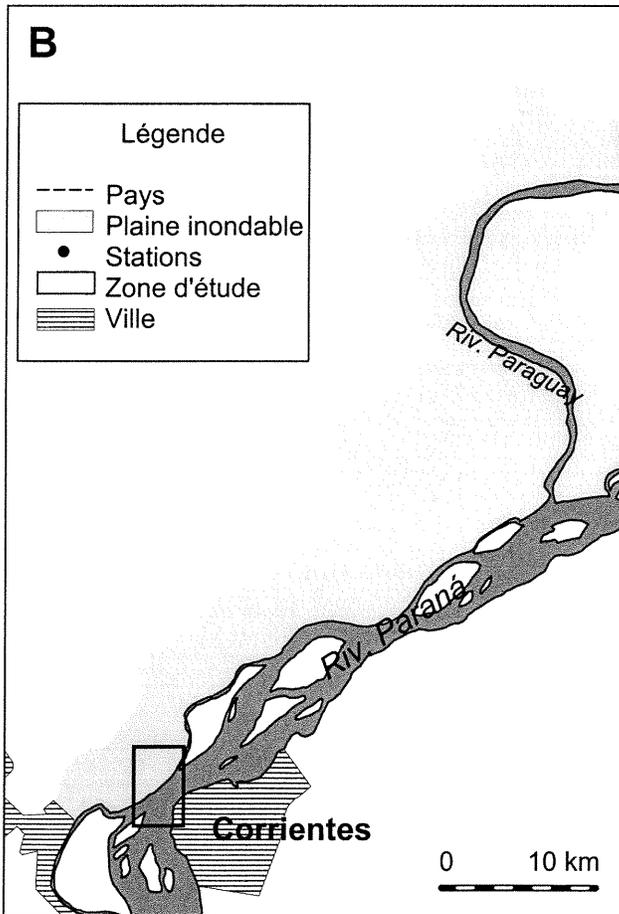
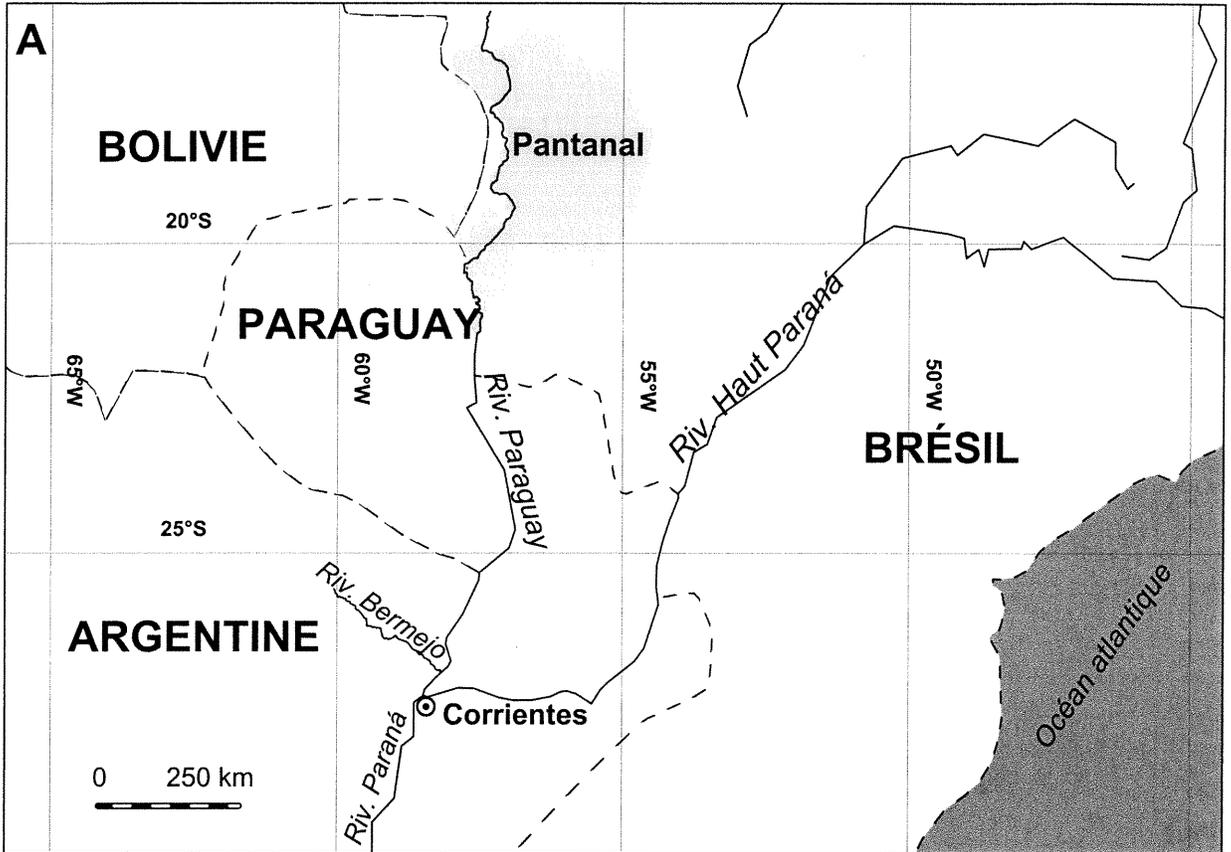
## SITE D'ÉTUDE

Le Paraná et le Paraguay drainent le second plus important bassin d'Amérique du Sud ( $2,8 \times 10^6 \text{ km}^2$ ) après celui de l'Amazone. Le Paraná est bordé d'une importante plaine inondable ( $120\,000 \text{ km}^2$ ). Il est également caractérisé par des crues irrégulières, pouvant se produire 1 à 3 fois par année et pouvant durer chaque fois entre 2 semaines et 3 mois (Carignan et Neiff 1992). L'écoulement du Paraná est interrompu par plusieurs barrages hydroélectriques qui auraient peu d'effet sur son régime hydrologique (Carignan et Neiff 1992). Les plus rapprochés de notre site d'étude sont, le barrage de Yacyretá (290 km en amont) et celui d'Itaipú (Brésil, ~ 1000 km en amont). Le Paraguay draine un vaste marécage, le Pantanal ( $140\,000 \text{ km}^2$ ) (fig. 1A) et est aussi bordé d'une plaine inondable (fig. 1B). À 100 km avant sa confluence avec le Haut Paraná, le Paraguay reçoit une importante quantité de sédiments du Bermejo qui fait augmenter son contenu en matière en suspension de 40 à  $575 \text{ mg L}^{-1}$  (Bonetto et Wais 1995) et réduire sa transparence au disque de Secchi de 70 à 15 cm.

Tableau I Caractéristiques physico-chimiques des rivières Paraná (avant la confluence avec le Paraguay), Paraguay (avant la confluence avec le Bermejo) et Bermejo. Sources : Bonetto et Wais (1995) ; (a) Bonetto (1976) ; (b) Zalocar de Domitrovic *et al.* (1982) ; (c) Pedrozo et Orfeo (1986) ; (d) Carignan et Vaithyanathan (1999) ; (e) Pedrozo *et al.* (1988).

	Paraná	Paraguay	Bermejo
	moy. (min.–max.)	moy. (min.–max.)	moy. (min.–max.)
Débit annuel ( $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$ )	13 500	4 600	900
$T_{\text{eau}}$ ( $^{\circ}\text{C}$ )	25 (18 – 31) (a)	(17 – 30) (b)	
MES ( $\text{mg L}^{-1}$ )	35 (c)	40	6 500 (c)
Secchi (cm)	50 (5 – 120) (c)	70	
$\text{PO}_4\text{-P}$ ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) (d)	9,9	12,4	61,1
$\text{NO}_3\text{-N}$ ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) (e)	257	109	263
$\text{NH}_4\text{-N}$ ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) (e)	89	122	103

Figure 1. Emplacement des différentes stations échantillonnées dans le fleuve Paraná (**C**), à 30 km en aval de la confluence du Haut Paraná et de la rivière Paraguay (**A** et **B**). Les stations 1 à 3 étaient situées dans la masse d'eau du Haut Paraná, longeant la rive gauche du Paraná, et les stations 4 à 7 étaient situées dans les eaux montrant différents degrés de mélange entre le Haut Paraná et le Paraguay. Les stations 8 à 11 étaient situées dans la plaine inondable.



À cause de l'importante turbidité du Paraná et du Paraguay, la production primaire y est surtout d'origine planctonique et, comme en témoignent les concentrations relativement élevées de l'azote inorganique et du phosphate (tableau I), n'est pas limitée par les éléments nutritifs (Carignan et Neiff 1992). Une description détaillée du Paraná et du Paraguay est disponible dans Bonetto et Wais (1995) et Bonetto (1986).

L'étude a été réalisée dans le Paraná, à 30 km en aval de la confluence du Haut Paraná et du Paraguay (fig. 1B et 1C), à la hauteur de la ville de Corrientes (27°27'S; 58°55'O). L'eau en provenance du Haut Paraná, s'écoulant le long de la rive gauche du Paraná, et celle en provenance du Paraguay, longeant la rive droite, se mélangent complètement seulement 200 à 400 km en aval de leur confluence (Bonetto et Wais 1995). En amont du site d'étude, la plaine inondable du Paraná est peu développée, représentant seulement 1% (~ 1 200 km<sup>2</sup>) de la superficie totale de la plaine inondable bordant le fleuve. Plus de la moitié (53%) de la superficie inondable en amont du site d'étude se retrouve sur la rive droite du Paraná, 13% sur la rive gauche et le reste sur les îles (communication personnelle de J.J. Neiff). Sept stations ont été établies entre les rives du Paraná (fig. 1C). Ces stations ont été échantillonnées entre le 26 novembre 1996 et le 25 février 1997. Les stations 1 à 3 étaient établies dans les eaux provenant du Haut Paraná tandis que les stations 4 à 7 étaient situées dans les eaux montrant différents degrés de mélange entre le Haut Paraná et le Paraguay (fig. 1C). Au pic de la crue, 4 stations additionnelles ont été établies dans la plaine inondable, soient les stations 8 à 11 (fig. 1C).

## **MATÉRIEL ET MÉTHODES**

### *Mesure de la production algale et de la respiration de la communauté*

La production algale brute (P) et la respiration de la communauté (R) ont été mesurées à la station 1, à six dates. Les mesures ont été effectuées par la méthode de l'O<sub>2</sub>, après incubation dans des bouteilles claires et obscures, tel que décrit par Carignan *et al.* (1998). Les bouteilles ont été incubées à 5 profondeurs dans un bassin extérieur de 1 m de profondeur, dont la turbidité avait préalablement été ajustée de façon à fournir un gradient

lumineux variant environ d'un facteur 100 entre la surface et le fond. Les bouteilles claires ont été incubées entre 11:00 et 14:00 et les bouteilles noires pendant 12 heures. La production et la respiration ont été mesurées à  $\pm 2^\circ\text{C}$  de la température *in situ*.

Le modèle de Fee (1990) a été utilisé pour ajuster la réponse photosynthétique des algues ( $P$ ,  $\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) à l'intensité de la lumière ( $I$ ,  $\mu\text{Einst m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (courbe  $P$  vs  $I$ ) et estimer l'efficacité photosynthétique ( $\alpha^B$ ,  $\text{mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1} / \mu\text{Einst m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) et la capacité photosynthétique maximale ( $P^B_m$ ,  $\text{mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ). La production quotidienne de la colonne d'eau ( $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) a été calculée en intégrant les courbes  $P$  vs  $I$  en fonction de la profondeur et de l'intensité de la lumière incidente *in situ* (Fee 1990). Nous n'avons pas considéré la photoinhibition dans l'ajustement du modèle de Fee (1990) aux données de  $P$  vs  $I$ , ce qui a un effet négligeable sur nos estimations de production compte tenu du peu de photoinhibition observé. La  $\text{Chl } a$  ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ), le coefficient d'extinction lumineuse ( $\varepsilon$ ,  $\text{m}^{-1}$ ), et  $\alpha^B$  et  $P^B_m$  mesurés à la station 1 (et parfois à la station 3 pour  $\varepsilon$ ) ont été utilisés pour calculer la production quotidienne à cette station. La production quotidienne a aussi été estimée à la station 6, à partir de la  $\text{Chl } a$  et de  $\varepsilon$  mesurés à cette station et des valeurs de  $\alpha^B$  et  $P^B_m$  mesurées à la station 1, bien que ces dernières diffèrent sûrement de celles que nous aurions mesurées à la station 6, étant donné la différence de communautés algales observée entre ces deux stations (Bonetto 1983). Cependant, compte tenu de l'extrême turbidité de l'eau à la station 6, l'utilisation de  $\alpha^B$  et  $P^B_m$  mesurés à la station 1 pour y estimer la production a sans doute peu d'effet sur la représentativité des valeurs ainsi obtenues. Un quotient photosynthétique ( $\text{Q.P.} = \Delta\text{O}_2/\Delta\text{CO}_2$ ) de 1,25 a été utilisé pour transformer la production ou la consommation d' $\text{O}_2$  en équivalents carbone (Williams et Robertson 1991). Les taux volumétriques de respiration ont été multipliés par la hauteur moyenne de la colonne d'eau ( $z_m$ , m) pour les transformer en taux superficiels.

#### *Estimation de la profondeur moyenne ( $z_m$ ) du Paraná*

La hauteur moyenne de la colonne d'eau du Paraná ( $z_m$ , m) a été estimée pour une distance de 290 km en amont du site d'étude, correspondant à la distance entre la ville de Corrientes et le barrage hydroélectrique de Yacyretá. L'estimation a procédé comme suit : d'abord, deux relations empiriques entre  $z_m$  et la largeur du lit ont été établies à partir de

profils bathymétriques transversaux, une première pour les 30 km compris entre le site d'étude et la confluence du Paraná et du Paraguay ( $r^2 = 0,93$ ,  $n = 4$ ), et une seconde pour les 260 km compris entre la confluence et Yacyretá ( $r^2 = 1$ ,  $n = 2$ ). Les largeurs moyennes respectives des tronçons de 30 km et de 260 km ont été mesurées sur des cartes à l'échelle 1:250 000 et utilisées afin d'estimer leur  $z_m$  respective à partir de leur relation  $z_m$  vs. largeur. La  $z_m$  du tronçon de 290 km a été calculée à partir des estimations précédentes de  $z_m$  :

$$z_{m\ 290} = (30/290)z_{m\ 30} + (260/290)z_{m\ 260} \quad (1)$$

Cette estimation de  $z_m$ , correspondant à un niveau d'eau donné (celui auquel a été évalué les profils bathymétriques), a dû être ajustée dans le calcul de la respiration par unité de surface pour tenir compte des variations quotidiennes du niveau d'eau (les valeurs de niveau d'eau provenant de la Préfecture navale de Corrientes). L'estimation de  $z_m$  a été utilisée avec le coefficient d'extinction lumineuse ( $\varepsilon$ ,  $m^{-1}$ ) et l'intensité lumineuse incidente ( $I_0$ ,  $Einst\ m^{-2}\ j^{-1}$ ) pour calculer l'intensité lumineuse moyenne de la colonne d'eau ( $I_{moy}$ ,  $Einst\ m^{-2}\ j^{-1}$ ) [tiré de Carignan et Planas (1994)] :

$$I_{moy} = I_0 [ 1 - e(-\varepsilon \cdot z_m) ] / (\varepsilon \cdot z_m) \quad (2)$$

#### *Estimation des flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> à l'interface air-eau*

Les échanges gazeux (flux) d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> entre l'air et l'eau ont été estimés aux stations 1 à 7 à huit dates, espacées d'une à trois semaines. Au pic de la crue, les flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> ont aussi été estimés aux stations 8 à 11 situées dans la plaine inondable (fig. 1C). À chacune de ces stations, des échantillons d'eau ont été récoltés entre 9 :30 et 11 :30 pour mesurer les concentrations en O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub> et Chl *a*. La respiration de la communauté (R) et le coefficient d'extinction lumineuse ( $\varepsilon$ ) ont également été mesurés, mais aux stations 3 et 6 seulement.

Les flux des gaz à l'interface air-eau ont été estimés à partir du modèle de la couche stagnante :

$$F = D( C_{\text{eau}} - C_{\text{sat}} ) / dz \quad (3)$$

où,  $F$ , représente le flux ( $\text{mol cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $D$ , le coefficient de diffusion moléculaire du gaz ( $\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$ ),  $C_{\text{eau}}$  et  $C_{\text{sat}}$ , la concentration du gaz dans l'eau et à saturation respectivement ( $\text{mol cm}^{-3}$ ) et  $dz$ , l'épaisseur de la couche stagnante où la diffusion est moléculaire (cm). Devol et al. (1987) ont estimé  $dz$  à 0,005 cm dans l'Amazonie, de même que Bansal (1973) dans le Mississippi. Cette même valeur de  $dz$  a été utilisée dans cette étude. La concentration en  $\text{O}_2$  à saturation a été calculée à partir de la température de l'eau ( $^{\circ}\text{C}$ ) et de la pression barométrique moyenne mesurée pendant la période de l'étude ( $100,19 \pm 0,47$  (écartype) kPa) (Hitchman 1978). La concentration en  $\text{CO}_2$  à saturation ( $[\text{CO}_2]_{\text{sat}}$ ,  $\text{mmol m}^{-3}$ ), a été calculée à partir de la relation :

$$[\text{CO}_2]_{\text{sat}} = p\text{CO}_2 K_{\text{H}} \quad (4)$$

où  $p\text{CO}_2$  représente la pression partielle du  $\text{CO}_2$  à l'équilibre ( $365 \mu\text{atm}$ ) et  $K_{\text{H}}$  la constante de solubilité des gaz de Henry ( $\text{M atm}^{-1}$ ) calculée à partir de la température de l'eau (Stumm et Morgan 1981). À l'instar des mesures de  $P$  et  $R$ , un quotient photosynthétique de 1,25 a été utilisé pour transformer les flux d' $\text{O}_2$  en flux de  $\text{CO}_2$ . Les flux ont été exprimés comme les mesures de  $P$  et  $R$ , c'est-à-dire en  $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ .

La représentativité de la balance  $P$ - $R$  estimée à partir d'une évaluation ponctuelle des flux d' $\text{O}_2$  et de  $\text{CO}_2$  à l'interface air-eau dépend de l'amplitude de la variation quotidienne de la concentration de ces gaz et de l'heure choisie pour cette évaluation. Ainsi, deux cycles journaliers de la concentration en  $\text{O}_2$  et en  $\text{CO}_2$  ont été évalués à la station 1. Les échantillons d'eau pour la détermination de l' $\text{O}_2$ , du  $\text{CO}_2$  et de la  $\text{Chl } a$  ont été récoltés à intervalle de 3 à 6 heures pendant un cycle de 24 heures.

#### *Effet du barrage de Yacyretá sur la saturation en $\text{O}_2$ .*

Certains déversoirs de barrages peuvent entraîner une sursaturation des eaux en  $\text{O}_2$  pouvant persister assez loin en aval. Un effet possible du barrage de Yacyretá sur la teneur en  $\text{O}_2$  mesurée au site d'étude, à 290 km en aval du barrage, a été vérifié le 28 décembre

1996 à un niveau de 5,8 m en eaux montantes. La masse d'eau centrale du Paraná a été échantillonnée pour l'O<sub>2</sub>, le CO<sub>2</sub> et la Chl *a* à six endroits répartis sur une distance de 355 km en amont du site d'étude, dans un mode quasi-Lagrangien.

### Analyses

La concentration en O<sub>2</sub> a été déterminée par la méthode de Winkler en suivant les étapes décrites dans Carignan *et al.* (1998), sauf qu'un standard de bi-iodate KH(IO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> 0,0250 ± 0,0002 N a été utilisé. La température de l'eau (°C) et le pH ont été mesurés directement sur le terrain avec un pH-mètre Hanna HI 9025 à une précision de ± 0,5 °C et ± 0,01 unité pH. L'alcalinité a été déterminée par titration Gran (Wetzel et Likens 1991). La concentration en CO<sub>2</sub> ([CO<sub>2</sub>], mmol m<sup>-3</sup>) a été calculée à partir de l'alcalinité (éq. L<sup>-1</sup>) et du pH par l'équation suivante :

$$[\text{CO}_2] = \alpha_0 [ (\text{Alc.} + [\text{H}^+] - K_{\text{H}_2\text{O}}/[\text{H}^+]) / (\alpha_1 + 2\alpha_2) ] \quad (5)$$

les constantes  $\alpha_0$ ,  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$  étant calculées à partir du pH et de la température de l'eau ( $K_{\text{H}_2\text{O}} = 10^{-14} \text{ mol}^2 \text{ L}^{-2}$ ) (Stumm et Morgan 1981). Les échantillons destinés au dosage de la Chl *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) ont été filtrés sur des filtres en fibres de verre Gelman A/E. La Chl *a* a été mesurée par fluorométrie après extraction dans l'acétone 90 % et a été corrigée pour les phéopigments (APHA 1985). Les intensités lumineuses dans l'air et dans l'eau ont été mesurées à l'aide de capteurs Li-Cor LI-190 et LI-192 SA reliés à un photomètre LI-1000. La pression barométrique a été mesurée avec le baromètre AIR-HB-2A (Atmospheric instrumentation research inc.). Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel Statgraphics Plus version 4,0.

## RÉSULTATS

### Alcalinité et $\varepsilon$

Au site d'étude, situé à 30 km en aval de la confluence du Haut Paraná et du Paraguay, nos mesures d'alcalinité montrent que seul le Haut Paraná était encore représenté par une masse d'eau « pure » (fig. 2). Cette masse d'eau a été captée aux stations 1 à 3 situées près

de la rive gauche du Paraná (fig. 1C). Le gradient d'alcalinité observé de la station 4 à la station 7 (fig. 2) est le résultat du mélange du Haut Paraná, d'alcalinité faible ( $0,34 \pm 0,01$  (écartype) méq. L<sup>-1</sup>), avec le Paraguay, d'alcalinité élevée. À la station 7, située près de la rive droite du Paraná (fig. 1C), l'alcalinité a culminé avec une valeur de  $0,78 \pm 0,18$  méq. L<sup>-1</sup> (fig. 2). À la station 6, le degré de mélange des deux rivières a été d'environ 30% d'eau du Haut Paraná et 70% d'eau du Paraguay. À cause de l'influence du Paraguay à la station 6, nous avons mesuré à cette station un coefficient d'extinction lumineuse ( $\varepsilon = 18,40$  m<sup>-1</sup>) 7 fois plus élevé qu'à la station 1 (fig. 2, tableau II).

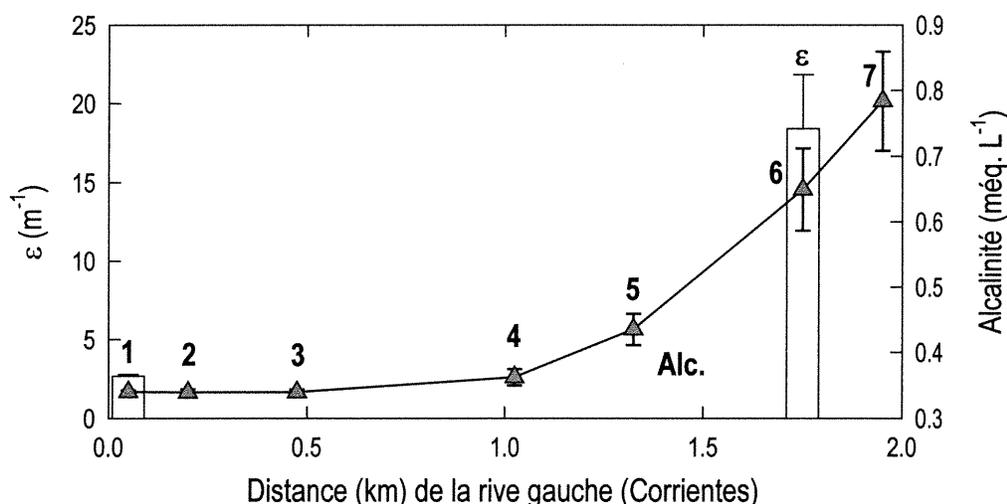


Figure 2. Valeurs moyennes ( $\pm$  erreur-type) d'alcalinité ( $\blacktriangle$ , méq. L<sup>-1</sup>) et du coefficient d'extinction lumineuse ( $\varepsilon$ , barres verticales, m<sup>-1</sup>) mesurées aux stations 1 à 7 entre le 26 novembre 1996 et le 25 février 1997.

### $P^B_m$ et $\alpha^B$

Le modèle de Fee (1990) a permis de bien caractériser la réponse photosynthétique des algues du Haut Paraná à la lumière (fig. 3). Dans l'ensemble, les courbes P vs I du taux de photosynthèse (P, mgC m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>) en fonction de l'intensité lumineuse (I,  $\mu$ Einst m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) ont montré peu ou pas de photoinhibition (fig. 3). Aussi, malgré la turbidité élevée du Haut Paraná ( $\varepsilon = 2,67$  m<sup>-1</sup>), ces courbes ont été caractérisées par des capacités photosynthétiques maximales ( $P^B_m$ ) élevées. Enfin, nos valeurs d'efficacité photosynthétique ( $\alpha^B$ ) et de  $P^B_m$  sont

semblables à celles obtenues par Carignan et Planas (1994) par la méthode du  $^{14}\text{C}$  dans les lacs de la plaine inondable du Paraná.

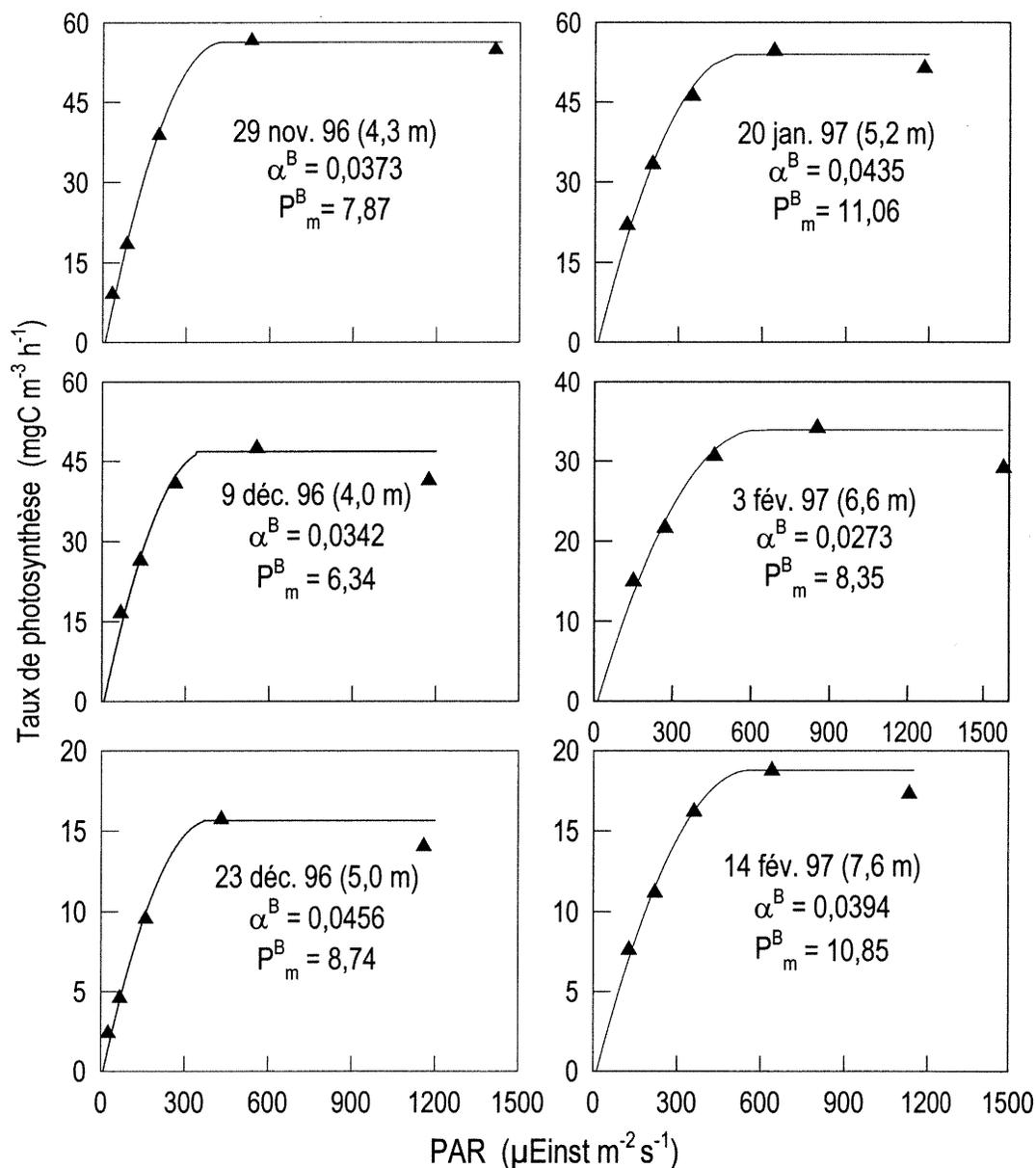


Figure 3. Taux de photosynthèse des algues de la station 1 ( $P$ ,  $\text{mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$ ) en fonction de l'intensité lumineuse ( $I$ ,  $\mu\text{Einst m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) à différentes dates. Les données  $P$  vs  $I$  ont été ajustées au modèle de Fee (1990) afin d'estimer l'efficacité photosynthétique ( $\alpha^B$ ,  $\text{mgC mgChl a}^{-1} \text{h}^{-1} / \mu\text{Einst m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et la capacité photosynthétique maximale ( $P_m^B$ ,  $\text{mgC mgChl a}^{-1} \text{h}^{-1}$ ). Un Q.P. de 1,25 a été utilisé pour transformer la production d' $\text{O}_2$  en équivalents carbone.

Tableau II. Valeurs des principales variables mesurées ou estimées à la station 1, située dans les eaux provenant du Haut Paraná, et à la station 6, influencée par les eaux du Paraguay, entre le 26 novembre 1996 et le 25 février 1997.

	Station 1	Station 6
	moy. (min. – max.)	moy. (min. – max.)
T (°C)	28,5 (25,4 – 31,0)	29,3 (26,8 – 31,7)
Alcalinité (még. L <sup>-1</sup> )	0,34 (0,33 – 0,37)	0,62 (0,46 – 0,89)
pH	7,29 (7,00 – 7,50)	7,44 (7,10 – 8,12)
z <sub>m</sub> (m)	7,7 (6,1 – 9,8)	
I <sub>0</sub> (Einst m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	49,7 (5,6 – 71,2)	49,7 (5,6 – 71,2)
ε (m <sup>-1</sup> )	2,67 (2,08 – 3,96)	18,40 (7,96 – 27,47)
I <sub>moy</sub> (Einst m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	2,6 (0,2 – 5,2)	
Chl a (µg L <sup>-1</sup> )	4,7 (1,3 – 11,0)	3,8 (1,8 – 6,4)
P <sup>B</sup> <sub>m</sub> (mgC mgChl a <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	9,03 (6,34 – 11,06)	
α <sup>B</sup> (1)	0,0393 (0,0273 – 0,0456)	
R (mmolO <sub>2</sub> m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup> )	0,299 (0,174 – 0,477)	0,482 (0,321 – 0,929)
R (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	530 (290 – 955)	
P (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	403 (19 – 1034)	53 (~0 – 163)
P-R (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	-127 (-797 – 572)	
P/R	0,76 (0,04 – 2,23)	
%O <sub>2</sub>	96,1 (87,7 – 104,3)	80,4 (73,3 – 93,3)
%CO <sub>2</sub>	355 (171 – 678)	523 (112 – 794)
flux O <sub>2</sub> (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	-308 (-1 059 – 462)	-1 734 (-2 392 – -558)
flux CO <sub>2</sub> (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	1 217 (349 – 2 748)	2 020 (59 – 3 309)

(1) : α<sup>B</sup> est en mgC mgChl a<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>/µEinst m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>

#### *Relation entre la Chl a et la lumière*

Malgré la turbidité élevée du Haut Paraná ( $\varepsilon = 2,67 \text{ m}^{-1}$ ), les P<sup>B</sup><sub>m</sub> élevés mesurés à la station 1 (fig. 3) suggèrent que le phytoplancton n'est pas adapté à des conditions de faible lumière (Falkowski 1980). C'est pourquoi, il ne faut pas se surprendre qu'une relation

négative, plutôt que positive, ait été observée entre la Chl *a* (fig. 4D) et le coefficient d'extinction lumineuse ( $\epsilon$ , fig. 4C) dans le Haut Paraná (tableau III). Une relation positive entre la Chl *a* et  $\epsilon$  aurait été attendue dans le cas contraire d'une adaptation des algues. En rivière, à l'inverse de ce qui se produit en lac, il semble que les algues n'aient pas tendance à s'adapter aux conditions de faible lumière, impliquant qu'il serait plus avantageux pour elles de maintenir une capacité photosynthétique élevée dans le but de maximiser l'absorption de lumière lors des courtes périodes d'exposition à la lumière (soit, lorsqu'elles se trouvent près de la surface) (Carignan et Planas 1994). Donc, la relation négative entre la Chl *a* et  $\epsilon$  à la station 1 reflète une augmentation de la croissance algale en réponse à une disponibilité accrue de lumière.

L'utilisation de  $\epsilon$  pour quantifier la disponibilité de la lumière pour la photosynthèse est incomplète en rivière car, dans un milieu où les algues circulent du haut en bas de la colonne d'eau, non seulement  $\epsilon$ , mais aussi la hauteur de la colonne d'eau peut affecter la quantité de lumière disponible. À la fig. 4, l'on peut constater que la Chl *a* à la station 1 a été influencée par le niveau d'eau du Paraná (fig. 4A), lequel détermine la hauteur moyenne de la colonne d'eau ( $z_m$ ) (tableau III). Il n'y a pas eu de relation significative entre  $\epsilon$  et le niveau d'eau à cette station ( $p > 0,05$ ). En utilisant le rapport  $z_{eu}/z_m$  de la profondeur de la zone euphotique ( $z_{eu}$ , 0,011 $l_0$ ) sur la hauteur moyenne de la colonne d'eau ( $z_m$ ) pour quantifier la disponibilité de la lumière pour la photosynthèse (Grobbelaar 1985 ; Alpine et Cloern 1988) l'on trouve que la proportion expliquée de la variabilité de la Chl *a* passe d'un  $r^2$  de 0,36 avec  $\epsilon$ , à un  $r^2$  de 0,64 avec  $z_{eu}/z_m$  (tableau III). Il est possible d'expliquer une part plus grande encore de la variabilité de la Chl *a* en utilisant l'intensité lumineuse moyenne de la colonne d'eau ( $I_{moy} = I_0 z_{eu}/z_m/4,61$ ) qui permet d'intégrer les variations à la fois de  $\epsilon$ , de  $z_m$  et de l'intensité lumineuse incidente ( $I_0$ ). Pour ce faire, toutefois, il faut utiliser dans le calcul de  $I_{moy}$  les intensités lumineuses incidentes ( $I_0$ ) des jours précédant l'échantillonnage de la Chl *a*, car, en utilisant  $I_0$  mesurée le jour même de l'échantillonnage de la Chl *a* dans le calcul de  $I_{moy}$ , nous ne trouvons pas de relation significative entre la Chl *a* et  $I_{moy}$  ( $p > 0,05$ ). Ainsi, la Chl *a* mesurée à la station 1 a été reliée significativement avec  $I_{moy}$  calculée à partir de  $I_0$  de la veille (soit  $I_{moy-1}$  au tableau III), de même qu'avec  $I_{moy}$  calculée à partir de la moyenne des  $I_0$  de la veille et de l'avant-veille (soit  $I_{moy-2}$  au tableau III) et ainsi de suite (tableau III). La relation la

plus forte (c'est-à-dire le plus grand  $r^2$ ) a été observée entre la Chl *a* et  $I_{moy}$  calculée à partir de la moyenne des  $I_0$  des quatre jours précédant l'échantillonnage ( $I_{moy-4}$ ) (fig. 6, tableau III).

Tableau III. Relations significatives ( $p > 0,05$ ) obtenues entre différentes variables mesurées à la station 1. La Chl *a* est en  $\mu\text{g L}^{-1}$ , le coefficient d'extinction lumineuse ( $\epsilon$ ) en  $\text{m}^{-1}$  et le niveau d'eau du Paraná en m. Les intensités lumineuses moyennes de la colonne d'eau, calculée à partir de l'intensité lumineuse incidente quotidienne ( $I_0$ ) de la veille, soit  $I_{moy-1}$ , ou de la moyenne des  $I_0$  de la veille et de l'avant-veille, soit  $I_{moy-2}$ , et ainsi de suite, sont en  $\text{Einst m}^{-2} \text{j}^{-1}$ . Les flux d' $\text{O}_2$  et de  $\text{CO}_2$  estimés à l'interface air-eau sont en  $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ . L'abréviation ES désigne l'erreur standard, *a* désigne l'ordonnée à l'origine et *b* la pente de la droite. Un Q.P. de 1,25 a été utilisé pour transformer la production d' $\text{O}_2$  en équivalents carbone.

Y	X	a ± ES	b ± ES	n	$r^2$	p
Chl <i>a</i>	$\epsilon$	12,21 ± 2,24	-2,80 ± 0,83	22	0,36	0,003
Chl <i>a</i>	niv	12,61 ± 1,85	-1,43 ± 0,34	24	0,44	0,0004
Chl <i>a</i>	$Z_{eu}/Z_m$	-3,06 ± 1,34	32,42 ± 5,39	22	0,64	< 0,0001
Chl <i>a</i>	$I_{moy-1}$	2,15 ± 1,05	0,91 ± 0,33	22	0,27	0,012
Chl <i>a</i>	$I_{moy-2}$	0,92 ± 0,88	1,40 ± 0,30	22	0,53	0,0001
Chl <i>a</i>	$I_{moy-3}$	-0,31 ± 0,69	1,90 ± 0,24	22	0,76	< 0,0001
Chl <i>a</i>	$I_{moy-4}$	-1,07 ± 0,54	2,18 ± 0,19	22	0,87	< 0,0001
Chl <i>a</i>	$I_{moy-5}$	-1,48 ± 0,64	2,31 ± 0,22	22	0,84	< 0,0001
Chl <i>a</i>	$I_{moy-6}$	-1,53 ± 0,71	2,31 ± 0,25	22	0,82	< 0,0001
Chl <i>a</i>	$I_{moy-7}$	-1,81 ± 0,69	2,45 ± 0,25	21	0,84	< 0,0001
P/R	$Z_{eu}/Z_m$	-1,49 ± 0,66	9,23 ± 2,52	6	0,77	0,022
flux $\text{O}_2$	niv	1 482 ± 355	-336 ± 62	10	0,78	0,0006
flux $\text{O}_2$	$Z_{eu}/Z_m$	-1 657 ± 364	5 202 ± 1 375	9	0,67	< 0,01
flux $\text{O}_2$	Chl <i>a</i>	-1 075 ± 146	133 ± 25	10	0,78	0,0007
flux $\text{CO}_2$	niv	-2728 ± 378	712 ± 66	10	0,93	< 0,0001
flux $\text{CO}_2$	$Z_{eu}/Z_m$	3720 ± 862	-10 091 ± 3 254	9	0,58	0,017
flux $\text{CO}_2$	Chl <i>a</i>	2 363 ± 406	-216 ± 70	10	0,54	0,015

Des concentrations semblables en Chl *a* ont été mesurées aux stations 1 et 6, malgré

une plus faible pénétration de la lumière à la station 6 (un  $\varepsilon$  7 fois plus élevé en moyenne) (tableau II). Contrairement à la station 1, la Chl *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) n'a pas été reliée à  $I_{\text{moy}}$  à la station 6, mais seulement au niveau d'eau du Paraná (m) :

$$\text{Chl } a = (9,7 \pm 1,6) - (1,05 \pm 0,29)\text{niv.}, r^2 = 0,69, n = 8 \text{ et } p = 0,01 \quad (6)$$

### *Production et respiration*

La production algale brute mesurée à la station 1 a été 8 fois plus importante que celle estimée à la station 6. Cet écart important de productivité entre les stations 1 et 6 n'est pas dû à une différence de biomasse algale (Chl *a*, tableau II) mais, à une différence marquée de turbidité entre les deux masses d'eau où se trouvaient les stations 1 et 6. Par unité de volume ( $\text{m}^{-3}$ ), la respiration a été environ 2 fois plus importante à la station 6 qu'à la station 1 et aussi plus variable durant la période d'étude (tableau II). Il y a eu un pic de respiration à la station 6 lors du retrait des eaux de la plaine inondée du Paraná en janvier (fig. 5F). Contrairement à la station 6, la respiration à la station 1 n'a pas augmenté en janvier (fig. 4E).

### *Balance P-R*

Une relation entre le rapport P/R de la production algale brute (P) sur la respiration de la communauté (R) et le rapport  $z_{\text{eu}}/z_{\text{m}}$  a été observée à la station 1 (fig. 7, tableau III). À cette station, la balance entre la production et la respiration a varié entre l'autotrophie nette ( $P > R$ ) à des  $z_{\text{eu}}/z_{\text{m}}$  élevés (basses eaux) et l'hétérotrophie nette ( $R > P$ ) à des  $z_{\text{eu}}/z_{\text{m}}$  faibles (hautes eaux) (fig. 4E et 4F). L'autotrophie implique que la production algale a représenté la source principale d'énergie de la communauté du Haut Paraná, alors que l'hétérotrophie implique que d'autres sources de carbone organique ont également contribué à l'apport d'énergie à cette communauté. Au cours de la période étudiée, une consommation nette moyenne de  $127 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  ( $P/R = 0,76$ ) et globale de  $12 \text{ gC m}^{-2}$  a été mesurée à la station 1. À la station 6, la production a été de  $53 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en moyenne et la respiration de  $111 \text{ mgC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ , soit l'équivalent d'une respiration de  $855 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  à une profondeur moyenne égale à celle du Haut Paraná (fig. 5E et 5F, tableau II). Malheureusement, l'absence d'une estimation valable de la profondeur moyenne du Paraguay ne nous permet pas de comparer directement P et R pour cette station.

Figure 4. Coefficient d'extinction lumineuse ( $\epsilon$ ,  $m^{-1}$ ), Chl *a* ( $\mu g L^{-1}$ ), production algale brute (P,  $mgC m^{-2} j^{-1}$ ), respiration de la communauté (R,  $mgC m^{-2} j^{-1}$ ) et flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> à l'interface air-eau ( $mgC m^{-2} j^{-1}$ ) estimés à la station 1 (Haut Paraná) entre le 26 novembre 1996 et le 25 février 1997. Le niveau d'eau (m) du Paraná et l'intensité lumineuse incidente ( $I_0$ ,  $Einst m^{-2} j^{-1}$ ) sont également présentés.

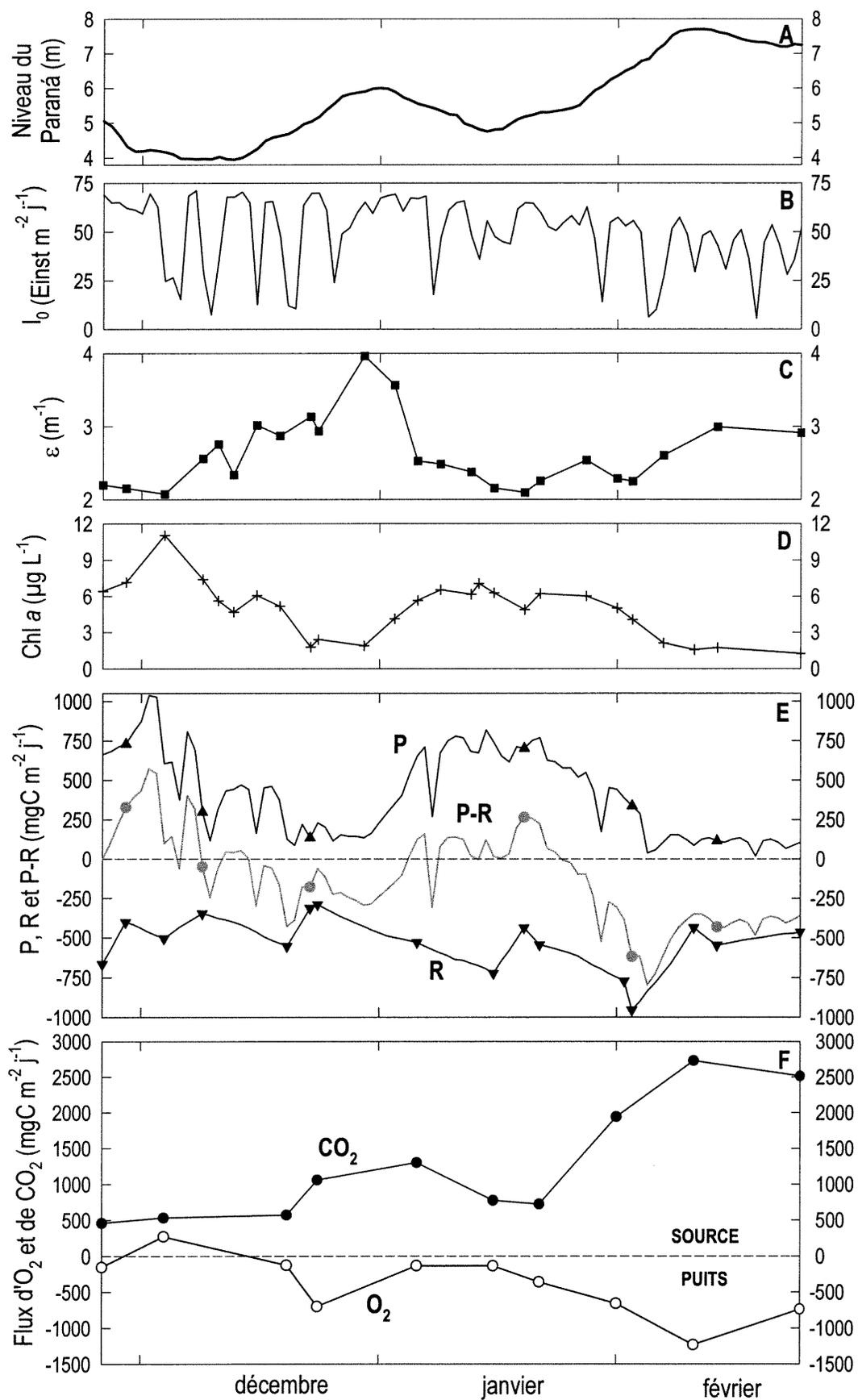
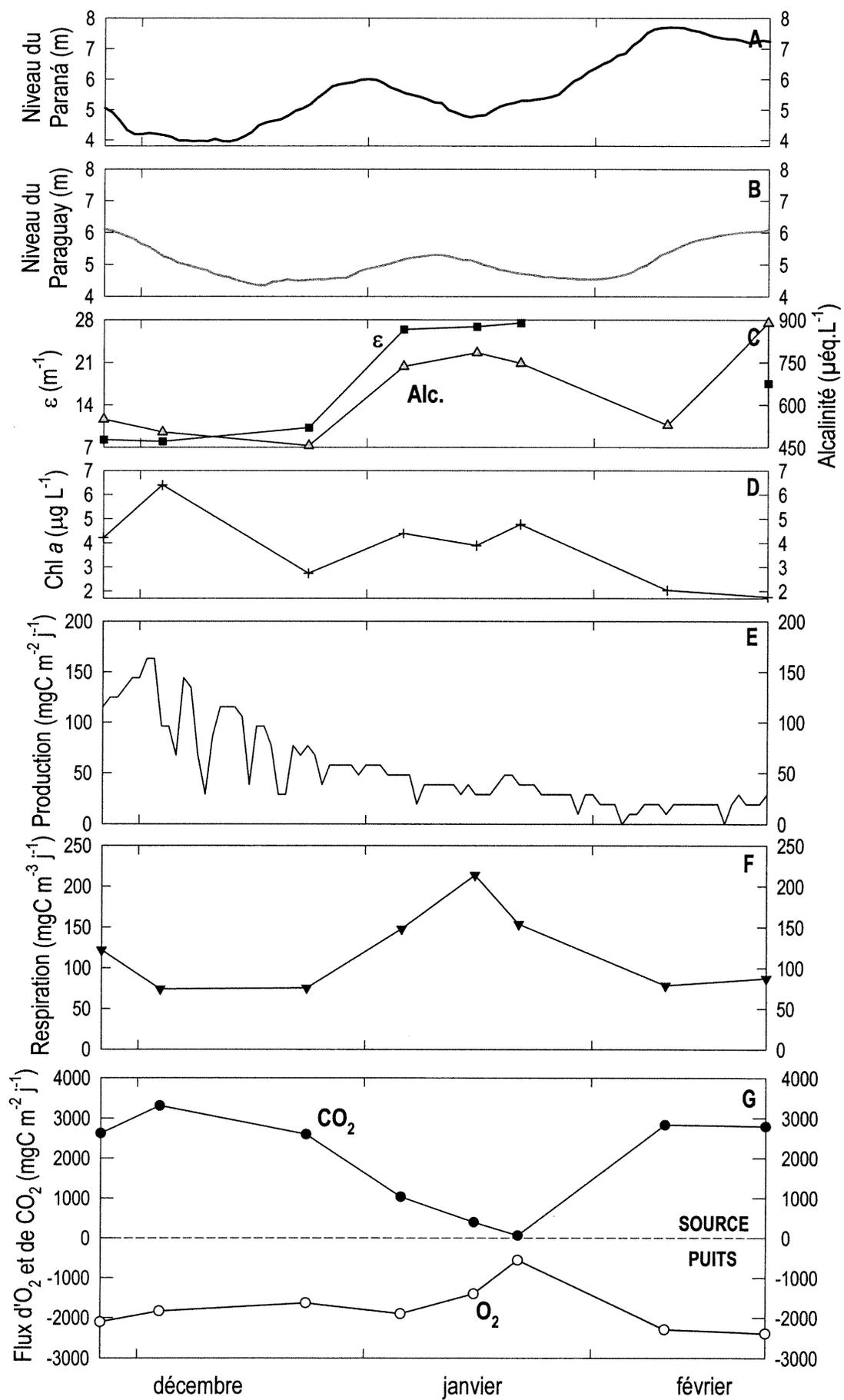


Figure 5. Alcalinité ( $\mu\text{eq. L}^{-1}$ ), coefficient d'extinction lumineuse ( $\epsilon$ ,  $\text{m}^{-1}$ ), Chl *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ), respiration de la communauté ( $R$ ,  $\text{mgC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ ), production algale brute ( $P$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) et flux d' $\text{O}_2$  et de  $\text{CO}_2$  à l'interface air-eau ( $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) estimés à la station 6 (Paraguay) entre le 26 novembre 1996 et le 25 février 1997. Les niveaux d'eau (m) du Paraná et du Paraguay sont également présentés.



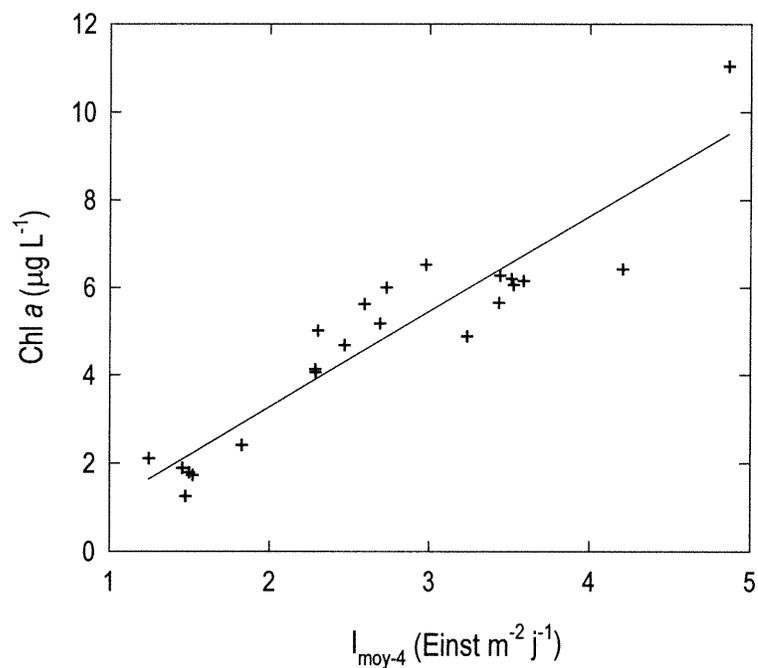


Figure 6. Relation obtenue, à la station 1, entre la Chl  $a$  ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) et l'intensité lumineuse moyenne de la colonne d'eau calculée à partir de l'intensité lumineuse incidente moyenne des quatre jours précédant l'échantillonnage de la Chl  $a$  ( $I_{\text{moy-4}}$ ,  $\text{Einst m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ).  $\text{Chl } a = (-1,07 \pm 0,54) + (2,18 \pm 0,19)I_{\text{moy-4}}$ ,  $r^2 = 0,87$ ,  $n = 22$ ,  $p < 0,0001$ .

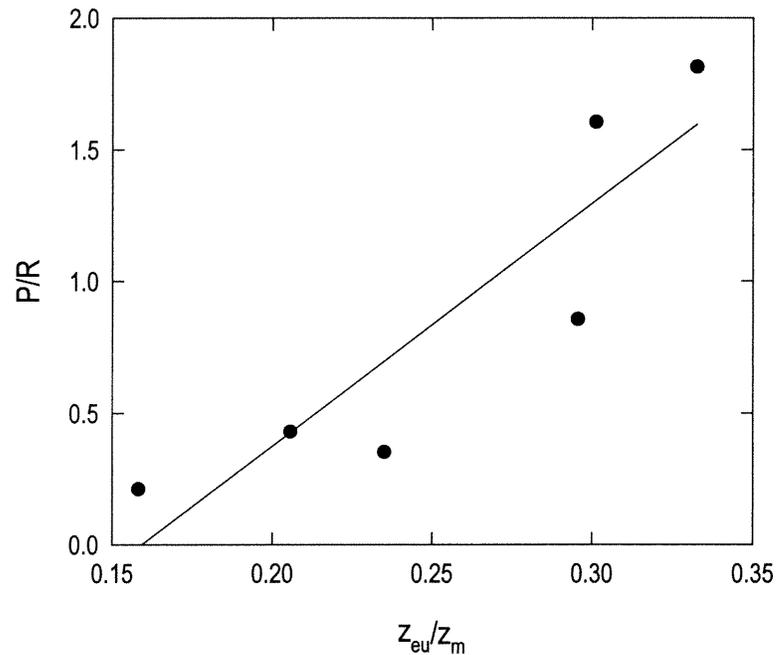
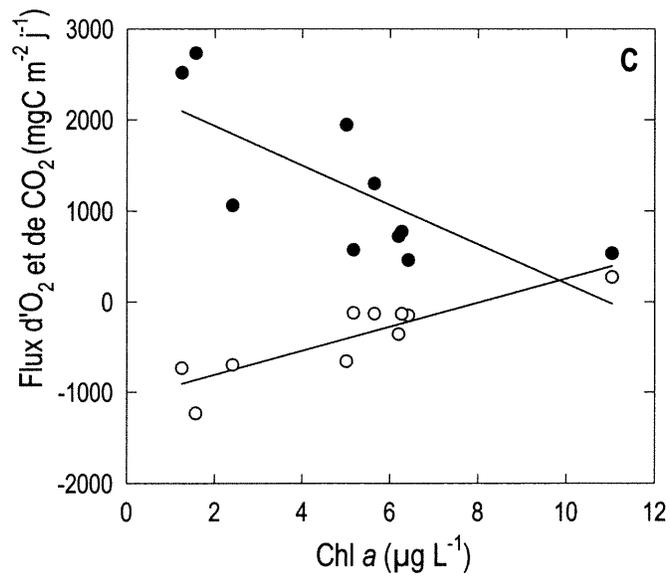
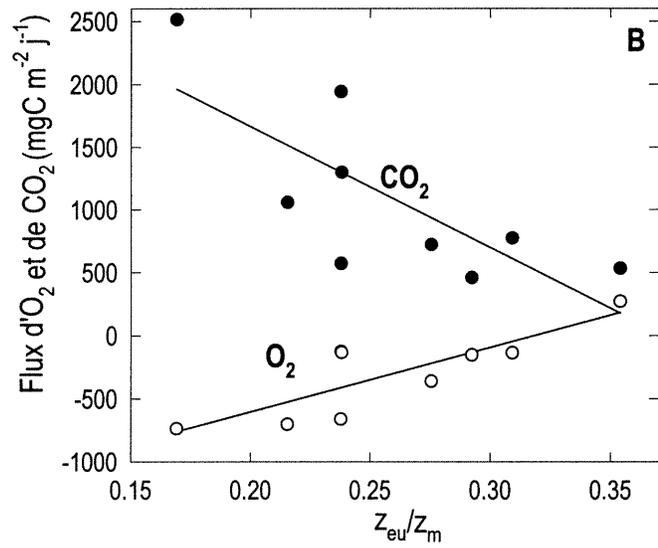
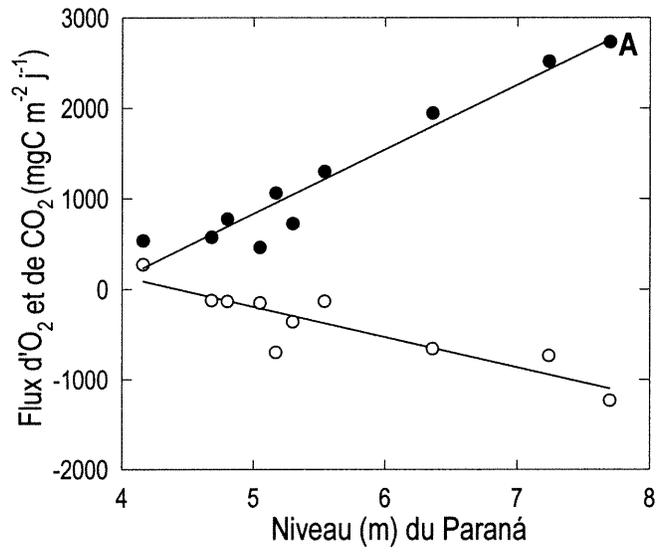


Figure 7. Relation observée à la station 1 entre le rapport P/R de la production algale brute (P) sur la respiration de la communauté (R) et le rapport  $z_{eu}/z_m$  de la profondeur de la zone euphotique ( $z_{eu}$ , 0,01 $l_0$ ) sur la profondeur moyenne du Paraná ( $z_m$ ).  $P/R = (-1,49 \pm 0,66) + (9,23 \pm 2,52)z_{eu}/z_m$ ,  $r^2 = 0,77$ ,  $n = 6$ ,  $p = 0,022$ .

#### *Flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub>*

À la station 1, le rapport  $z_{eu}/z_m$  a influencé les flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> estimés à l'interface air-eau (fig. 8, tableau III). Cependant, contrairement au rapport P/R, les flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> à la station 1 ont aussi été reliés au niveau d'eau du Paraná de même qu'à la concentration en Chl *a* (fig. 8, tableau III). La relation la plus forte (c'est-à-dire avec le plus grand  $r^2$  et la plus faible probabilité) a été observée entre les flux et le niveau d'eau (fig. 8, tableau III). Dans l'Amazonie, une relation étroite entre l'O<sub>2</sub>, le CO<sub>2</sub> et l'hydrogramme a aussi été observée pour la période 1982-1992 (Devol *et al.* 1995).

Figure 8. Relations obtenues à la station 1 entre les flux d'O<sub>2</sub> (○) et de CO<sub>2</sub> (●) à l'interface air-eau (mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) et **A** : le niveau d'eau du Paraná (m), **B** : le rapport  $z_{eu}/z_m$  de la profondeur de la zone euphotique ( $z_{eu} = 0,01I_0$ ) sur la hauteur moyenne de la colonne d'eau du Paraná ( $z_m$ ) et **C** : la Chl *a* (μg L<sup>-1</sup>). Voir le tableau III pour les équations de ces relations.



À la station 1, la direction des flux d'O<sub>2</sub> à l'interface air-eau a confirmé, sans exception, les mesures de P et R (fig. 4E et 4F). Ainsi, la masse d'eau à la station 1 a été une source d'O<sub>2</sub> pour l'atmosphère lorsque la production a excédé la respiration, et, inversement, un puits d'O<sub>2</sub> lorsque la respiration a excédé la production (fig. 4E et 4F). Contrairement aux flux d'O<sub>2</sub>, les flux de CO<sub>2</sub> n'ont pas confirmé les mesures de P et R à la station 1, ayant indiqué une hétérotrophie continue (le CO<sub>2</sub> a été constamment sursaturé). L'hétérotrophie suggérée par les flux de CO<sub>2</sub> a été particulièrement importante lors de la crue (fig. 4F). Certains auteurs pensent que les cours d'eau seraient des sources de CO<sub>2</sub> pour l'atmosphère à cause de l'infiltration d'eau souterraine chargée en CO<sub>2</sub> (Jones et Mulholland 1998 ; Kling *et al.* 1991). D'autre part, Richey *et al.* (1988) expliquent l'importante sursaturation en CO<sub>2</sub> observée lors de la crue dans l'Amazonie par le mélange des eaux du cours d'eau avec celles sursaturées de la plaine inondée. À cause de la possibilité qu'il y ait eu un apport externe de CO<sub>2</sub> au cours d'eau du Paraná, les flux de CO<sub>2</sub> n'ont pas été utilisés comme indicateur de la balance P-R dans cette étude.

À la station 6, en janvier, les flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> ont varié en sens contraire des mesures de P et R en tendant vers l'équilibre atmosphérique alors que la respiration devenait maximale et la production négligeable. Cependant, l'augmentation marquée de l'alcalinité et du coefficient d'extinction lumineuse en janvier ( $\epsilon$ ) (fig. 5C) indique que le Bermejo, important tributaire du Paraguay, était alors en crue. Les sédiments du Bermejo sont riches en carbonates (Carignan et Vaithyanathan 1999). De plus, cette rivière parcourt des terrains arides qui ne libèrent pas beaucoup de COD. Il y aurait donc eu un changement important au niveau de la physico-chimie de la masse d'eau étudiée à la station 6 en janvier (à cause d'une augmentation importante de la proportion d'eau du Bermejo à cette station), ce qui expliquerait le comportement apparemment contradictoire des flux gazeux par rapport aux mesures de P et R durant ce mois.

### *Cycles journaliers*

La représentativité de la balance P-R estimée à partir d'une évaluation ponctuelle des flux d'O<sub>2</sub> à l'interface air-eau dépend de l'amplitude du cycle journalier de la concentration en O<sub>2</sub> et de l'heure choisie pour cette évaluation (dans ce cas-ci, les flux d'O<sub>2</sub> ont été estimés à

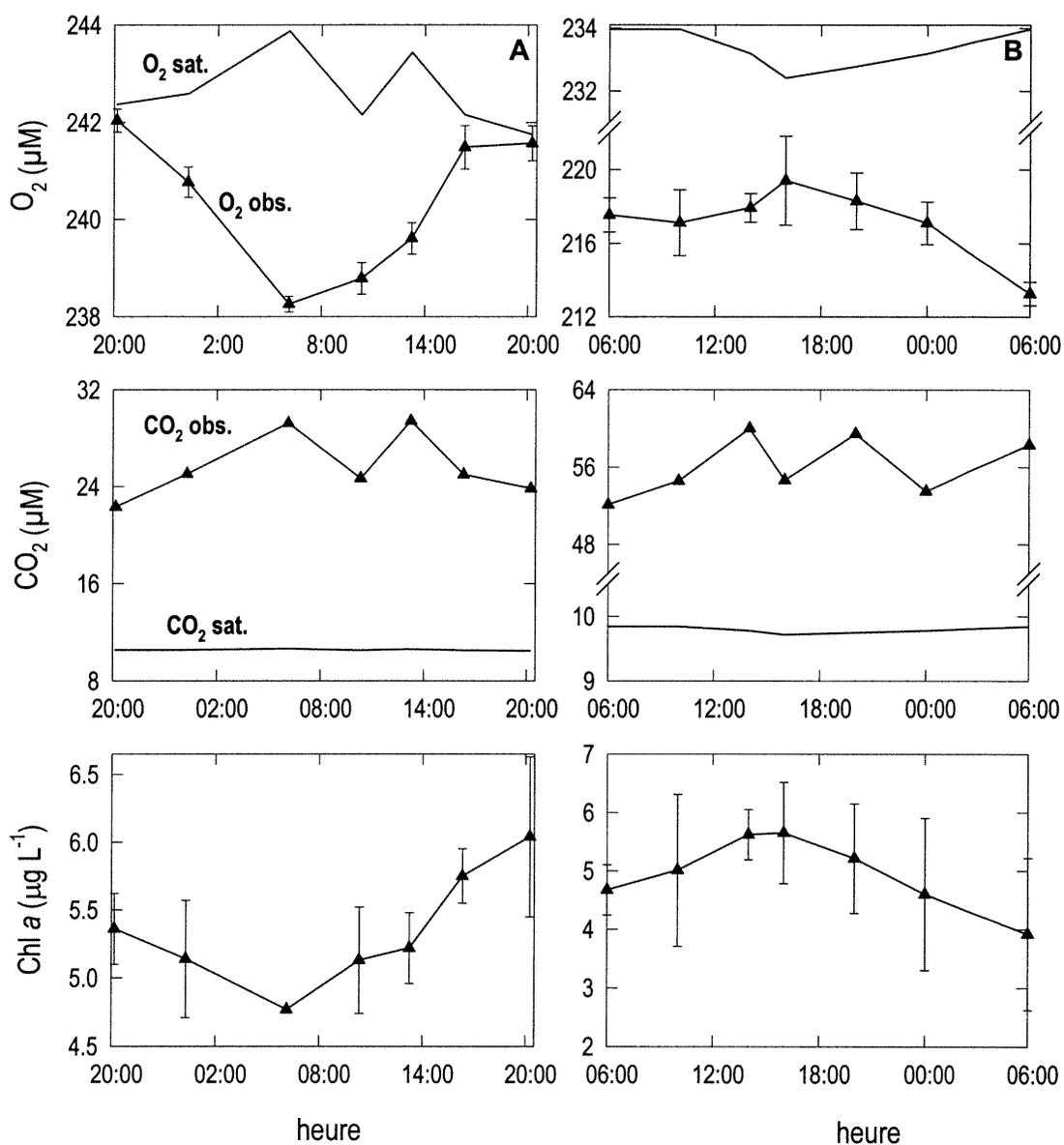


Figure 9. Cycles journaliers de l'O<sub>2</sub> et du CO<sub>2</sub> observés à la station 1 (Haut Paraná). **A** : cycle observé entre le 19 et 20 décembre 1996 à un niveau d'eau de 4,7 m et une intensité lumineuse moyenne de la colonne d'eau ( $I_{\text{moy}}$ ) de 2,46 Einst m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>. **B** : cycle observé entre le 1<sup>er</sup> et 2 février 1997 à un niveau d'eau de 6,4 m et une  $I_{\text{moy}}$  de 2,97 Einst m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>. Les concentrations en O<sub>2</sub> et en CO<sub>2</sub> observées (obs.) et à saturation (sat.) sont en μM et la Chl a en μg L<sup>-1</sup>. Les traits verticaux illustrent l'étendue de l'intervalle de confiance de la moyenne à 95%.

10:30 en moyenne aux stations 1 à 7). Deux cycles de 24 heures de l'O<sub>2</sub> ont été évalués à la station 1 (fig. 9). Nous pouvons remarquer qu'en décembre (fig. 9A), la concentration en O<sub>2</sub> a atteint un maximum vers 20h et un minimum à l'aube (ANOVA,  $p < 0,0001$ ). La balance P-R estimée à partir du flux à 10:30 est de  $-126 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en décembre (A) et de  $-661 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en février (B). Les estimations de la balance P-R obtenues en prenant en compte le cycle journalier de l'O<sub>2</sub> (méthode de Hall et Moll 1975) sont semblables aux précédentes, soit de  $-99 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en décembre et de  $-633 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en février. Enfin, nous pouvons remarquer que le Chl a, comme l'O<sub>2</sub>, a atteint un maximum vers 20h et un minimum à l'aube en décembre (fig. 9A, ANOVA,  $p < 0,0001$ ).

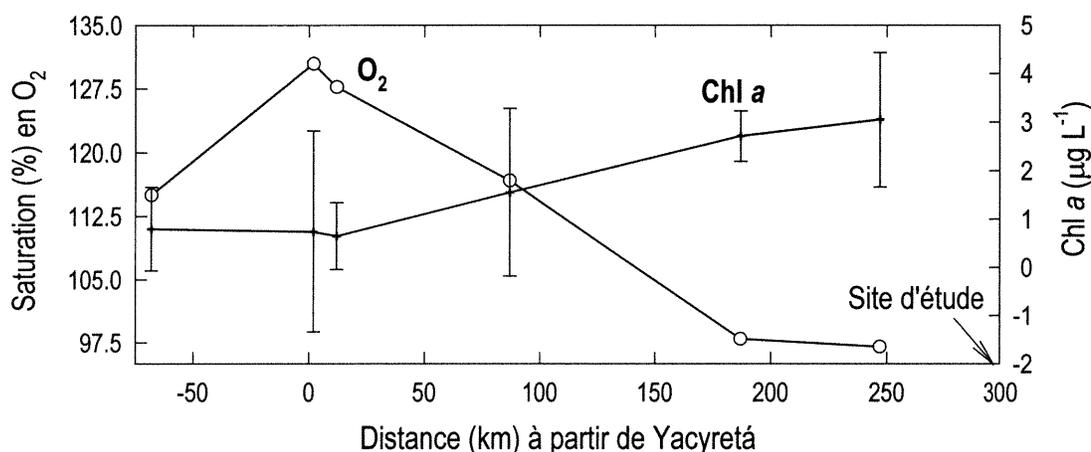


Figure 10. Saturation en O<sub>2</sub> (%) et Chl a (µg L<sup>-1</sup>) mesurées au centre de la masse d'eau du Haut Paraná le 28 décembre 1996 à un niveau de 5,8 m en eaux montantes, à différentes distances du barrage hydroélectrique de Yacyretá (0 km). Le site d'étude est situé à 290 km en aval de ce barrage.

#### *Effet du barrage hydroélectrique de Yacyretá sur l'O<sub>2</sub>*

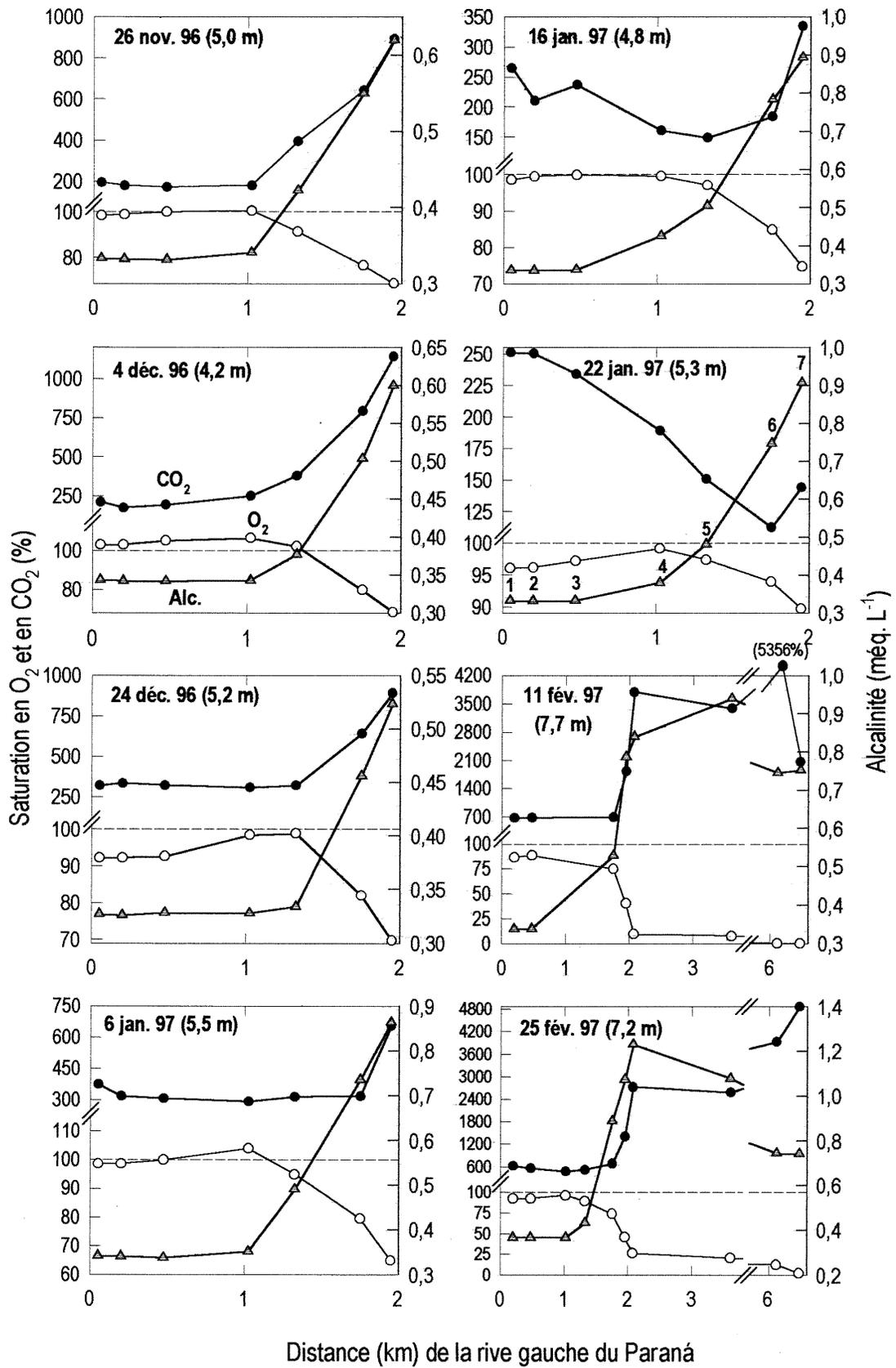
Il ressort de la figure 10 que la présence du barrage hydroélectrique de Yacyretá n'a pas affecté les mesures d'O<sub>2</sub> effectuées à 290 km en aval, au site d'étude. En effet, la sursaturation en O<sub>2</sub> produite par les exutoires du barrage de Yacyretá (0 km) disparaît à une distance d'environ 180 km en aval du barrage, alors que le degré de saturation de l'eau en O<sub>2</sub> devient constant jusqu'au site d'étude. La sursaturation en O<sub>2</sub> observée en amont de Yacyretá (115,0%) est sans doute due à la présence des chutes d'Iguazú et du barrage d'Itaipú à

quelques 700 km en amont. La concentration en Chl *a* a augmenté environ d'un facteur 3 entre le barrage de Yacyretá et la ville de Paso de la Patria, située à 40 km en amont de notre site d'étude (fig. 10). D'autres auteurs ont observé en moyenne une augmentation de l'abondance des algues dans cette région du Haut Paraná, soit pour l'intervalle 1976-1978 (Zalocar de Domitrovic et Vallejos 1982) et l'intervalle 1978-1980 (Bonetto *et al.* 1983).

*Distribution spatiale et effet de la crue sur les saturations en O<sub>2</sub> et en CO<sub>2</sub>*

Aux stations 1 à 3, il n'y a pas eu de différence significative des pourcentages de saturation en O<sub>2</sub> (%O<sub>2</sub>) (fig. 11) et en CO<sub>2</sub> (%CO<sub>2</sub>), ainsi que des concentrations en Chl *a* (pas montré). En moyenne, les %O<sub>2</sub> ont augmenté de la masse d'eau du Haut Paraná à la station 4, pour ensuite décroître vers la station 7, alors que les %CO<sub>2</sub> ont augmenté constamment de la masse d'eau du Haut Paraná à la station 7, sauf les 16 et 22 janvier 1997 (fig. 11). La crue du Paraná, observée les 11 et 25 février 1997, a eu un effet marqué sur les %O<sub>2</sub> et les %CO<sub>2</sub> mesurés dans le cours d'eau et la plaine inondable (fig. 11). Ainsi, c'est lors de la crue que les sous-saturations les plus fortes en O<sub>2</sub> ont été mesurées dans la masse d'eau du Haut Paraná et à la station 6, et l'inverse pour le CO<sub>2</sub> (fig. 11). Le 11 février 1997, au pic de la crue, des conditions d'anoxie ont été mesurées dans la plaine inondée. Ces conditions d'anoxie ont été accompagnées de très fortes sursaturations en CO<sub>2</sub>.

Figure 11. Alcalinité ( $\Delta$ , méq. L<sup>-1</sup>) et saturations (%) en O<sub>2</sub> ( $\circ$ ) et CO<sub>2</sub> ( $\bullet$ ) mesurées à différentes stations dans le Paraná en face de Corrientes, entre le 26 novembre 1996 et le 25 février 1997. L'alcalinité permet d'identifier la masse d'eau pure du Haut Paraná, captée par les stations 1 à 3, et son mélange graduel avec le Paraguay. Les 11 et 25 février 1997, lors du pic de crue du Paraná, des stations additionnelles situées dans la plaine inondable, soit à plus de 2 km de la rive gauche, ont été échantillonnées.



## DISCUSSION

### *Croissance in situ ou importation du phytoplancton ?*

Le phytoplancton trouvé dans les rivières peut provenir de différentes sources, soit d'une production en eaux courantes (Talling et Rsóska 1967), soit de l'importation de zones où l'écoulement est plus lent (par exemple, des zones en bordure, réservoirs, « backwaters », canaux secondaires) ou isolées temporairement (par exemple, les lacs de la plaine inondable), où le phytoplancton s'accumulerait rapidement bénéficiant d'une exposition à la lumière et d'un temps de rétention plus importants que dans le cours d'eau (Lewis 1988 ; Reynolds 1988 ; Cole *et al.* 1992 ; Descy et Gosselain 1994). Dans le Paraná (station 1), l'autotrophie mesurée à partir d'une  $I_{moy}$  d'environ  $3 \text{ Einst m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ , indépendamment par nos mesures de production et de respiration et par l'estimation des flux d' $\text{O}_2$  à l'interface air-eau (fig. 4), ainsi que le cycle journalier significatif de Chl *a* (fig. 9A), prouvent l'existence d'une croissance active de la communauté algale. En fait, la  $I_{moy}$  mesurée au cours de cette étude dans le Paraná a été supérieure en moyenne à  $1,4 \text{ Einst m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ , valeur à partir de laquelle il n'y aurait pas de croissance possible du phytoplancton dans la Baie de San Francisco (Cole et Cloern 1984 ; Alpine et Cloern 1988). Cette valeur de  $I_{moy}$  critique correspond à un rapport  $Z_{eu}/Z_m$  critique de 0,16 ( $I_{moy} = I_0 Z_{eu}/Z_m/4,61$ ). D'autres auteurs ont obtenu pour le rapport  $Z_{eu}/Z_m$  une valeur semblable (Grobbelaar 1985 ; Tett 1990) et même inférieure (Grobbelaar 1990). Cette croissance des algues dans le cours d'eau a pu être à l'origine de l'augmentation d'un facteur 3 de la concentration en Chl *a* entre le barrage de Yacyretá et le site d'étude (fig. 10). Car, cette augmentation ne peut s'expliquer par un apport de phytoplancton en provenance de la plaine inondable, considérant qu'elle a été observée en eaux montantes à un niveau d'eau relativement peu élevé (5,8 m) et entre deux localités où la plaine inondable est encore peu développée. À la station 6, l'augmentation de la concentration en Chl *a* en eaux descendantes est signe d'un apport important d'algues en provenance de la plaine inondable (fig. 5, A et D). À cette station, il n'est d'autre alternative que d'invoquer l'importation de phytoplancton de la plaine inondable ou d'autres sources en bordure pour rendre compte de concentration en Chl *a* de l'ordre de celle mesurée dans la masse d'eau du Haut Paraná (station 1), en dépit d'une production primaire sévèrement limitée par la turbidité (tableau II). L'étroite relation entre la Chl *a* et  $I_{moy-4}$  obtenue pour la masse d'eau du Haut Paraná (fig. 6,

tableau III) suggère que le développement des algues, dans cette rivière caractérisée par une turbidité élevée ( $\epsilon = 2,67 \text{ m}^{-1}$ ) et des concentrations non-limitantes en éléments nutritifs, serait déterminé principalement par la disponibilité de la lumière.

#### *Importance de la plaine inondable comme source de carbone organique*

La plaine inondable du Paraná représente une source potentielle majeure de carbone pour le cours d'eau en période de crue. L'anoxie et l'importante sursaturation en  $\text{CO}_2$  mesurées dans la plaine inondée les 11 et 25 février 1997 (fig. 11) témoignent, en partie, d'une activité hétérotrophe intense dans la plaine, qui serait stimulée par la disponibilité soudaine d'une abondante quantité de matière organique (Hamilton *et al.* 1995 ; Hamilton *et al.* 1997). Lorsque les eaux se retirent de la plaine inondée (phase des eaux descendantes), elles peuvent entraîner avec elles une partie de cette matière organique (Richey *et al.* 1980). Un apport significatif de matière organique devrait entraîner une stimulation marquée de la respiration dans le cours d'eau (Richey *et al.* 1980). À la station 1, la respiration n'a pas augmenté significativement lors de la phase des eaux descendantes, suggérant qu'il n'y a pas eu d'apport significatif de carbone organique de la plaine dans la masse d'eau du Haut Paraná, au moins en amont du site d'étude. Cette conclusion est supportée par le fait que la plaine inondable du Paraná est peu développée en amont du site d'étude et qu'elle s'étend surtout sur la rive droite du Paraná, alors qu'à notre site d'étude, la masse d'eau du Haut Paraná (dans laquelle était située la station 1) s'écoule le long de la rive gauche. L'augmentation marquée de la respiration à la station 6 lors de la période de retrait des eaux de la plaine indique qu'il y a eu un apport significatif de carbone organique de la plaine inondable à cette station. Le patron de respiration observé dans l'Amazonie indique que le taux de reminéralisation de la matière organique varie avec les phases du cycle hydrologique (Richey *et al.* 1990). Cependant, l'analyse d'une longue série temporelle (1982-1992) des données de respiration pour l'Amazonie ne révèle pas de relation entre la respiration et l'hydrogramme, dû peut-être à l'importante dispersion des données (Devol *et al.* 1995).

#### *Implications énergétiques*

Bien qu'en moyenne la respiration ait excédé la production de  $127 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  dans la masse d'eau du Haut Paraná (station 1), un rapport P/R moyen de 0,76 suggère que la

production locale a néanmoins joué un rôle important, voire principal, dans l'apport d'énergie à la communauté de ce système. Comme le niveau du Paraná pendant l'étude a dépassé de plus d'un mètre le niveau annuel moyen (1980-1996, fig. 12), et que le rapport P/R dépend du rapport  $z_{eu}/z_m$  (fig. 7, tableau III) lequel est directement contrôlé par le niveau de l'eau, il est possible qu'au cours d'une année de niveau d'eau moyen, la balance P-R du Haut Paraná tende à se rapprocher davantage de l'autotrophie. Cependant, il nous est impossible de vérifier cette hypothèse, car nous n'avons pas obtenu de relations significatives entre le niveau d'eau et le rapport P/R, P, R, ou encore le coefficient d'extinction lumineuse.

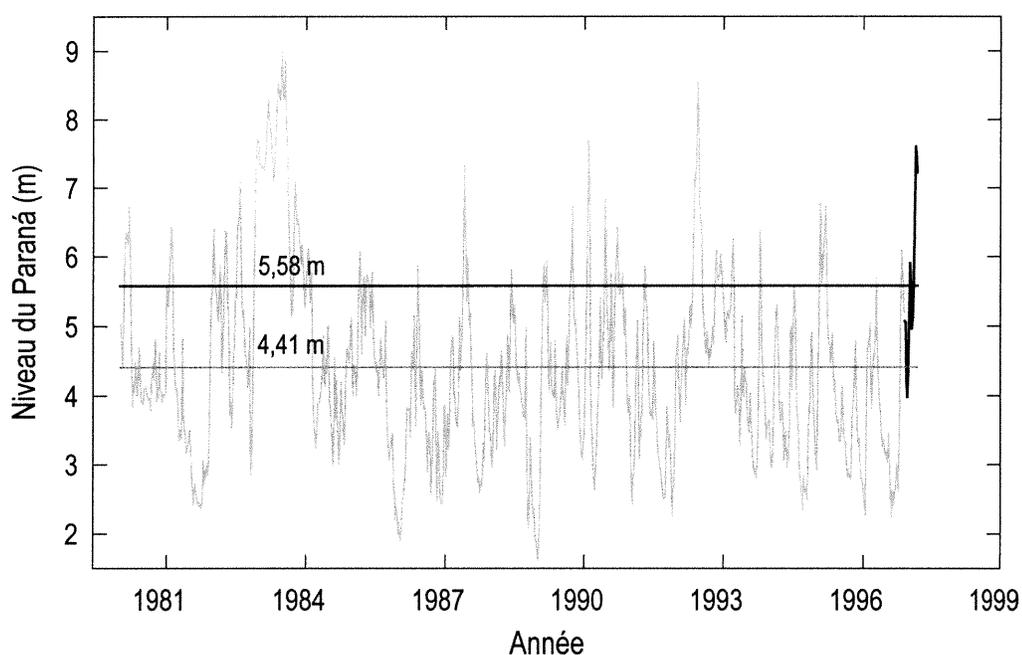


Figure 12. Niveau hebdomadaire du Paraná mesuré à Corrientes entre le 1<sup>er</sup> janvier 1980 et le 25 février 1997. Le niveau moyen du Paraná pendant l'intervalle 1980-1996 a été de 4,41 m. Durant la période d'étude (26 novembre 1996 au 25 février 1997) il a été de 5,58 m.

Nous avons estimé que 70% de l'eau à la station 6 provenait en moyenne du Paraguay. L'importance prédominante de la respiration et l' $O_2$  continuellement sous-saturé ( $80,4 \pm 4,8\%$ ) à cette station suggèrent que la communauté du Paraguay dépend étroitement

des sources externes de carbone organique, ce qui n'est pas surprenant considérant l'extrême turbidité du Paraguay en aval de sa confluence avec le Bermejo. Également, comme le Paraguay est en contact avec des sources majeures de carbone organique (le Paraguay est bordé d'une très grande plaine inondable et draine un vaste marécage de 140 000 km<sup>2</sup>, le Pantanal), les apports externes de carbone organique au Paraguay peuvent être importants en tout temps.

#### *Comparaison de nos résultats avec les modèles actuels*

Nos résultats pour le Haut Paraná suggèrent que la production algale joue un rôle important, voire principal, dans l'apport d'énergie à la communauté de cette grande rivière. Cela est incompatible avec le modèle du « river continuum concept » (Vannote *et al.* 1980) selon lequel les grandes rivières dépendraient principalement de la matière organique produite en amont et dans le bassin versant. De même, l'autotrophie nette mesurée durant l'étiage implique, à l'opposé du modèle du « flood pulse » (Junk *et al.* 1989), que le cours d'eau principal du Paraná n'a pas seulement une fonction de voie migratoire ou de refuge pour les poissons lorsque la plaine inondable est exondée. En effet, durant l'étiage, alors que la densité de poissons dans le cours d'eau principal est très élevée (Bonetto et Wais 1990), la production intense par les algues pourrait contribuer significativement à soutenir les besoins énergétiques de la communauté.

Selon le modèle de Duarte et Agusti (1998), les rivières dont la production brute est inférieure à 2,65 gO<sub>2</sub> m<sup>-3</sup> j<sup>-1</sup> devraient être hétérotrophes. C'est ce que nous avons observé pour le Paraná, dont la production a été de 0,76 gO<sub>2</sub> m<sup>-3</sup> j<sup>-1</sup> en moyenne. Cependant, suivant le modèle de Duarte et Agusti (1998), nous n'aurions jamais dû observer d'autotrophie nette. Pourtant, la production a généralement excédé la respiration à une production d'environ 0,97 gO<sub>2</sub> m<sup>-3</sup> j<sup>-1</sup> et plus (fig. 4E). Carignan *et al.* (2000) ont aussi obtenu des résultats complètement différents de ceux prédits par ce modèle. Ainsi, en comparant P et R sur plusieurs lacs oligotrophes par la méthode de l'O<sub>2</sub>, Carignan *et al.* (2000) n'ont pas observé l'hétérotrophie attendue mais, plutôt, un rapport P/R médian de 1,7.

## CONCLUSION

Le rapport P/R de 0,76 obtenu pour le Haut Paraná implique que la production algale représente une source importante d'énergie pour ce système, malgré sa turbidité élevée. De même, s'appuyant sur la relation observée entre la balance P-R et le rapport  $Z_{eu}/Z_m$  dans le Haut Paraná, et sur le fait que le niveau du Paraná pendant l'étude a été supérieur de plus d'un mètre au niveau annuel moyen (1980-1996) (fig. 8), il est possible qu'au cours d'une année de niveau d'eau moyen, la balance P-R de ce système tende à se rapprocher davantage de l'autotrophie. À l'inverse, nos résultats à la station 6 suggèrent que le Paraguay est hétérotrophe. Un résultat attendu considérant que l'extrême turbidité du Paraguay rend impossible toute croissance du phytoplancton, comme dans l'Amazone (Wissmar *et al.* 1981) et l'Orinoco (Lewis et Saunders 1990 ; Lewis 1999), et que tout porte à croire qu'il y a une importante disponibilité de sources de carbone exogène dans ce système.

## **CHAPITRE 2**

### **LA BALANCE PRODUCTION-RESPIRATION DU PLANCTON DU FLEUVE SAINT-LAURENT ET DE LA RIVIÈRE OUTAOUAIS (QUÉBEC, CANADA)**

## RÉSUMÉ

La balance entre la production algale brute (P) et la respiration planctonique (R) a été étudiée dans le Saint-Laurent en aval de sa confluence avec l'Outaouais, durant la période libre de glace. La balance P-R a été évaluée en utilisant deux approches indépendantes ; d'une part, la mesure *in vitro* de P et R planctoniques (méthode de l'O<sub>2</sub>), d'autre part, l'estimation des échanges gazeux (flux) d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> entre l'air et l'eau. Dans le Saint-Laurent, P (311 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) a excédé R (229 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) en moyenne et R a varié directement en fonction de P ( $r^2 = 0,71$ ,  $p < 0,05$ ), impliquant que, pour ce système, la production algale est une source importante d'énergie pour le plancton. Les flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> (ces derniers mesurés par la méthode de la « chambre flottante ») ont révélé que la balance P-R du Saint-Laurent avait été plus autotrophe (positive) en aval de zones peu profondes colonisées par des macrophytes et épiphytes (stations 1, 4 et 5) que dans la voie maritime (station 2). Ce résultat suggère que les macrophytes et épiphytes contribueraient davantage que le phytoplancton à l'apport d'énergie à la communauté du Saint-Laurent. Dans les eaux provenant de l'Outaouais (station 6), R a légèrement excédé P en moyenne (P = 150 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> et R = 169 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>). Aussi, la masse d'eau provenant de l'Outaouais a été un puits d'O<sub>2</sub> en moyenne et une source de CO<sub>2</sub>. Ainsi, contrairement au Saint-Laurent, l'Outaouais dépendrait en partie du carbone organique exogène, ce qui pourrait s'expliquer par sa transparence plus faible ( $\epsilon$  de 1,54 m<sup>-1</sup> comparativement à un  $\epsilon$  de 0,59 m<sup>-1</sup> pour le Saint-Laurent) et ses eaux plus riches en carbone organique dissous. Au printemps et à l'automne, il n'y a pas eu, en général, de correspondance entre les mesures de P et R et les flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub>, vraisemblablement à cause de l'effet du réchauffement/refroidissement rapide de l'eau sur le niveau de saturation des gaz. Durant l'été, caractérisé par la stabilité thermique, ces différentes méthodes ont concordé.

## INTRODUCTION

L'évaluation de la production (P) et de la respiration (R) du carbone organique est essentielle à notre compréhension du cycle du carbone et de l'organisation trophique des

écosystèmes aquatiques. Les écosystèmes autotrophes ( $P > R$ ) sont, en l'absence d'autres réactions, des sources d' $O_2$  pour l'atmosphère et des puits de  $CO_2$  (Odum 1956). Inversement, les écosystèmes hétérotrophes ( $R > P$ ) sont des puits d' $O_2$  et des sources de  $CO_2$ .

Selon des études récentes (del Giorgio *et al.* 1999 ; Duarte et Agusti 1998 ; del Giorgio *et al.* 1997, Giorgio et Peters 1994, 1993), les milieux peu productifs seraient hétérotrophes et dépendraient, au moins en partie, des sources externes de carbone organique (par exemple, le carbone organique particulaire ou dissous d'origine terrestre). La production dans les grandes rivières tend à être faible (Blais *et al.* non publié ; Singh et Singh 1996; Cole *et al.* 1992; Sinada et Karim 1984) et même négligeable (Lewis 1988 ; Wissmar *et al.* 1981), ce qui implique, selon les études précédentes, que les grandes rivières devraient être généralement hétérotrophes. L'hypothèse de l'hétérotrophie des grandes rivières n'est pas récente. Elle a été proposée en 1980 par Vanotte *et al.* avec le modèle du « river continuum concept » ou RCC. D'après le modèle du RCC (Vanotte *et al.* 1980 ; Minshall *et al.* 1985), la balance P-R des rivières varierait selon leur ordre hydrologique. Ainsi, P serait inférieur à R dans les ruisseaux ombragés de tête (Fisher et Likens 1973 ; Cummins 1974), supérieur à R dans les rivières d'ordre intermédiaire (3 à 6), éclairées et peu profondes (Minshall 1978). Ensuite, P redeviendrait inférieure à R dans les grandes rivières, à cause de l'augmentation de la turbidité et de la profondeur. Selon le RCC, la production dans les grandes rivières serait principalement d'origine planctonique et d'importance énergétique négligeable. À l'inverse du RCC, Thorp et Delong (1994) ont proposé, avec le « riverine productivity model » ou RPM, que les macrophytes et les algues fixées pouvaient aussi contribuer significativement à la production autotrophe des grandes rivières, et, que cette production jouait un rôle non négligeable dans l'apport d'énergie au réseau trophique, particulièrement dans les grandes rivières caractérisées par la présence de substrats solides dans la portion éclairée de la colonne d'eau.

L'hypothèse de l'hétérotrophie des grandes rivières a rarement été vérifiée sur le terrain. L'observation par Kempe (1982) de  $pCO_2$  élevées dans plusieurs grands cours d'eau (22) pourrait confirmer cette hypothèse si des études récentes (Jones et Mulholland 1998 ;

Kling *et al.* 1991) n'avaient pas démontré que l'infiltration d'eau souterraine chargée en CO<sub>2</sub> était une source importante de CO<sub>2</sub> pour les rivières. La plupart des grands cours d'eau pour lesquels la production algale (P) et la respiration de la communauté (R) ont été mesurés sont hétérotrophes. Ainsi, dans l'Amazone, l'Orinoco et l'Hudson, R dépasse largement P (<sup>14</sup>C) (Wissmar *et al.* 1981 ; Lewis 1988 ; Lewis *et al.* 1990 ; Cole *et al.* 1992 ; Howarth *et al.* 1992 ; Findlay *et al.* 1991). L'hétérotrophie nette de l'Amazone et de l'Hudson a été confirmée par l'observation de flux nets d'O<sub>2</sub> de l'atmosphère vers l'eau (Richey *et al.* 1990 ; Howarth *et al.* 1992 ; Marino et Howarth 1993). Cependant, des mesures de P (O<sub>2</sub>), R et de flux d'O<sub>2</sub> dans le Paraná, ont montré que, malgré sa turbidité et sa profondeur élevées, ce système était non seulement autotrophe net durant l'étiage mais dépendait principalement de l'apport interne d'énergie au cours d'un cycle hydrologique (Blais *et al.* non publié).

Des études (Grobbelaar 1985 ; Alpine et Cloern 1988) ont démontré que le rapport  $z_{eu}/z_m$  de la profondeur de la zone euphotique ( $z_{eu}$ ) sur la profondeur de la zone de mélange ( $z_m$ ) déterminait le taux de croissance des algues. Par conséquent, le rapport  $z_{eu}/z_m$  déterminerait l'apport de carbone organique d'origine algale aux consommateurs. La plupart des grands cours d'eau pour lesquels P et R ont été mesurés sont caractérisés par un rapport  $z_{eu}/z_m$  très faible et, à part l'Hudson et le Paraná, sont bordés d'une plaine inondable qui contribuerait massivement à l'apport de carbone organique au cours d'eau (Richey *et al.* 1990 ; Vasquez et Wilbert 1992).

Nous avons étudié la balance P-R du plancton du Saint-Laurent (Québec, Canada) en aval de sa confluence avec l'Outaouais, durant la période libre de glace. Dans le Saint-Laurent, les plantes aquatiques et les algues attachées sont, en plus du phytoplancton, des producteurs primaires potentiellement importants. La balance P-R a été établie en utilisant deux approches indépendantes ; d'une part, la mesure *in vitro* de la production algale brute et de la respiration de la communauté (méthode de l'O<sub>2</sub>), d'autre part, l'estimation des échanges gazeux (flux) d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> entre l'air et l'eau. Les flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> ont été estimés à partir du modèle de la couche stagnante (Richey *et al.* 1988). Les flux de CO<sub>2</sub> ont aussi été mesurés par la méthode de la « chambre flottante » (Marino et Howarth 1993).

## SITE D'ÉTUDE

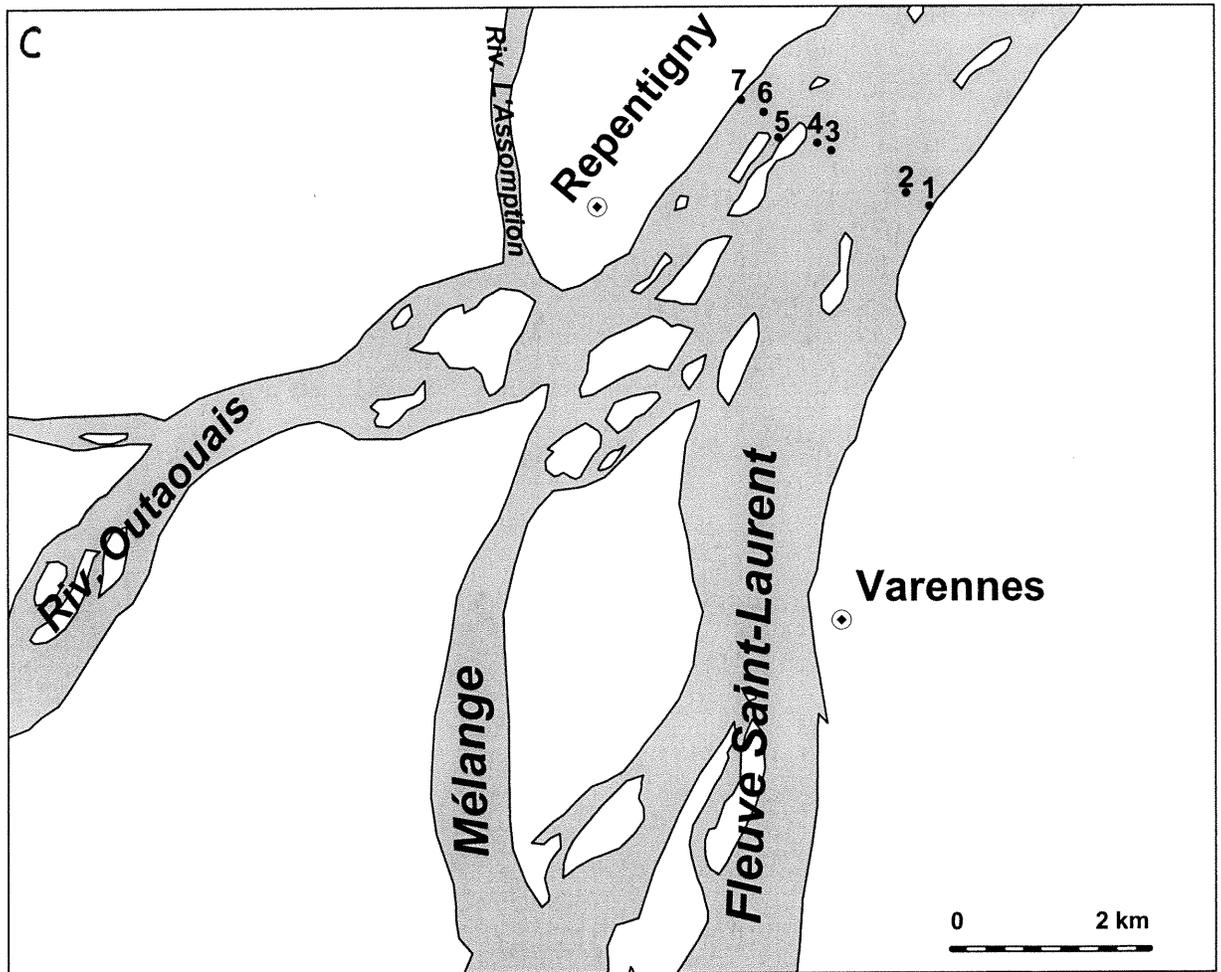
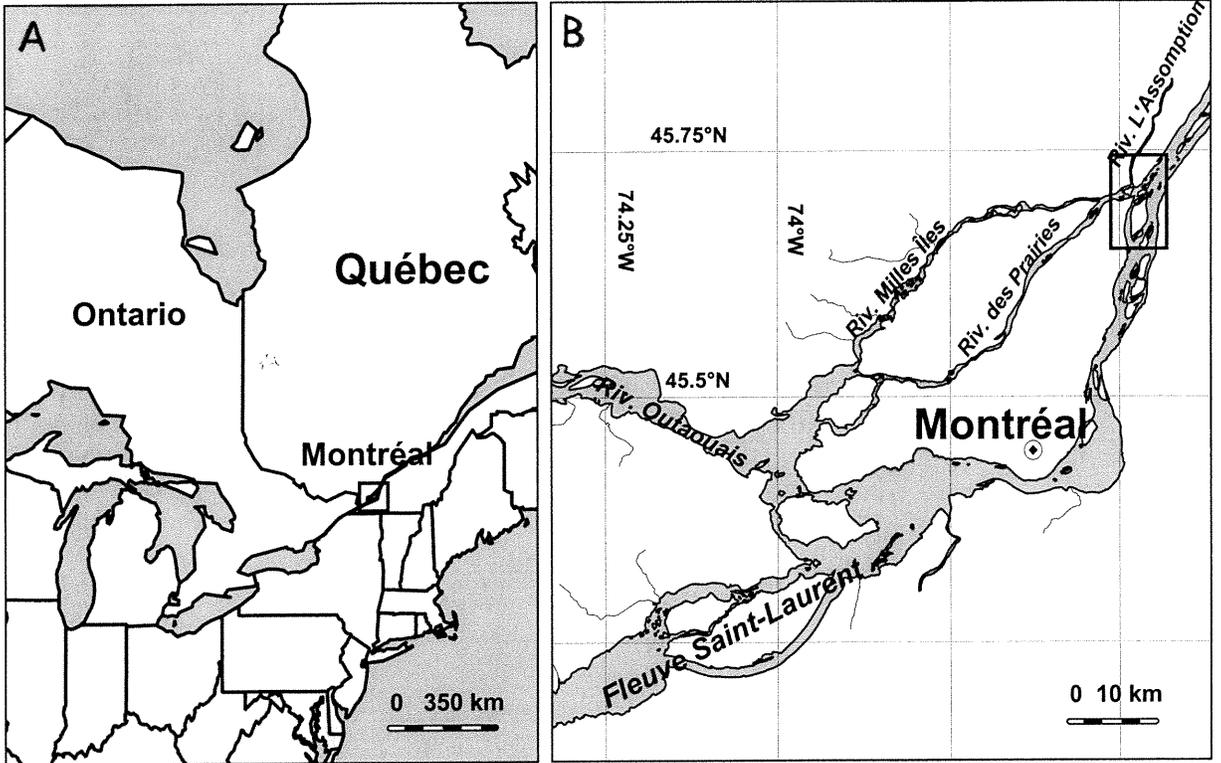
Le fleuve Saint-Laurent et la rivière Outaouais sont des systèmes tempérés de l'est de l'Amérique du Nord (Québec, Canada) (fig. 1A, tableau I). Le Saint-Laurent prend sa source dans les Grands Lacs (fig. 1A). L'Outaouais draine la forêt boréale du bouclier précambrien. Le débit du Saint-Laurent varie peu annuellement, de l'ordre de 8,5 %. À l'inverse, le débit de l'Outaouais varie considérablement, de l'ordre de 60 %, entre un maximum lors de la fonte printanière des glaces et un minimum en été. Le Saint-Laurent est caractérisé par des eaux vertes relativement transparentes (tableau I). L'Outaouais est caractérisé par des eaux brunes riches en acides humiques (tableau I). La concentration en Chl *a* est faible dans les deux cours d'eau (tableau I). La production primaire planctonique n'est pas limitée par les éléments nutritifs, comme en témoignent les concentrations relativement élevées en azote inorganique et en phosphate (tableau I).

Tableau I. Caractéristiques physico-chimiques du fleuve Saint-Laurent et de la rivière Outaouais. Sources : Hudon et Sylvestre (1998), (a) Mills et Forney (1982) ; (b) Rondeau (1993) ; (c) Rosemarin (1975) et (d) Cluis *et al.* (1990).

	Saint-Laurent moy. (min.-max.) (réf.)	Outaouais moy. (min.- max.) (réf.)
Débit annuel (m <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> )	8 620 (6 480 - 10 050) <sup>(1)</sup>	2 040 (820 – 6 300)
T <sub>eau</sub> (°C)	(0 – 24)	(0 – 24)
pH	8,0 (a)	7,1 (c)
secchi (cm)	270	90
COD (mg L <sup>-1</sup> )	< 3,6 (b)	> 6 (d)
Chl <i>a</i> (µg L <sup>-1</sup> )	1,4 (0,3 – 4,1)	2,0 (0,4 – 4,9)
PO <sub>4</sub> -P (µg L <sup>-1</sup> )	5	14
NO <sub>2</sub> -NO <sub>3</sub> -N (µg L <sup>-1</sup> )	240	290
NH <sub>4</sub> -N (µg L <sup>-1</sup> )	13	52
SiO <sub>2</sub> (µg L <sup>-1</sup> )	670	3 890

<sup>(1)</sup> : mesuré à la sortie du lac Saint-François, avant la confluence avec l'Outaouais.

Figure 1. Emplacement des différentes stations échantillonnées dans le fleuve Saint-Laurent (Québec, Canada, **A**), à 50 km en aval de sa confluence avec la rivière Outaouais (**B**). Les stations 1 à 3 ont capté les eaux vertes en provenance des Grands Lacs, les stations 6 et 7 les eaux brunes en provenance de l'Outaouais (**C**). Les stations 4 et 5 étaient situées dans les eaux montrant différents degrés de mélange entre les eaux vertes et les eaux brunes. La station 7 a subi l'influence des eaux riches en éléments nutritifs de la rivière L'Assomption.



L'étude a été réalisée sur le Saint-Laurent, entre les villes de Varennes (45°41'00"N ; 73°26'30"O) et Repentigny (45°43'00"N ; 73°29'30"O) (fig. 1C). Une partie des eaux de l'Outaouais rejoint le fleuve à 50 km en amont de notre site d'étude, alors qu'une autre partie coule par la rivière des Prairies pour rejoindre le fleuve juste avant notre site d'étude (fig. 1B).

Sept stations ont été établies entre les rives du Saint-Laurent (fig. 1C). Les stations 1 à 3 ont capté les eaux vertes en provenance des Grands Lacs et les stations 6 et 7 les eaux brunes de l'Outaouais. Les stations 4 et 5 étaient situées dans les eaux montrant différents degrés de mélange entre les eaux vertes et les eaux brunes (fig. 1C). La station 7 a subi l'influence des eaux riches en éléments nutritifs de la rivière L'Assomption (Provencher 1977). Hudon (1997) a mesuré dans le Saint-Laurent, sur une distance de 50 km en amont de notre site d'étude, une biomasse totale de plantes aquatiques de 55 000 tonnes (poids sec). Les stations 1, 4 et 5 étaient situées en aval des zones peu profondes colonisées par cette importante biomasse de macrophytes (fig. 1C). La station 3 était située à 7 km en aval du point de rejet de la station d'épuration de la Communauté urbaine de Montréal. Les stations ont été échantillonnées à intervalle de 3 à 4 semaines entre les mois d'août et octobre 1996 et pendant la période libre de glace de 1997 (avril à octobre).

## **MATÉRIEL ET MÉTHODES**

### *Mesure de la production et de la respiration planctoniques*

La production algale brute (P) et la respiration du plancton (R) ont été mesurées aux stations 2 et 6 seulement (fig. 1C). Les mesures ont été effectuées par la méthode de l'O<sub>2</sub> après incubation dans des bouteilles claires et obscures, tel que décrit par Carignan *et al.* (1998). Entre la récolte de l'eau et le début des incubations, 3 heures se sont écoulées en moyenne durant lesquelles les échantillons d'eau de 40 litres ont été maintenus à l'abri de la lumière et des changements de température. Les bouteilles claires ont été incubées en moyenne 4 heures et les bouteilles noires 10 heures. La production et la respiration ont été mesurées à  $\pm 1^\circ\text{C}$  de la température *in situ*.

Le modèle de Fee (1990) a été utilisé pour ajuster la réponse photosynthétique des algues ( $P$ ,  $\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) à l'intensité lumineuse ( $I$ ,  $\mu\text{Einst m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (courbe  $P$  vs  $I$ ), et estimer l'efficacité photosynthétique ( $\alpha^B$ ,  $\text{mgC mgChl a}^{-1} \text{ h}^{-1} / \mu\text{Einst m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), la capacité photosynthétique maximale ( $P^B_m$ ,  $\text{mgC mgChl a}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) et l'intensité lumineuse à saturation ( $I_k$ ,  $\mu\text{Einst m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). La production quotidienne de la colonne d'eau ( $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) a été calculée en intégrant les courbes  $P$  vs  $I$  en fonction de la profondeur et de l'intensité lumineuse incidente *in situ* (Fee 1990). Nous n'avons pas considéré la photoinhibition dans l'ajustement du modèle de Fee (1990) aux données de  $P$  vs  $I$ , ce qui a eu généralement peu d'effet sur nos estimations de production, à l'exception des 3 et 30 octobre 1997. À ces dates, à cause d'une photoinhibition exceptionnelle, la production a pu être surestimée de 50 à 75%. Un quotient photosynthétique ( $Q.P. = \Delta O_2 / \Delta CO_2$ ) de 1,25 a été utilisé pour transformer la production ou la consommation d' $O_2$  en équivalents carbone (Williams et Robertson 1991). Les taux volumétriques de respiration ont été multipliés par la hauteur moyenne de la colonne d'eau ( $z_m$ ) pour les transformer en taux superficiels.

#### *Estimation de la profondeur moyenne*

La hauteur moyenne de la colonne d'eau ( $z_m$ ) du Saint-Laurent a été estimée pour une distance de 145 km en amont du site d'étude et celle de l'Outaouais pour une distance de 95 km en amont du site d'étude. La hauteur de la colonne d'eau a été mesurée à intervalle régulier le long de ces distances sur des cartes de navigation 1:20 000 et 1:30 000. Les profondeurs inférieures à 2 mètres, souvent occupées par des herbiers denses et des eaux stagnantes, ont été exclues du calcul de  $z_m$ . De cette façon, nous avons calculé une  $z_m$  de 8,0 m pour le Saint-Laurent et de 4,8 m pour l'Outaouais. Ces  $z_m$  représentent une estimation de la hauteur moyenne de la colonne d'eau à un niveau de basse eau, les cartes utilisées pour les calculer ayant toutes été ramenées à ce même niveau. Les variations du niveau de l'eau seraient de l'ordre d'un mètre au site d'étude (Hudon 1997). Enfin, nous devons souligner que la méthode de calcul de  $z_m$  utilisée dans cette étude n'est pas optimale. Il aurait été en effet préférable de calculer la fraction du volume total d'eau à chaque profondeur et d'utiliser cette information pour calculer  $z_m$ , mais ce fut impossible avec les relevés bathymétriques disponibles. Les  $z_m$  obtenues ont été utilisées avec le coefficient d'extinction lumineuse ( $\varepsilon \text{ m}^{-1}$ ) et l'intensité lumineuse incidente ( $I_0$ ,  $\text{Einst m}^{-2}$ ) pour calculer l'intensité lumineuse moyenne de

la colonne d'eau ( $I_{\text{moy}}$ , Einst  $\text{m}^{-2}$ ) :

$$I_{\text{moy}} = I_0 [ 1 - e( -\varepsilon \cdot Z_m ) ] / ( \varepsilon \cdot Z_m ) \quad (1)$$

#### *Détermination des flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> à l'interface air-eau*

Les flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> à l'interface air-eau ont été estimés en 1996 (août à octobre) et en 1997 (avril à octobre) en utilisant le modèle de la couche stagnante (Richey *et al.* 1988) :

$$F = D ( C_{\text{eau}} - C_{\text{sat}} ) / dz \quad (2)$$

où, F, représente le flux ( $\text{mol cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), D, le coefficient de diffusion moléculaire du gaz ( $\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$ ),  $C_{\text{eau}}$  et  $C_{\text{sat}}$ , la concentration du gaz dans l'eau et à saturation ( $\text{mol cm}^{-3}$ ) et dz, l'épaisseur de la couche stagnante où la diffusion est moléculaire (cm). Devol *et al.* (1987) ont estimé dz à 0,005 cm dans l'Amazonie, de même que Bansal (1973) dans le Mississippi. Cette même valeur de dz a été utilisée dans cette étude. À l'instar des mesures de production et de respiration, un Q.P. de 1,25 a été utilisé pour transformer les flux d'O<sub>2</sub> en flux de CO<sub>2</sub>. Les flux ont été exprimés, comme les mesures de P et R, en  $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ .

En 1997, les flux de CO<sub>2</sub> ont été mesurés par la méthode de la « chambre flottante » (Marino et Howarth 1993). Cette méthode consiste à suivre l'évolution dans le temps (sec.) de la pression partielle en CO<sub>2</sub> ( $p\text{CO}_2$ , ppm) du volume d'air se trouvant sous la chambre flottante, déposée à la surface de l'eau (fig. 2). La chambre flottante était reliée en circuit fermé à un analyseur CO<sub>2</sub> à infrarouge Li-Cor modèle LI-6125 et recouverte d'un film réfléchissant afin d'éviter que le volume d'air sous la chambre ne se réchauffe (fig. 2). Le taux de changement de la  $p\text{CO}_2$  a été divisé par le volume d'air capturé par la chambre (18,6 L) et la surface d'eau couverte par la chambre (0,21  $\text{m}^2$ ) pour le transformer en flux de CO<sub>2</sub> en  $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ .

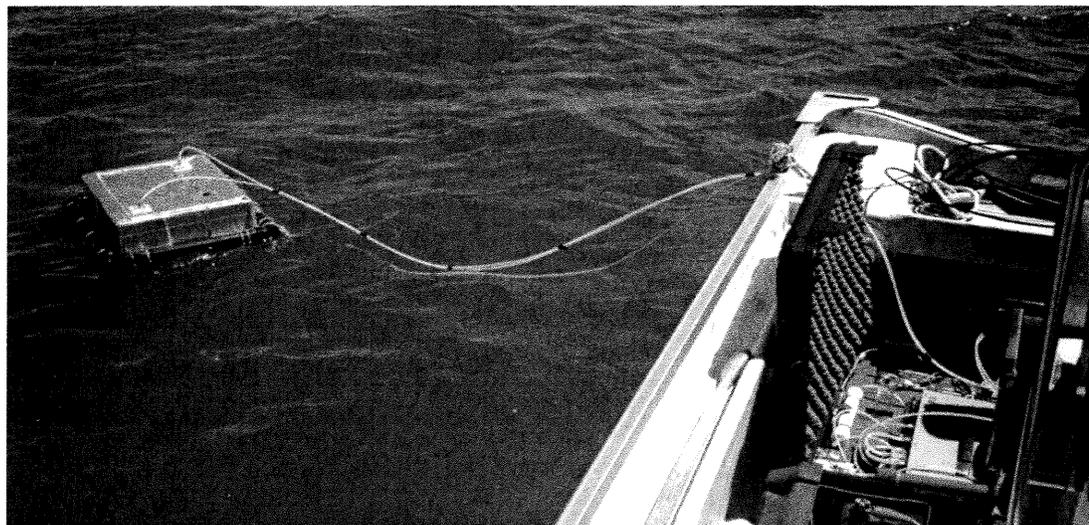


Figure 2. Dispositif utilisé sur le terrain pour mesurer les flux de CO<sub>2</sub> à l'interface air-eau. À gauche, l'on aperçoit la chambre flottante reliée en circuit fermé à un analyseur CO<sub>2</sub> à infrarouge Li-Cor (modèle LI-6125).

### Analyses

La concentration en O<sub>2</sub> a été déterminée par la méthode de Winkler en suivant les étapes décrites par Carignan *et al.* (1998), sauf en 1996 où un standard de bi-iodate KH(IO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> 0,0250 ± 0,0002 N a été utilisé. La concentration en O<sub>2</sub> à saturation a été calculée par le modèle de Hitchman (1978), en utilisant la température de l'eau mesurée sur le terrain et en considérant que la pression barométrique était normale, c'est-à-dire égale à 101,33 kPa. La concentration en CO<sub>2</sub> a été déterminée de deux façons ; d'une part, à partir de l'alcalinité et du pH, d'autre part, à partir du carbone inorganique dissous (CID) et du pH. La concentration en CO<sub>2</sub> ([CO<sub>2</sub>], mmol m<sup>-3</sup>) a été calculée à partir de l'alcalinité (ég. L<sup>-1</sup>) et du pH par l'équation suivante :

$$[\text{CO}_2] = \alpha_0 [ (\text{Alc.} + [\text{H}^+] - K_{\text{eau}}/[\text{H}^+]) / (\alpha_1 + 2\alpha_2) ] \quad (3)$$

Les constantes  $\alpha_0$ ,  $\alpha_1$  et  $\alpha_2$  ont été calculées à partir du pH, de la température de l'eau et des équations de Stumm et Morgan (1981). La constante d'équilibre de l'eau ( $K_{\text{H}_2\text{O}}$ ) est égale à 10-

$14 \text{ mol}^2 \text{ L}^{-2}$ . Le CID a été déterminé par la méthode de Stainton (1973) en utilisant un ratio hélium-échantillon de 50-50 et une agitation de 1 minute. Le  $\text{CO}_2$  libéré a été mesuré par chromatographie en phase gazeuse sur colonne carbosphere reliée à un détecteur à conductivité thermique. La concentration en  $\text{CO}_2$  ( $[\text{CO}_2]$ ,  $\text{mmol m}^{-3}$ ) a aussi été calculée à partir du CID ( $\text{mmol m}^{-3}$ ) et du pH (utilisé dans le calcul de  $\alpha_0$ ) par l'équation suivante :

$$[\text{CO}_2] = \alpha_0 \text{ CID} \quad (4)$$

(Stumm et Morgan 1981). La concentration en  $\text{CO}_2$  calculée à partir de l'alcalinité et du pH a été équivalente, en moyenne, à celle calculée à partir du CID et du pH. C'est pourquoi, seulement les concentrations en  $\text{CO}_2$  déterminées à partir de l'alcalinité et du pH ont été rapportées. La concentration en  $\text{CO}_2$  à saturation ( $[\text{CO}_2]_{\text{sat}}$ ,  $\text{mmol m}^{-3}$ ) a été calculée à partir de la relation :

$$[\text{CO}_2]_{\text{sat}} = p\text{CO}_2 K_H \quad (5)$$

où,  $p\text{CO}_2$  représente la pression partielle du  $\text{CO}_2$  à l'équilibre, et  $K_H$ , la constante de solubilité des gaz de Henry ( $\text{M atm}^{-1}$ ). Une valeur de 365 ppm a été utilisée pour la  $p\text{CO}_2$ , et  $K_H$  a été calculée à partir de la température de l'eau *in situ* (Stumm et Morgan 1981). L'alcalinité a été déterminée par titration Gran (Wetzel et Likens 1991). La température de l'eau et le pH ont été mesurés sur le terrain avec un appareil Hanna, modèle HI 9025, à une précision de  $\pm 0,5$  °C et  $\pm 0,01$  unité pH. Les échantillons d'eau destinés au dosage de la Chl *a* ont été filtrés sur des filtres en fibres de verre Gelman A/E. La concentration en Chl *a* a été mesurée par spectrophotométrie après extraction dans l'acétone 90 %, selon la méthode trichromatique de Jeffrey et Humphrey (1975). L'intensité de la lumière dans l'air et dans l'eau a été mesurée à partir de capteurs Li-Cor LI-190 et LI-192 SA reliés à un photomètre LI-1000.

## RÉSULTATS

### *Comparaison des 2 méthodes d'estimation des flux de CO<sub>2</sub>*

Les flux de CO<sub>2</sub> à l'interface air-eau ont été déterminés en utilisant deux approches indépendantes : d'une part, la méthode de la couche stagnante limite (CO<sub>2</sub> calc.), d'autre part, la méthode de la « chambre flottante » (CO<sub>2</sub> mes.). Le 22 juillet 1997, à la station 1, la pression partielle en CO<sub>2</sub> (pCO<sub>2</sub>, ppm) de l'air sous la chambre a diminué en fonction du temps, alors qu'à la station 6 elle a augmenté (fig. 3). À cette date, donc, les eaux vertes longeant la rive (station 1) étaient un puits net de CO<sub>2</sub> pour l'atmosphère, alors que les eaux brunes en provenance de l'Outaouais (station 6) étaient une source nette de CO<sub>2</sub>. La figure 4C présentent les flux moyens ( $\pm$  erreur-type) d'O<sub>2</sub>, de CO<sub>2</sub> calc. et de CO<sub>2</sub> mes. obtenus à chaque station durant la période libre de glace 1997. Durant cette période, les flux de CO<sub>2</sub> calc. ont été positifs (de l'eau vers l'air) à l'ensemble des stations, alors que les flux de CO<sub>2</sub> mes. ont été négatifs (de l'air vers l'eau) à certaines stations (fig. 4C). Ainsi, les flux de CO<sub>2</sub> calc. suggèrent que, durant la période libre de glace 1997, l'eau captée aux stations 1, 2 et 4 était une source nette de CO<sub>2</sub>. À l'inverse, les flux de CO<sub>2</sub> mes. indiquent que l'eau à ces stations était, soit un puits net de CO<sub>2</sub>, soit à l'équilibre avec le CO<sub>2</sub> atmosphérique. Comparativement aux flux de CO<sub>2</sub> calc., les résultats obtenus à partir des flux de CO<sub>2</sub> mes. aux stations 1, 2 et 4 sont davantage compatibles avec les flux d'O<sub>2</sub> qui ont indiqué que ces stations étaient des sources nettes d'O<sub>2</sub> (fig. 4C). C'est pourquoi, les flux de CO<sub>2</sub> calc. n'ont pas été utilisés comme indicateur de la balance P-R dans cette étude.

### *Alcalinité, $\epsilon$ et Chl a*

D'après nos mesures d'alcalinité, la masse d'eau verte du Saint-Laurent a été captée aux stations 1 à 3 situées près de la rive droite du fleuve (fig. 4A) et la masse d'eau brune de l'Outaouais aux stations 6 et 7 situées près de la rive gauche (fig. 4A). Le gradient d'alcalinité observé de la station 3 à la station 6 (fig. 4A) résulte du mélange des eaux vertes du Saint-Laurent, d'alcalinité élevée, avec les eaux brunes de l'Outaouais, d'alcalinité faible (tableau II). Le coefficient d'extinction lumineuse ( $\epsilon$ , m<sup>-1</sup>) a été 2,5 fois plus élevé à la station 6, située dans les eaux brunes, qu'à la station 2, située dans les eaux vertes (fig. 4A, tableau II). Également, la concentration en Chl a mesurée à la station 6 (Outaouais) a été plus élevée en

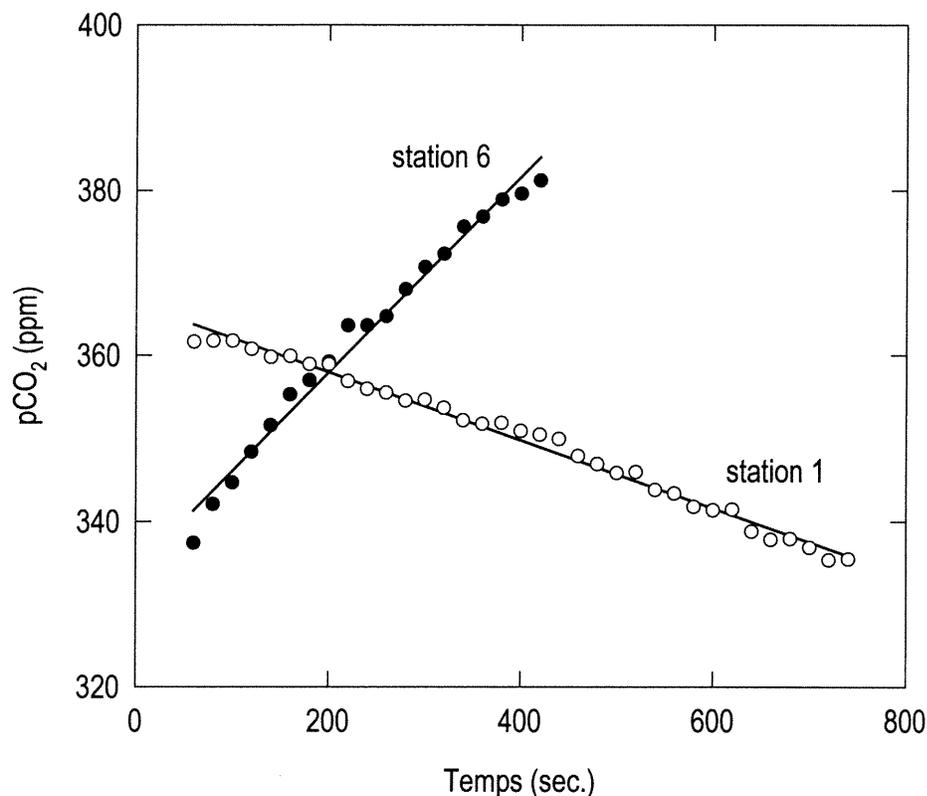


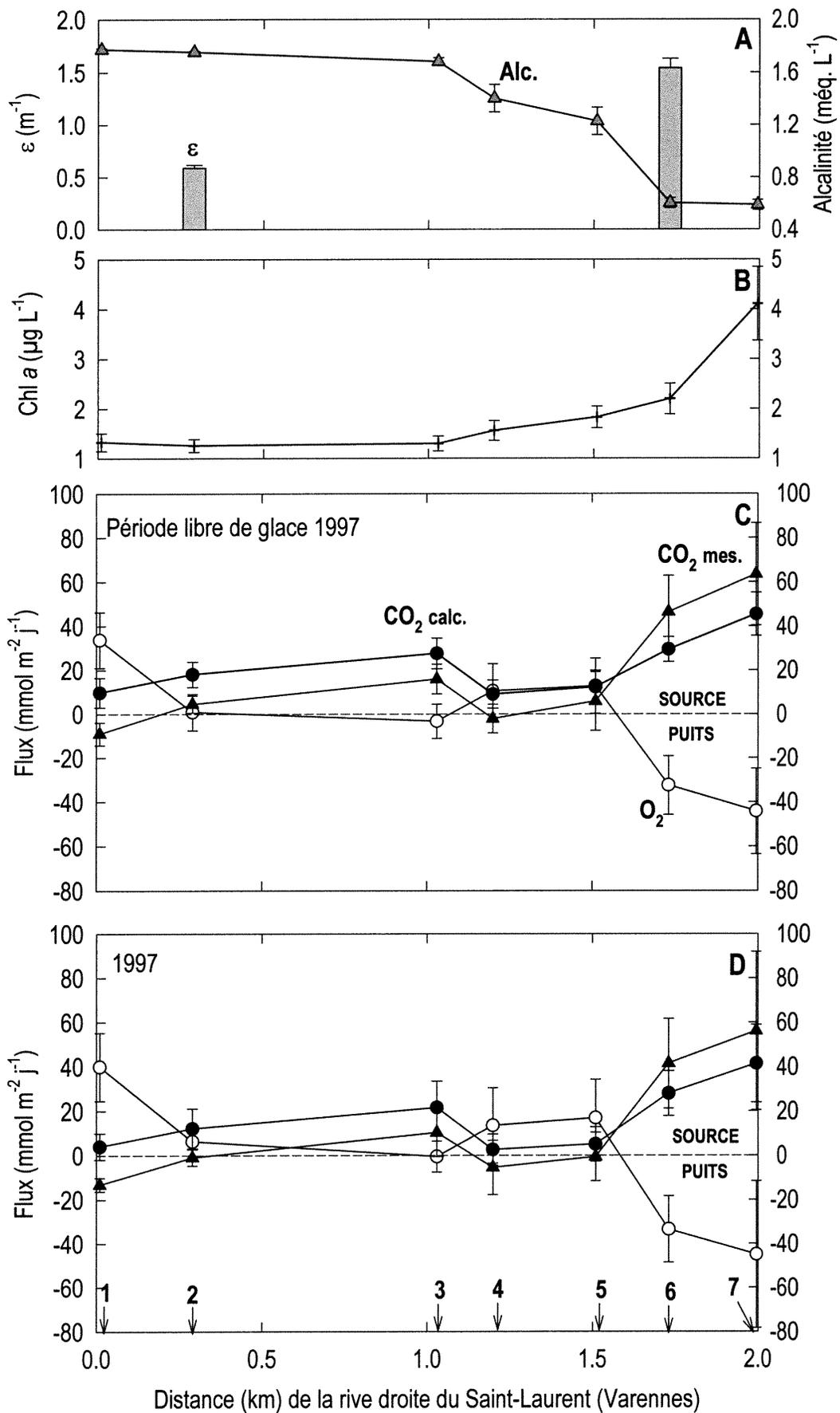
Figure 3. Évolution de la pression partielle en CO<sub>2</sub> (pCO<sub>2</sub>, ppm) en fonction du temps (sec.) de l'air contenu dans un bac flottant sur l'eau et relié en circuit fermé à un analyseur CO<sub>2</sub> à infrarouge. Les mesures ont été prises le 22 juillet 1997 aux stations 1 et 6.

moyenne que celle mesurée dans les eaux vertes (stations 1 à 3) (tableau II,  $p < 0,01$ ). Aux stations 4 et 5, des concentrations en Chl *a* reflétant le mélange des eaux vertes et brunes ont été mesurées. En moyenne, la concentration en Chl *a* a culminé à la station 7 ( $4,1 \mu\text{g L}^{-1}$ ), influencée par les eaux riches en éléments nutritifs de la rivière L'Assomption (fig. 4B).

#### *Variation des flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> entre les différentes stations*

Contrairement à la Chl *a* (fig. 4B), les flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> mesurés aux stations 4 et 5 n'ont pas reflété le mélange des eaux vertes et des eaux brunes (fig. 4C). Les flux d'O<sub>2</sub> ont été plus élevés en moyenne aux stations 1, 4 et 5 qu'aux autres stations, et inversement pour les flux de CO<sub>2</sub> calc. et les flux de CO<sub>2</sub> mes. (fig. 4C). D'après les flux d'O<sub>2</sub> et les flux de CO<sub>2</sub> mes., ces stations (1, 4 et 5) ont été, en moyenne, une source nette d'O<sub>2</sub> pour l'atmosphère et, soit un puits net de CO<sub>2</sub>, soit à l'équilibre avec le CO<sub>2</sub> atmosphérique (fig. 4D). Ces stations étaient situées en aval de zones peu profondes colonisées par des macrophytes et épiphytes, ce qui pourrait expliquer qu'elles aient montré une tendance plus marquée vers

Figure 4. Valeurs moyennes ( $\pm$  erreur-type) de différentes variables mesurées aux stations 1 à 7 entre le 28 mai et le 30 octobre 1997, soient : l'alcalinité ( $\blacktriangle$ , méq. L<sup>-1</sup>), le coefficient d'extinction lumineuse ( $\epsilon$ , histogrammes, m<sup>-1</sup>), la Chl a (+,  $\mu\text{g L}^{-1}$ ), les flux d'O<sub>2</sub> ( $\circ$ , mmolO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) et de CO<sub>2</sub> calc. ( $\bullet$ , mmolCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) estimés à l'interface air-eau par la méthode de la couche stagnante limite, et les flux de CO<sub>2</sub> mes. ( $\blacktriangle$ , mmolCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) mesurés à l'interface air-eau par la méthode de la « chambre flottante ». Les flux moyens d'O<sub>2</sub>, de CO<sub>2</sub> calc. et de CO<sub>2</sub> mes. sont présentés, à la fois pour la période libre de glace (28 mai au 30 octobre 1997) et pour l'été 1997 (17 juin au 10 septembre 1997). Les stations sont identifiées au-dessus de l'abscisse de la fig. 4D. La concentration en CO<sub>2</sub>, utilisée dans le calcul des flux de CO<sub>2</sub> calc., a été déterminée à partir de l'alcalinité et du pH.



l'autotrophie que les autres stations. À l'opposé, les eaux brunes à la station 6, caractérisées par un flux net d'O<sub>2</sub> de l'air vers l'eau et un flux net de CO<sub>2</sub> de l'eau vers l'air, ont eu tendance à être hétérotrophes nettes en moyenne (fig. 4C). D'après les flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> mes., la tendance des eaux brunes à être hétérotrophes s'est accentuée vers la station 7 (fig. 4C). La voie maritime du Saint-Laurent (station 2), avec des flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> mes. près de 0 mmol m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> en moyenne, se situe entre les deux extrêmes définis, d'une part, par les stations 1, 4 et 5 situées en aval de zones peu profondes colonisées par des macrophytes, d'autre part, par les stations 6 et 7 établies dans les eaux brunes.

#### *Variation temporelle des saturations en O<sub>2</sub> et en CO<sub>2</sub>*

À la figure 5, l'on remarque que les saturations en O<sub>2</sub> (%O<sub>2</sub>) et en CO<sub>2</sub> (%CO<sub>2</sub>) ont varié entre 1996 et 1997. Ainsi, l'O<sub>2</sub> a été en moyenne saturé (99,9%) pour la période d'août à octobre 1997, alors que, pour la même période en 1996, il était sous-saturé (94,9%) (fig. 5). Quant au CO<sub>2</sub>, il a été sursaturé en 1997, de même qu'en 1996, avec des pourcentages cependant plus faibles en 1997 (150,3%) qu'en 1996 (251,9%) (fig. 5). Les %O<sub>2</sub> et les %CO<sub>2</sub> suggèrent que le rapport P/R entre la production brute (P) et la respiration de la communauté (R) du Saint-Laurent et de l'Outaouais a été plus faible en 1996 qu'en 1997. Des %CO<sub>2</sub> anormalement élevés ont été mesurés aux stations 5 et 7 le 29 octobre 1996. À cause de leur valeur extrême, ces pourcentages ont été éliminés (fig. 5)

Au printemps de 1997, l'O<sub>2</sub> et le CO<sub>2</sub> ont été tous les deux sursaturés aux stations 1 à 7 inclusivement (fig. 5). Le réchauffement rapide de l'eau au printemps (de 6,0 à 18,1°C en deux mois), en réduisant soudainement la solubilité de l'O<sub>2</sub> et du CO<sub>2</sub> dans l'eau, pourrait avoir causé les sursaturations observées. À l'automne, la température de l'eau a aussi varié rapidement (de 19,8 à 9,4°C en deux mois). Cependant, l'effet du refroidissement rapide de l'eau sur le niveau de saturation des gaz n'est visible qu'à certaines stations, par exemple, aux stations 2 et 6 où les %O<sub>2</sub> et les %CO<sub>2</sub> ont baissé simultanément de septembre à octobre (fig. 5). En général durant l'automne, les %O<sub>2</sub> ont diminué et les %CO<sub>2</sub> ont augmenté ou sont restés stables (fig. 5). Durant l'été, la température de l'eau a été relativement stable, près de 20,0°C, rendant possible l'interprétation des saturations et des flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> en termes de balance P-R. Si l'on compare les flux d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> mes. obtenus durant la période libre

de glace 1997 (fig. 4C) avec ceux obtenus durant l'été 1997 seulement (fig. 4D), l'on constate que les flux d'O<sub>2</sub> ont été légèrement plus élevés durant l'été, et ceux de CO<sub>2</sub> mes. légèrement plus faibles.

Tableau II. Valeurs des différentes variables mesurées dans les eaux vertes du Saint-Laurent (station 2) et les eaux brunes de l'Outaouais (station 6) entre le 28 mai et le 30 octobre 1997.

	Saint-Laurent (station 2)	Outaouais (station 6)
	moy. (min.– max.)	moy. (min.– max.)
Alcalinité (méc. L <sup>-1</sup> )	1,75 (1,71 – 1,77)	0,60 (0,41 – 0,72)
T <sub>eau</sub> (°C)	17,7 (10,6 – 21,9)	18,1 (8,1 – 22,2)
ε (m <sup>-1</sup> )	0,59 (0,47 – 0,72)	1,54 (1,19 – 1,79)
I <sub>moy</sub> (Einst m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	7,1 (0,5 – 13,1)	4,6 (0,3 – 7,6)
Chl a (µg L <sup>-1</sup> )	1,3 (0,9 – 1,7)	2,2 (1,3 – 3,8)
P <sup>B</sup> <sub>m</sub> (mgC mgChl a <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	5,4 (1,3 – 7,1)	4,6 (1,7 – 7,1)
α <sup>B</sup> (1)	0,038 (0,022 – 0,045)	0,029 (0,022 – 0,039)
I <sub>k</sub> (µEinst m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	140 (62 – 174)	155 (79 – 205)
P (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	311 (29 – 682)	150 (19 – 259)
R (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	229 (47 – 409)	169 (44 – 245)
P-R (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	82 (-157 – 303)	-18 (-170 – 157)
P/R	1,36 (0,27 – 3,89)	0,89 (0,14 – 2,53)
%O <sub>2</sub>	100,1 (97,4 – 104,8)	96,4 (92,7 – 104,1)
%CO <sub>2</sub>	139 (104 – 191)	166 (101 – 211)
fO <sub>2</sub> (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	8 (-213 – 384)	-312 (-624 – 339)
fCO <sub>2</sub> (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	-216 (-514 – -13)	-353 (-598 – -29)
fCO <sub>2</sub> mesuré (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	-54 (-274 – 113)	-556 (-1501 – -102)

(1) : unité en mgC mgChl a<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>/µEinst m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>

Figure 5. Saturations en  $O_2$  ( $\circ$ ) et en  $CO_2$  ( $\bullet$ ) obtenues à différentes stations dans le Saint-Laurent, entre les mois d'août et d'octobre 1996, et pendant la période libre de glace 1997. L'alcalinité ( $\blacktriangle$ , méq.  $L^{-1}$ ) permet de distinguer les eaux vertes du Saint-Laurent, d'alcalinité élevée, et leur mélange avec les eaux brunes de l'Outaouais, d'alcalinité faible. La température moyenne de l'eau ( $^{\circ}C$ ) aux stations 1 à 7 est indiquée à droite de la date d'échantillonnage. La concentration en  $CO_2$  a été calculée à partir de l'alcalinité et du pH. Les numéros des stations (1 à 7) sont identifiés à quelques dates.

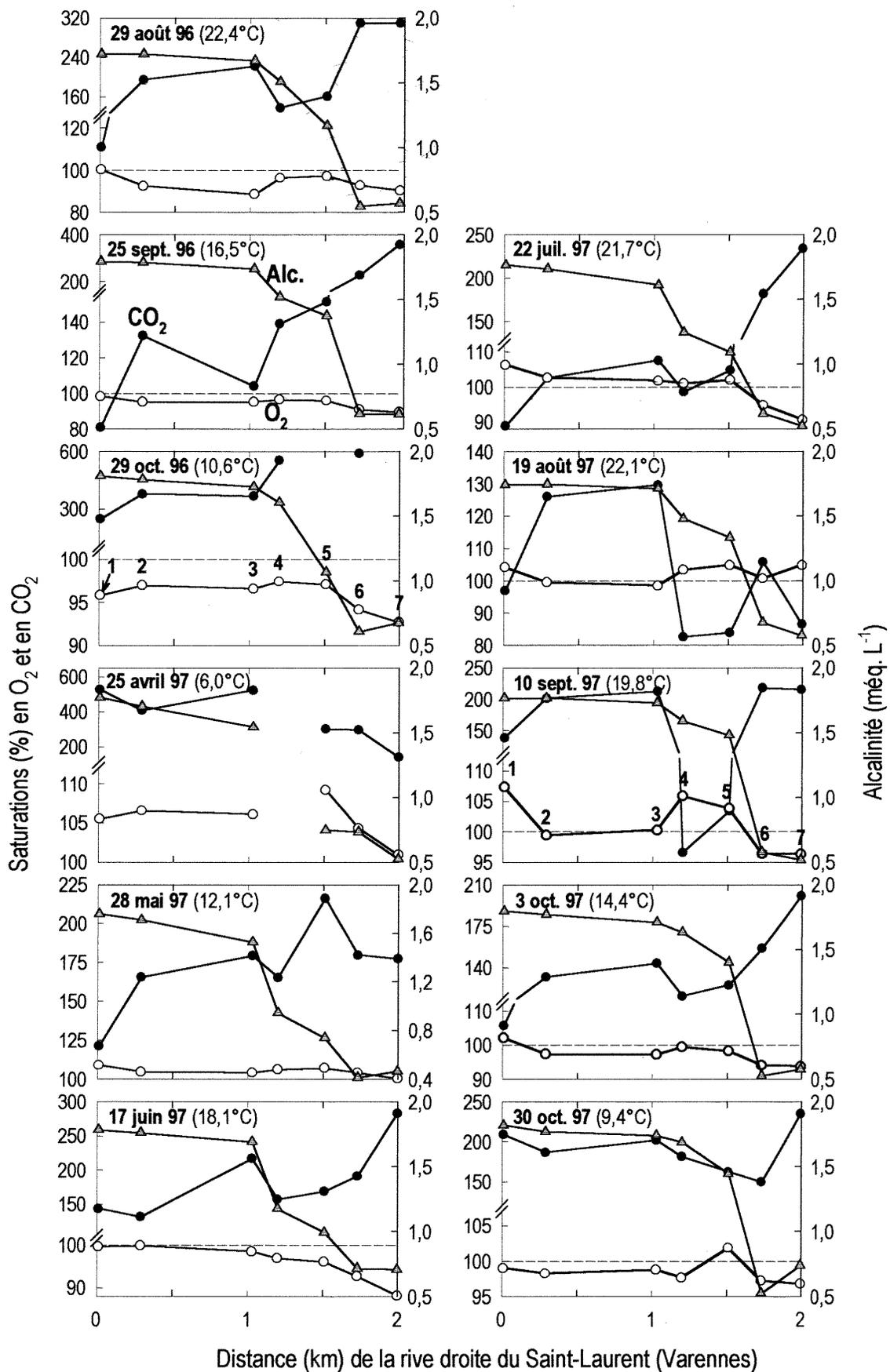
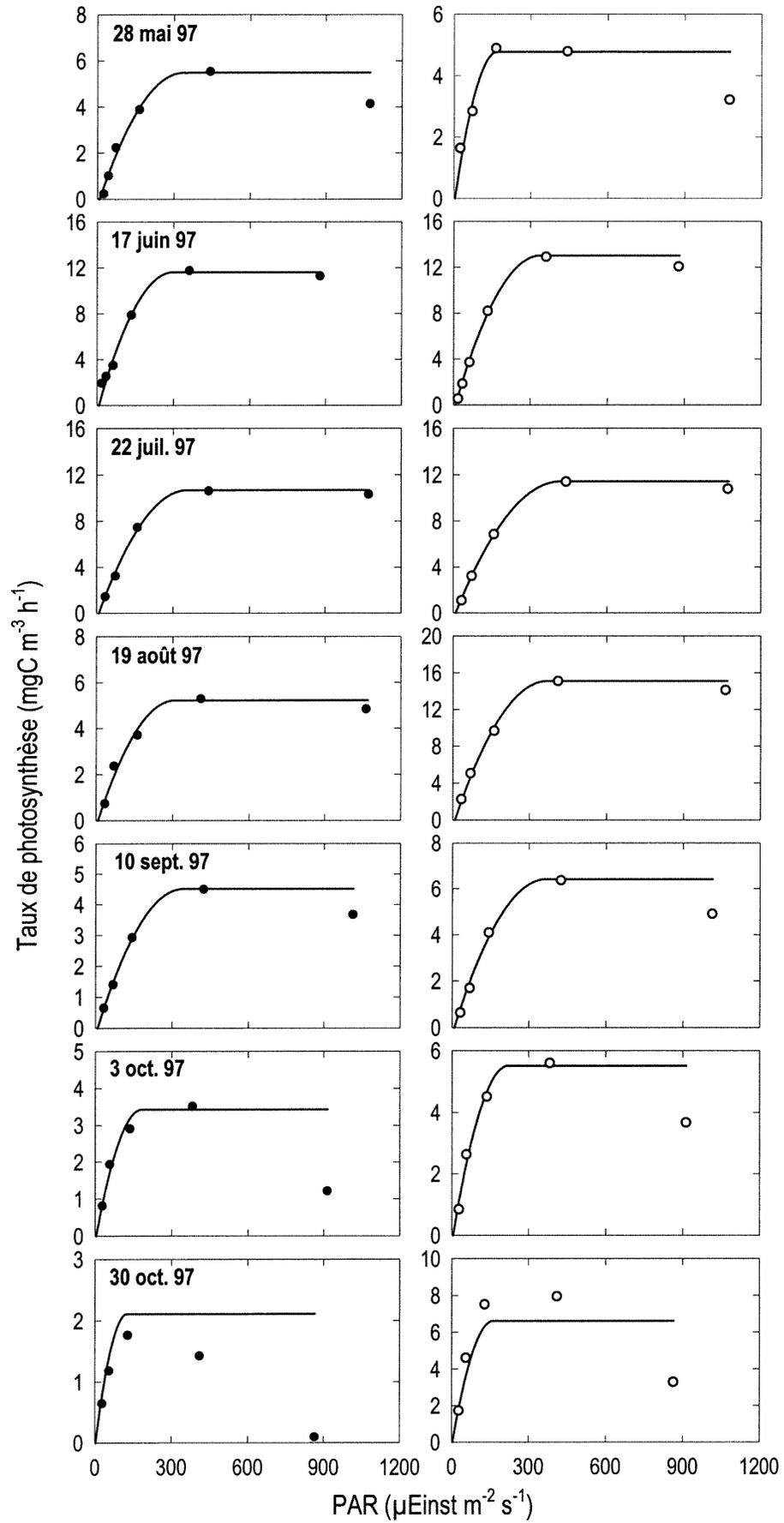


Figure 6. Taux de photosynthèse ( $P$ ,  $\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) du phytoplancton des eaux vertes du Saint-Laurent (●, station 2) et des eaux brunes de l'Outaouais (○, station 6) en fonction de l'intensité lumineuse ( $I$ ,  $\mu\text{Einst m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) à différentes dates. Les données de  $P$  vs.  $I$  ont été ajustées au modèle de Fee (1990). Un Q.P de 1,25 a été utilisé.



### Caractéristiques photosynthétiques du phytoplancton

Nos valeurs moyennes d'efficacité photosynthétique ( $\alpha^B$ ) et de capacité photosynthétique maximale ( $P^B_m$ ) obtenues pour le phytoplancton du Saint-Laurent et de l'Outaouais (tableau III) sont semblables aux valeurs trouvées dans la littérature pour le plancton d'autres milieux tempérés (Pennock et Sharp 1986 ; Carignan *et al.* 2000). Il est à noter que, dans l'ensemble, les données de taux de photosynthèse (P) en fonction de l'intensité lumineuse (I) (courbes P vs I) ont montré peu de photoinhibition, à l'exception près des 3 et 30 octobre 1997 (fig. 6).

Tableau III. Efficacité photosynthétique ( $\alpha^B$ , mgC mgChl  $a^{-1}$  h $^{-1}$  /  $\mu$ Einst m $^{-2}$  s $^{-1}$ ), capacité photosynthétique maximale ( $P^B_m$ , mgC mgChl  $a^{-1}$  h $^{-1}$ ) et intensité lumineuse à saturation ( $I_k$ ,  $\mu$ Einst m $^{-2}$  s $^{-1}$ ) du phytoplancton du Saint-Laurent (station 2) et de l'Outaouais (station 6) estimées d'après les courbes P vs. I ajustées au modèle de Fee (1990).

	Saint-Laurent			Outaouais		
	$P^B_m$	$\alpha^B$	$I_k$	$P^B_m$	$\alpha^B$	$I_k$
28 mai 97	4,61	0,0280	164,61	3,17	0,0384	82,58
17 juin 97	6,53	0,0449	145,30	4,42	0,0266	165,95
22 juil. 97	7,10	0,0408	174,20	5,95	0,0290	205,03
19 août 97	5,57	0,0370	150,57	7,10	0,0394	180,31
10 sept. 97	5,86	0,0349	167,77	5,09	0,0283	179,54
3 oct. 97	3,74	0,0418	89,53	2,50	0,0232	107,79
30 oct. 97	1,34	0,0218	61,73	1,73	0,0218	79,37

Tel que souvent rapporté dans les milieux tempérés (Harding *et al.* 1983 ; Pennock et Sharp 1986 ; Carignan *et al.* 2000), nous avons observé des relations entre  $P^B_m$  et la température de l'eau (°C) dans les deux systèmes étudiés,

pour le Saint-Laurent :

$$P^B_m = (-0,44 \pm 2,05) + (0,32 \pm 0,12) T_{\text{eau}}, r^2 = 0,60, n = 7 \text{ et } p = 0,042 \quad (6)$$

pour l'Outaouais :

$$PB_m = (-1,48 \pm 0,91) + (0,34 \pm 0,05) T_{\text{eau}}, r^2 = 0,90, n = 7 \text{ et } p = 0,0012 \quad (7)$$

#### *Influence du rapport $I_{\text{moy}}/I_k$ sur la Chl a*

Puisque  $I_{\text{moy}}$  mesure la disponibilité de la lumière pour la photosynthèse et que  $I_k$  représente l'intensité lumineuse en deçà de laquelle le taux de photosynthèse devient limité par la lumière, le rapport  $I_{\text{moy}}/I_k$  permet de quantifier le degré de limitation de la photosynthèse par la lumière ; plus le rapport  $I_{\text{moy}}/I_k$  s'éloigne de l'unité, plus la lumière deviendrait limitante pour la photosynthèse (Fee *et al.* 1992). Dans le Saint-Laurent (fig. 7, A et B) comme dans l'Outaouais (fig. 8, A et B), la Chl a montre qu'elle a été influencée par le rapport  $I_{\text{moy}}/I_k$  ; à l'automne, elle s'accroît alors que le rapport  $I_{\text{moy}}/I_k$  se rapproche de l'unité (la lumière devient moins limitante). Cependant, la Chl a n'a été reliée statistiquement au rapport  $I_{\text{moy}}/I_k$  que dans le Saint-Laurent :

$$\ln(\text{Chl } a) = (0,46 \pm 0,11) + (0,52 \pm 0,18)\ln(I_{\text{moy}}/I_k), r^2 = 0,64, n = 7 \text{ et } p = 0,03 \quad (8)$$

Puisque le rapport  $I_{\text{moy}}/I_k$  a été plus faible en moyenne dans l'Outaouais que dans le Saint-Laurent, soit de 0,34 comparativement à 0,59, les algues de l'Outaouais ont été soumises à des conditions lumineuses moins favorables que celles du Saint-Laurent. Pourtant, la concentration en Chl a mesurée dans l'Outaouais a été plus élevée en moyenne que celle mesurée dans le Saint-Laurent (tableau II). La plus grande biomasse de Chl a dans l'Outaouais, en dépit d'un rapport  $I_{\text{moy}}/I_k$  plus faible, pourrait être due à des différences dans la communauté algale (plus d'espèces mixotrophes dans l'Outaouais, communication personnelle de B. Pinel-Alloul) et/ou à des apports de Chl a par des rivières eutrophes.

#### *Variation saisonnière de la biomasse et de la production algales*

Dans le Saint-Laurent (eaux vertes) et l'Outaouais (eaux brunes), la Chl a a atteint des concentrations élevées au printemps et au début de l'été, faibles à la fin de l'été et au début de l'automne, et de nouveau élevées à la fin octobre (fig. 7B, fig. 8B). À l'exception du maximum automnal de Chl a (fig.7B et fig.8B), des études réalisées près de notre site d'étude

Figure 7. Sommaire des données mesurées dans la voie maritime du Saint-Laurent (station 2) entre le 28 mai et le 30 octobre 1997 : intensité lumineuse à saturation ( $I_k$ ,  $\text{Einst m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ), intensité lumineuse moyenne de la colonne d'eau ( $I_{\text{moy}}$ ,  $\text{Einst m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ), Chl *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ), production brute du phytoplancton ( $P$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ), respiration planctonique ( $R$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ), flux d' $\text{O}_2$  ( $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) et de  $\text{CO}_2$  calc. ( $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) estimés à l'interface air-eau par la méthode de la couche stagnante limite, et flux de  $\text{CO}_2$  mes. ( $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) mesurés à l'interface air-eau par la méthode de la « chambre flottante ». L'étendue de l'intervalle de confiance de la moyenne à 95 % est illustrée pour la Chl *a* seulement.

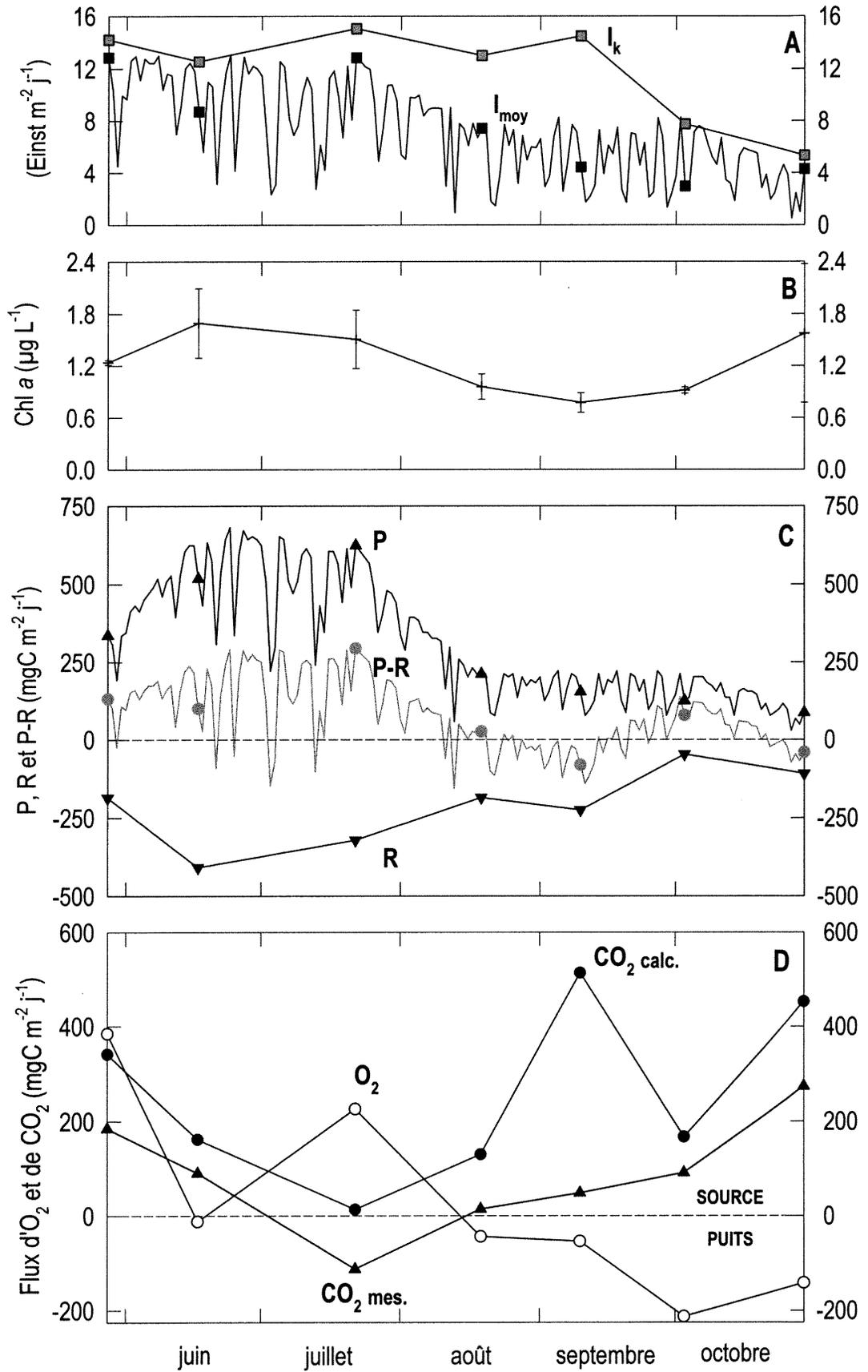
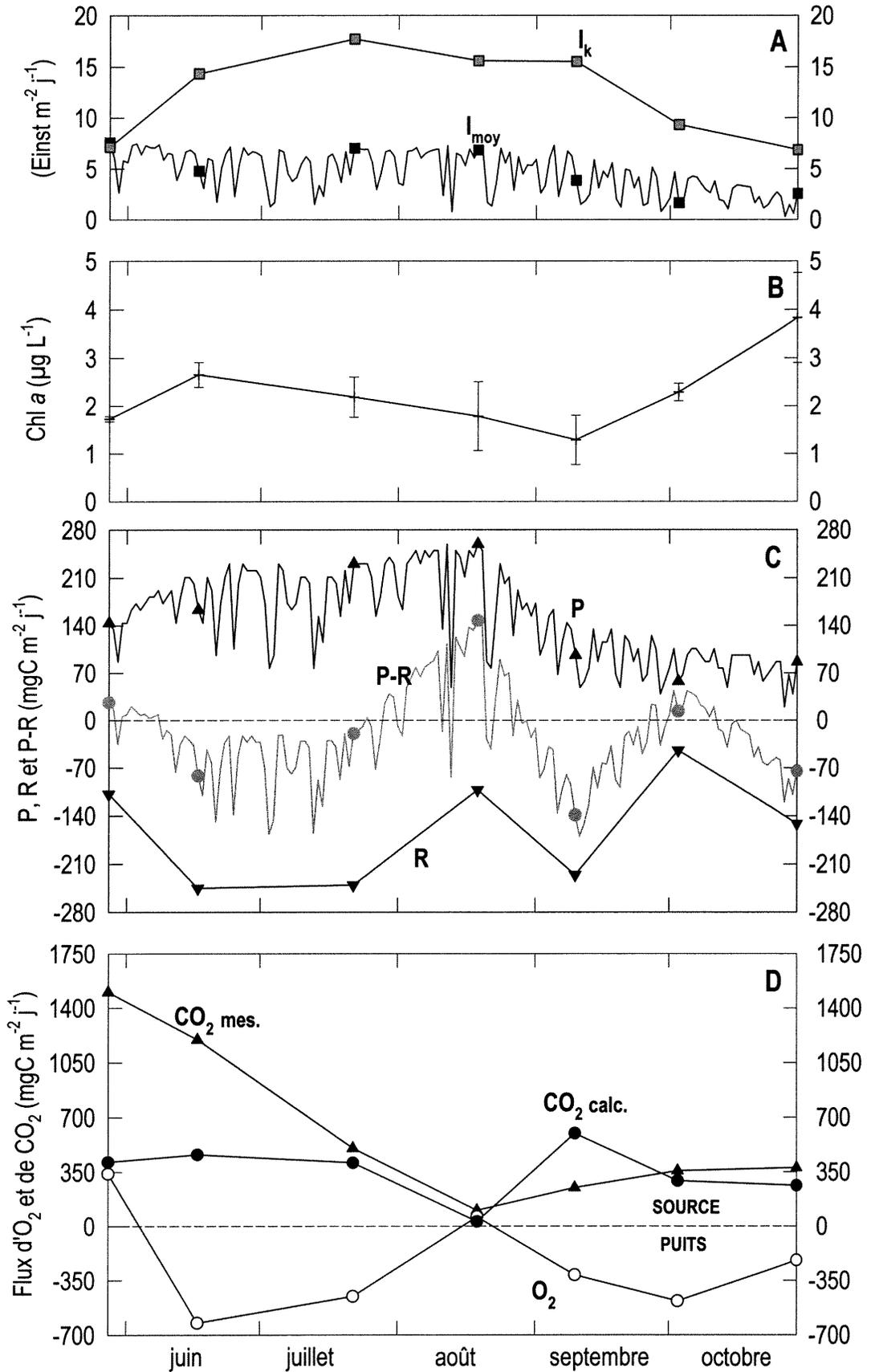


Figure 8. Sommaire des données mesurées à la station 6 (Outaouais) entre le 28 mai et le 30 octobre 1997 : intensité lumineuse à saturation ( $I_k$ ,  $\text{Einst m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), intensité lumineuse moyenne de la colonne d'eau ( $I_{\text{moy}}$ ,  $\text{Einst m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), Chl *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ), production brute du phytoplancton ( $P$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), respiration planctonique ( $R$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), flux d' $\text{O}_2$  ( $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ) et de  $\text{CO}_2$  calc. ( $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ) estimés à l'interface air-eau par la méthode de la couche stagnante limite, et flux de  $\text{CO}_2$  mes. ( $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ) mesurés à l'interface air-eau par la méthode de la « chambre flottante ». L'étendue de l'intervalle de confiance de la moyenne à 95 % est illustrée pour la Chl *a* seulement.



(Provencher 1977) ou à quelque 200 km en amont dans le Saint-Laurent (Mills et Forney 1982) et dans l'Outaouais (Rosemarin 1975), confirment les patrons saisonniers de Chl *a* observés. La production algale brute (P) du Saint-Laurent a reproduit les variations saisonnières de la Chl *a* (fig. 7B et 7C), sauf à l'automne dû à la baisse de  $P^B_m$  (tableau III). La production dans l'Outaouais n'a pas suivi les variations de la Chl *a* comme dans le Saint-Laurent (fig. 8B et 8C). L'absence de coïncidence entre les mesures de P et de Chl *a* dans l'Outaouais s'explique par les variations de  $P^B_m$  (tableau III).

#### *Balance P-R du plancton*

Nos mesures de production algale brute (P) et de respiration planctonique (R) dans les eaux vertes indiquent que le plancton du Saint-Laurent a réalisé, pour la période libre de glace, une production nette de matière organique de  $82 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en moyenne ( $P = 311 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  et  $R = 229 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ). La respiration du plancton a été reliée significativement à la production algale brute dans les eaux vertes (fig. 9), suivant l'équation :

$$R = (66 \pm 50) + (0,50 \pm 0,14)P, r^2 = 0,71, n = 7 \text{ et } p = 0,02 \quad (9)$$

Toujours dans le Saint-Laurent, le rapport P/R a varié directement en fonction du rapport  $z_{eu}/z_m$  de la profondeur de la zone euphotique ( $z_{eu}, 0,01l_0$ ) sur la profondeur de la zone de mélange, qui correspond, dans ce cas-ci, à la profondeur moyenne en amont de notre site d'étude ( $z_m$ ) (fig. 10) :

$$P/R = (-2,88 \pm 1,23) + (4,41 \pm 1,24)z_{eu}/z_m, r^2 = 0,72, n = 7 \text{ et } p = 0,02 \quad (10)$$

À cause de l'effet des variations saisonnières de la température de l'eau sur les niveaux de saturation en  $O_2$  et en  $CO_2$  (voir plus haut), les deux méthodes d'évaluation de la balance P-R (les mesures de P et R et les flux d' $O_2$  et de  $CO_2$  à l'interface air-eau), ne peuvent être comparées que pour la période estivale où il n'y a pas eu de changement marqué de la température de l'eau. En été, dans le Saint-Laurent, la direction des flux d' $O_2$  et des flux de  $CO_2$  mesurés à l'interface air-eau par la méthode de la « chambre flottante » ( $CO_2$  mes.) a confirmé sans exception les mesures de P et R ; par exemple, lorsqu'une production nette a

été mesurée en juillet, les flux ont indiqué que le Saint-Laurent était une source d'O<sub>2</sub> pour l'atmosphère et un puits de CO<sub>2</sub>, et, inversement, lorsque la respiration a excédé la production en septembre, les flux ont indiqué que le Saint-Laurent était un puits d'O<sub>2</sub> et une source de CO<sub>2</sub> (fig. 7C et 7D). Contrairement au flux d'O<sub>2</sub> et aux flux de CO<sub>2</sub> mes., les flux de CO<sub>2</sub> déterminés par la méthode de la couche stagnante limite (CO<sub>2</sub> calc.) n'ont pas confirmé les mesures de P et R dans le Saint-Laurent durant l'été, en indiquant une hétérotrophie continue (fig. 7D).

Dans l'Outaouais (station 6), le rapport P/R a été près de l'unité en moyenne (P = 150 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>, R = 169 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>), et P a excédé R de façon considérable en août (P = 259 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> et R = 102 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) (fig. 8C). Durant l'été, dans l'Outaouais, la direction des flux d'O<sub>2</sub>, de CO<sub>2</sub> calc. et de CO<sub>2</sub> mes. a généralement confirmée la balance P-R déterminée par les mesures de P et R, sauf au mois d'août pour les flux de CO<sub>2</sub> calc. et les flux de CO<sub>2</sub> mes. (fig. 8C et 8D).

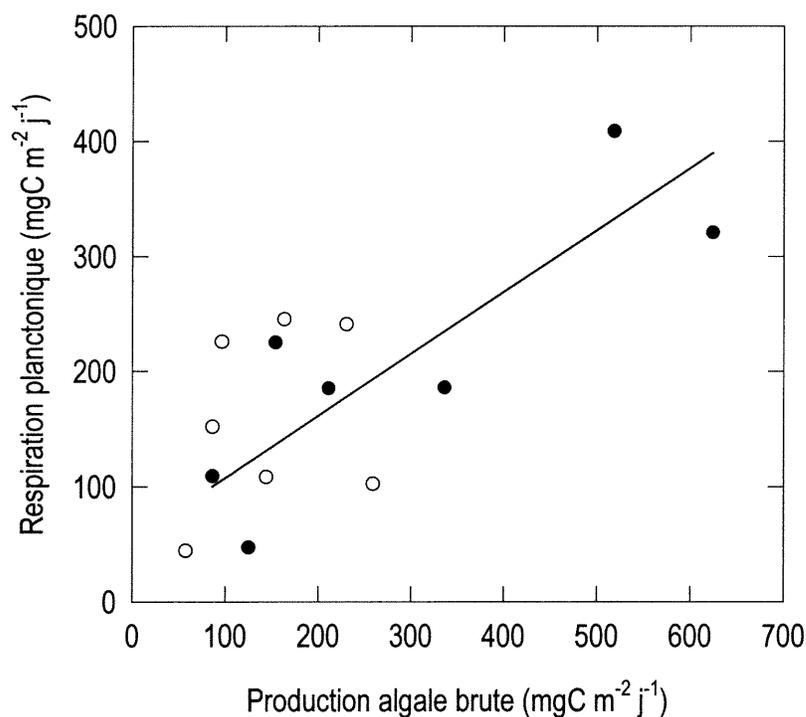


Figure 9. Relation entre la respiration planctonique (R, mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) et la production algale brute (P, mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) pour le Saint-Laurent (●, station 2) et l'Outaouais (○, station 6).

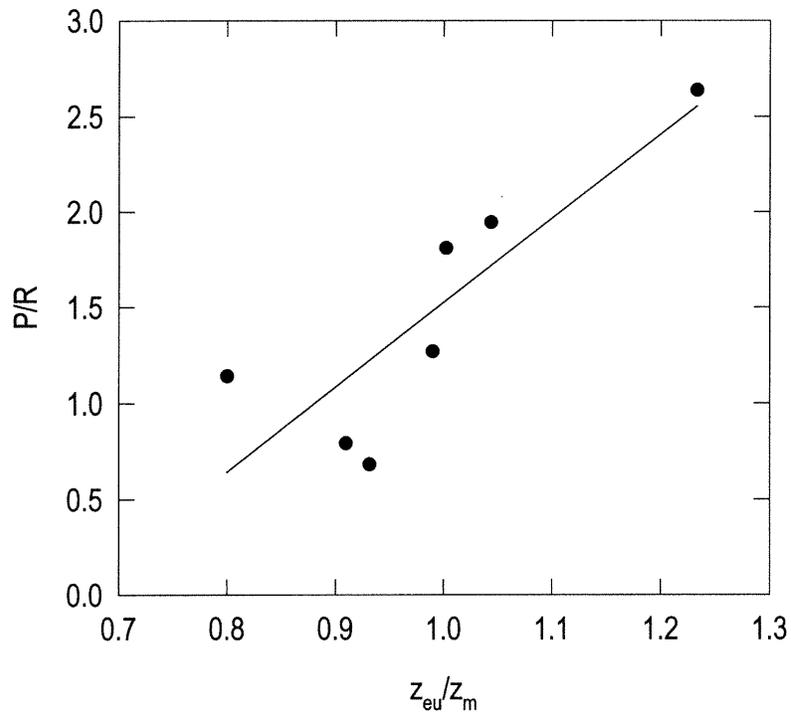


Figure 10. Relation obtenue entre le rapport P/R de la production algale brute (P) sur la respiration du plancton (R) et le rapport  $z_{eu}/z_m$  de la profondeur de la zone euphotique ( $z_{eu}$ ) sur la hauteur moyenne de la colonne d'eau ( $z_m$ ) pour le Saint-Laurent (station 2).

## DISCUSSION

### *Implications énergétiques*

L'autotrophie mesurée dans le Saint-Laurent ( $P/R = 1,36$ ) et le rapport P/R près de l'unité dans l'Outaouais ( $P/R = 0,89$ ) impliquent que la production algale contribuent significativement à l'apport d'énergie au plancton dans ces systèmes. Dans le Saint-Laurent, la relation directe obtenue entre la respiration du plancton et la production algale brute, avec une ordonnée à l'origine non significative ( $p > 0,05$ ), suggère, une fois de plus, que le plancton de ce système dépend étroitement de la production algale. Toujours dans le Saint-Laurent, les flux d' $O_2$  et les flux de  $CO_2$  (ces derniers mesurés par la méthode de la « chambre flottante ») ont révélé que la balance P-R de ce système avait été plus autotrophe (positive) aux stations établies en aval de zones peu profondes colonisées par des macrophytes et épiphytes qu'à la station située dans la voie maritime. Cela suggère que les

macrophytes et les épiphytes contribueraient davantage que le phytoplancton à l'apport d'énergie à la communauté du Saint-Laurent. Divers facteurs peuvent expliquer pourquoi la production algale dans l'Outaouais contribue moins à l'apport d'énergie au plancton que dans le Saint-Laurent, dont, la plus faible transparence de l'Outaouais et ses eaux plus riches en carbone organique dissous (COD).

#### *Influence de $z_m$ sur le rapport P/R*

La balance P-R calculée à partir des mesures de P et R est sensible à des erreurs d'estimation de la hauteur moyenne de la colonne d'eau ( $z_m$ ). Rappelons que  $z_m$  a été utilisée pour convertir les taux volumétriques de respiration en taux superficiels. Dans le Saint-Laurent, la voie maritime a une  $z_m$  plus élevée que le fleuve en moyenne, soit d'environ 11 m comparativement à 8 m. En recalculant la balance P-R du Saint-Laurent pour une  $z_m$  de 11 m plutôt que 8 m, nous trouvons que la production n'excède plus la respiration, mais qu'elle lui équivaut ( $P/R = 0,98$ ). Donc, même si la  $z_m$  du Saint-Laurent avait été sous-estimée, nos conclusions demeureraient inchangées. Ayant exclu du calcul de  $z_m$  les zones peu profondes en bordure (< 2 m) et n'ayant pas considéré, pour l'Outaouais, la fraction du débit de cette rivière s'écoulant par la rivière peu profonde des Mille Îles, il y a peu de chance que  $z_m$  ait été sous-estimée dans cette étude. Enfin, la confirmation de nos mesures de P et R par les flux  $O_2$  et  $CO_2$  mes. durant l'été (en dehors de cette période, nos résultats suggèrent que les flux ont pu être affectés par les changements rapides de la température de l'eau), suggère qu'il n'y a pas eu d'erreur majeure d'estimation de  $z_m$  pour le Saint-Laurent et l'Outaouais.

#### *Comparaison de nos résultats avec les modèles actuels*

Ward et Stanford (1983) ont abordé, dans le cadre du « serial discontinuity concept », l'effet des barrages et des lacs sur l'évolution longitudinale (de la source à l'embouchure) du rapport P/R décrite par le « river continuum concept » (Vanotte *et al.* 1980 ; Minshall *et al.* 1985). Ils ont ainsi proposé que la présence d'un lac sur une grande rivière, en réduisant la turbidité, favorisait le développement des algues et des macrophytes en aval du lac. À cause de l'augmentation de la productivité, Ward et Stanford (1983) ont suggéré que le rapport P/R en aval du lac devait tendre à se rapprocher d'un rapport  $P/R > 1$  prédit par le RCC pour les cours d'eau d'ordre intermédiaire (3 à 6). Nos résultats pour le Saint-Laurent, qui est l'exutoire

des Grands Lacs, corroborent l'hypothèse de Ward et Stanford (1983). D'après le modèle du « riverine productivity » (Thorp et DeLong 1994), l'importance énergétique de la production locale par les algues et les macrophytes dans des grandes rivières caractérisées, comme le Saint-Laurent, par l'absence d'une plaine inondable développée et la présence de substrats solides dans la portion éclairée de la colonne d'eau, devrait être substantielle. Nos résultats indiquent que cette importance pourrait être bien plus que substantielle, c'est-à-dire principale. Dans l'Outaouais, nous avons trouvé que le rapport P/R était près de l'unité en moyenne, alors que le RCC prédit pour les grandes rivières un rapport P/R nettement inférieur à 1. De même, contrairement au RCC, la production algale dans l'Outaouais contribuerait de façon non négligeable à l'apport d'énergie au plancton, particulièrement lors des périodes d'autotrophie nette (ex. en août).

Selon les modèles reliant la balance P-R à la production primaire, les milieux planctoniques dont la production brute est inférieure à  $1 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ j}^{-1}$  ( $300 \text{ mgC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ , Duarte et Agusti (1998)) ou la production ( $^{14}\text{C}$ ) comprise entre  $70$  et  $120 \text{ } \mu\text{gC L}^{-1} \text{ j}^{-1}$  (del Giorgio *et al.* 1997 ; del Giorgio et Peters 1993) devraient être hétérotrophes. Dans le Saint-Laurent et l'Outaouais, la production a été de  $0,08 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ j}^{-1}$  et  $0,01 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ j}^{-1}$  en moyenne respectivement, impliquant, selon les modèles précédents, qu'ils auraient dû être nettement hétérotrophes et dépendre largement des sources externes de carbone. Nos résultats pour le Saint-Laurent vont dans le sens contraire de ces modèles. Quant à l'Outaouais, bien que nos résultats suggèrent qu'il a été hétérotrophe en moyenne, le rapport P/R prédit par le modèle de Duarte et Agusti (1998) ( $\sim 0,50$ ) est inférieur au rapport mesuré dans cette étude et implique que la production contribuerait moins à l'apport d'énergie au plancton que ce que nous avons trouvé. D'autres études sur des milieux peu productifs ont obtenu pareillement des résultats complètement différents de ceux prédits par ces modèles, par exemple l'étude de Carignan *et al.* (2000) réalisée sur plusieurs lacs oligotrophes et celle de Williams (1998) sur les océans. Ces études suggèrent que les modèles précédents reposeraient, soit sur des fondements méthodologiques incertains (Carignan *et al.* 2000 ; Geider 1997), comme, par exemple, l'utilisation de la méthode du  $^{14}\text{C}$  pour estimer la production primaire brute plutôt que celle de l' $\text{O}_2$  (Carignan *et al.* 2000), soit sur une méthode d'analyse des données inappropriée (Williams 1998).

### *Baisse amont-aval du rapport P/R*

Grobbelaar (1985) et Alpine et Cloern (1988) ont démontré que le rapport  $z_{eu}/z_m$  de la profondeur de la zone éclairée ( $z_{eu}$ , 0,0110) sur la profondeur de la zone de mélange ( $z_m$ ) contrôlait le développement du phytoplancton (ou la réalisation d'une production nette). Hudon *et al.* (1996) ont observé que le rapport  $z_{eu}/z_m$  diminuait systématiquement depuis l'embouchure des Grands Lacs jusqu'à environ 200 km en aval de notre site d'étude. Considérant la baisse amont-aval du rapport  $z_{eu}/z_m$ , et la relation directe entre le rapport P/R et le rapport  $z_{eu}/z_m$  obtenue pour le Saint-Laurent (fig. 8), nous pouvons supposer qu'il y a une baisse amont-aval du rapport P/R en amont de notre site d'étude.

### *Balance P-R des grandes rivières en général*

Comme le rapport  $z_{eu}/z_m$  détermine le taux de production nette des algues (Grobbelaar 1985 ; Alpine et Cloern 1988), il détermine, par conséquent, l'apport de carbone organique d'origine algale au réseau trophique. À un rapport  $z_{eu}/z_m < 0,16$  il n'y aurait pas de croissance possible des algues (Grobbelaar 1985 ; Alpine et Cloern 1988 ; Tett 1990). Les grands cours d'eau très hétérotrophes ( $R \gg P$ ) comme l'Amazone, l'Orinoco et le Paraguay sont caractérisés par un rapport  $z_{eu}/z_m < 0,16$  et sont en contact avec des sources majeures de carbone organique (ex. plaine inondable) qui contribueraient massivement à l'apport d'énergie au cours d'eau (Richey *et al.* 1990 ; Lewis 1988 ; Lewis *et al.* 1990 ; Vasquez et Wilbert 1992 ; Blais *et al.* non publié). À l'opposé, le Saint-Laurent, avec un rapport  $z_{eu}/z_m$  élevé (0,98) et des sources moins importantes en carbone exogène, est autotrophe ( $P/R = 1,36$ ). De même, l'Outaouais, avec un rapport  $z_{eu}/z_m$  de 0,62 et des eaux riches en COD par rapport au Saint-Laurent, est légèrement hétérotrophe. Cet ensemble de résultats suggère que la balance P-R peut être très variable d'un grand cours d'eau à l'autre. Cette variabilité de la balance P-R, entre l'autotrophie et l'hétérotrophie, pourrait dépendre, en partie, de différences au niveau du rapport  $z_{eu}/z_m$  et de l'apport de carbone exogène labile au cours d'eau.

## CONCLUSION

Nous avons trouvé que l'Outaouais ( $z_{eu}/z_m = 0,62$ ) et le Saint-Laurent ( $z_{eu}/z_m = 0,98$ ), caractérisés par un rapport  $z_{eu}/z_m > 0,16$ , dépendaient de façon importante de la production algale. Dans le Saint-Laurent, nos résultats suggèrent que les macrophytes et les épiphytes contribueraient davantage que le phytoplancton à l'apport d'énergie à la communauté. Contrairement au Saint-Laurent, nous avons trouvé que l'Outaouais dépendait en partie du carbone exogène. Divers facteurs peuvent expliquer ce résultat, dont la plus faible transparence de l'Outaouais ( $\epsilon$  de  $1,54 \text{ m}^{-1}$  comparativement à un  $\epsilon$  de  $0,59 \text{ m}^{-1}$  pour le Saint-Laurent) et ses eaux plus riches en COD.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans le but de vérifier l'hypothèse de l'hétérotrophie des grandes rivières ( $P < R$ ), nous avons étudié la balance entre la production algale brute (P) et la respiration de la communauté (R) dans le Paraná (Argentine), en aval de sa confluence avec le Paraguay, ainsi que dans le Saint-Laurent (Québec), en aval de sa confluence avec l'Outaouais. La balance P-R a été évaluée au cours de périodes d'eaux hautes et d'eaux basses dans le Paraná et durant la période libre de glace dans le Saint-Laurent. Deux approches indépendantes ont été utilisées pour évaluer la balance P-R, d'une part, la mesure de P et R par la méthode de l'O<sub>2</sub> (Carignan *et al.* 1998), d'autre part, l'estimation des échanges gazeux (flux) d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> entre l'air et l'eau (Richey *et al.* 1988 ; Marino et Howarth 1993).

### *Chl a et production algale brute*

La Chl a a été reliée étroitement à l'intensité lumineuse moyenne de la colonne d'eau ( $I_{\text{moy}}$ ) dans le Paraná ( $r^2 = 0,89$  et  $p < 0,0001$ ). Cette relation suggère que le développement des algues dans cette rivière, caractérisée par une turbidité élevée ( $\epsilon = 2,67 \text{ m}^{-1}$ ) et des concentrations non-limitantes en éléments nutritifs, serait déterminé principalement par la disponibilité de la lumière. Dans le Saint-Laurent, la Chl a a été influencée par le rapport  $I_{\text{moy}}/I_k$  ( $r^2 = 0,64$  et  $p = 0,03$ ),  $I_k$  étant l'intensité lumineuse à partir de laquelle la lumière devient limitante pour la photosynthèse. Comme  $I_k$  a varié davantage dans le Saint-Laurent que dans le Paraná, soit de 62 à 174  $\mu\text{Einst m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  comparativement à 185 à 306  $\mu\text{Einst m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , cela pourrait expliquer pourquoi la Chl a a été reliée avec le rapport  $I_{\text{moy}}/I_k$  dans le Saint-Laurent et  $I_{\text{moy}}$  seulement dans le Paraná. La capacité photosynthétique maximale ( $\text{mgC mgChl a}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) du phytoplancton a été reliée significativement à la température de l'eau dans le Saint-Laurent et l'Outaouais seulement, où la température de l'eau a varié considérablement (8,1 à 22,2 °C).

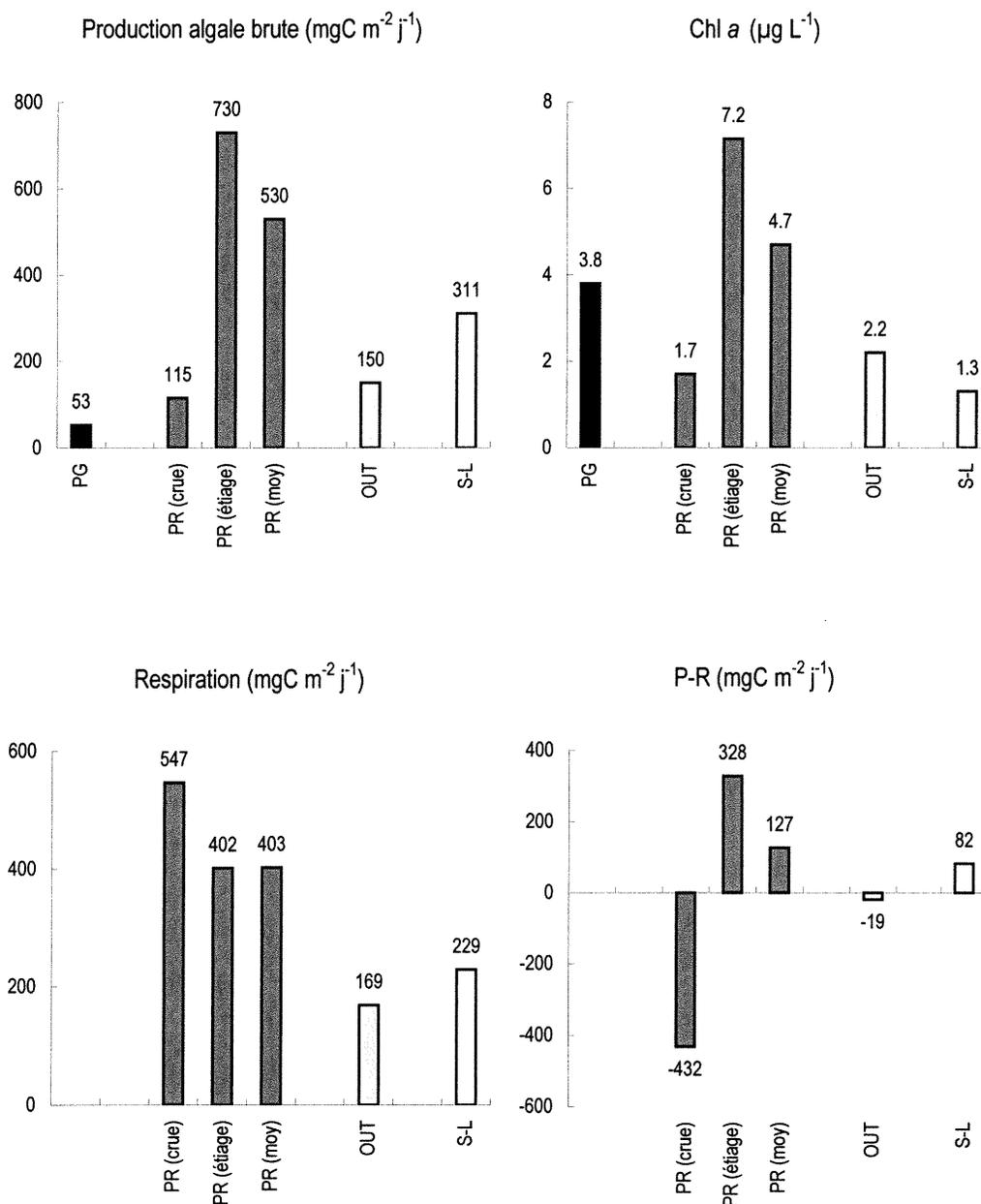


Figure 1. Production algale brute (P, mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>), Chl a (µg L<sup>-1</sup>), respiration de la communauté (R, mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>) et balance P-R mesurées dans les 4 systèmes étudiés : le Paraguay (PG), le Paraná (PN), l'Outaouais (OUT) et le Saint-Laurent (S-L).

Les valeurs les plus élevées de Chl a et de production brute ont été mesurées dans le Paraná (fig. 1). Dans le Paraguay, la concentration en Chl a a été comparable à celle du Paraná. La production a pourtant été négligeable dans le Paraguay, même largement inférieure à celle mesurée dans le Saint-Laurent et l'Outaouais (fig. 1). Il est donc fort possible

que le Paraguay importe sa Chl *a*, comme il importerait son carbone organique (voir plus bas). L'intensité lumineuse incidente ( $I_0$ ,  $\text{Einst m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) et le coefficient d'extinction lumineuse ( $\epsilon$ ,  $\text{m}^{-1}$ ) déterminant la disponibilité de la lumière pour la photosynthèse, et la température de l'eau ( $T$ ,  $^{\circ}\text{C}$ ), permettraient d'expliquer en partie les différences de production algale brute ( $P$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) observées entre le Paraná, le Saint-Laurent et l'Outaouais (fig. 2) :

$$\ln(P) = (0,05 \pm 1,07) + (0,834 \pm 0,229)\ln(I_0) - (0,541 \pm 0,205)\ln(\epsilon) + (0,814 \pm 0,368)\ln(T) \quad (1)$$

$$r^2 = 0,64, r^2\text{-ajusté} = 0,57, n = 20, p = 0,0008$$

### *Respiration*

La respiration ( $R$ ,  $\text{mmolO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) a été reliée à la température de l'eau ( $T$ ,  $^{\circ}\text{C}$ , coefficient de corrélation partiel de 0,64) et la concentration en Chl *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ , coefficient de corrélation partiel de 0,30) dans les 4 systèmes étudiés (modèle 2). La respiration ( $\text{mmolO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) a été plus élevée dans le Paraguay (0,482) et le Paraná (0,299) que dans l'Outaouais (0,153) et le Saint-Laurent (0,125). Cela serait dû en particulier à la température plus chaude de l'eau ( $T$ ,  $^{\circ}\text{C}$ ) et, de façon moindre, aux concentrations plus élevées en Chl *a* (fig. 3) :

$$\ln(R) = (-5,64 \pm 0,69) + (1,16 \pm 0,24)\ln(T) + (0,47 \pm 0,12)\ln(\text{Chl } a) \quad (2)$$

$$r^2 = 0,69, r^2\text{-ajusté} = 0,68, n = 38, p < 0,0001$$

Le  $Q_{10}$  de 2,2 trouvé à partir de l'équation ci-dessus est équivalent au  $Q_{10}$  de 2,2 calculé à partir de la relation précédente reliant la production à d'autres variables. Ces valeurs de  $Q_{10}$  sont compatibles avec les valeurs généralement trouvées dans la littérature.

Les grandes rivières comparées provenant de régions climatiques distinctes, la latitude aurait pu être utilisée dans les modèles 1 et 2 pour expliquer les différences observées d'intensité des processus métaboliques (Lewis 1996). Par exemple, si la latitude avait remplacé  $I_0$  et  $T$  dans le modèle 1 reliant la production à d'autres variables, le  $r^2$  serait passé de 0,64 à 0,41 et  $p$  serait demeuré inférieur à 0,0001.

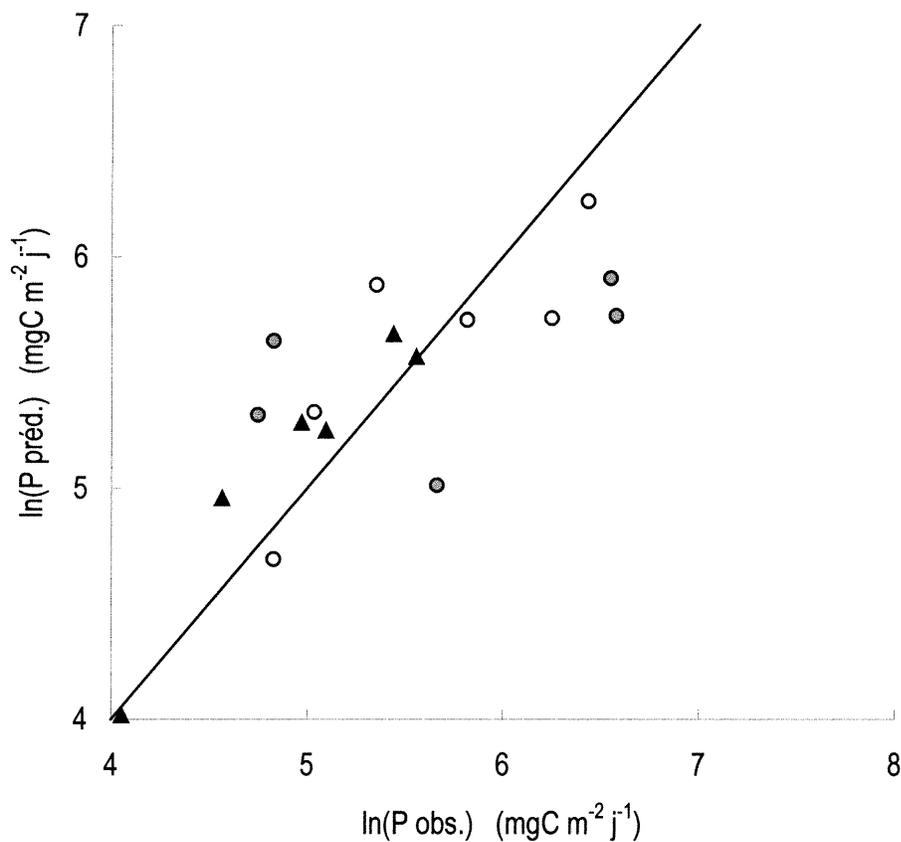


Figure 2. Relation entre la production ( $\text{mgC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), prédite à partir de l'intensité lumineuse incidente ( $I_0$ ,  $\text{Einst m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ), du coefficient d'extinction lumineuse ( $\epsilon$ ,  $\text{m}^{-1}$ ) et de la température de l'eau ( $T$ ,  $^{\circ}\text{C}$ ), et la production algale brute mesurée ( $P$  obs.) pour le Paraná (●), l'Outaouais (▲) et le Saint-Laurent (○). La droite figure le cas où  $P$  préd. =  $P$  obs. [ $\ln(P) = (0,05 \pm 1,07) + (0,834 \pm 0,229)\ln(I_0) - (0,541 \pm 0,205)\ln(\epsilon) + (0,814 \pm 0,368)\ln(T)$ ,  $r^2 = 0,64$ ,  $r^2$ -ajusté =  $0,57$ ,  $n = 20$ ,  $p = 0,0008$ ]

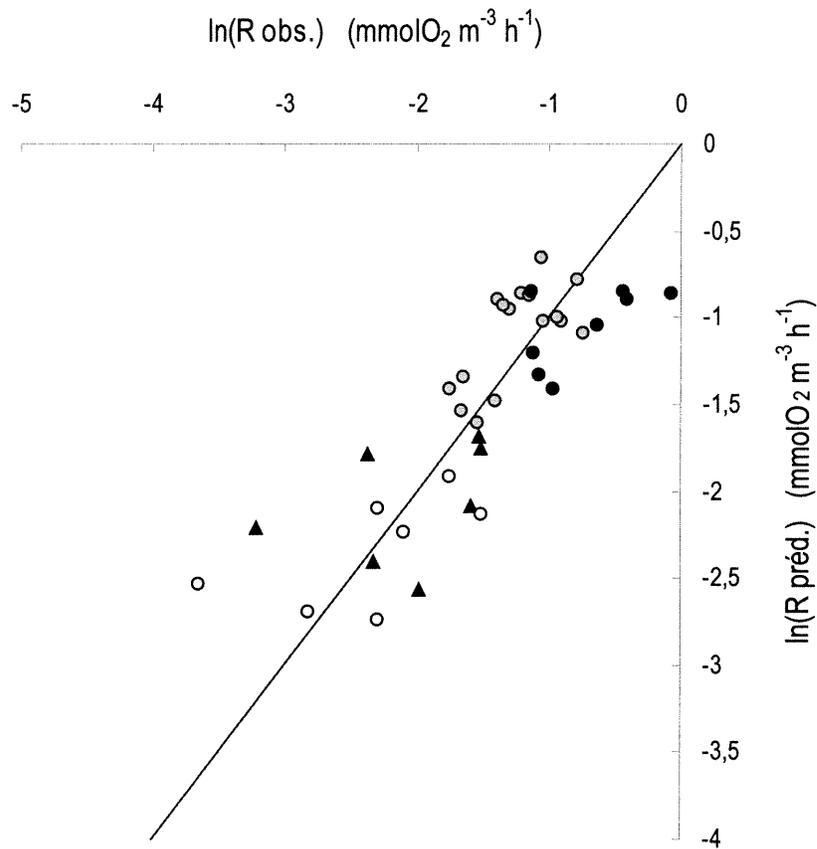


Figure 3. Relation entre la respiration ( $\text{mmolO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ), prédite à partir de la température de l'eau ( $T$ ,  $^{\circ}\text{C}$ ) et de la Chl  $a$  ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ), et la respiration mesurée ( $R$  obs.) pour l'ensemble des systèmes étudiés, soient : le Paraguay (●), le Paraná (◐), l'Outaouais (▲) et le Saint-Laurent (○). La droite figure le cas où  $R$  préd. =  $R$  obs. [ $\ln R = (-5,58 \pm 0,71) + (0,47 \pm 0,12)\ln(\text{Chl } a) + (1,14 \pm 0,24)\ln(T)$ ,  $r^2 = 0,68$ ,  $r^2\text{-ajusté} = 0,66$ ,  $n = 38$ ,  $p < 0,0001$ ].

### Rapport P/R

Dans le Paraná, le rapport P/R a été de 0,76 en moyenne. Comme le niveau moyen du Paraná pendant l'étude a été supérieur de plus d'un mètre au niveau annuel moyen (1980-1996), et que le rapport P/R dépend du rapport  $z_{eu}/z_m$ <sup>1</sup> ( $r^2 = 0,77$ ,  $p < 0,05$ ), lequel est directement contrôlé par le niveau de l'eau, il est possible qu'au cours d'une année de niveau d'eau moyen, la balance P-R du Paraná tende à se rapprocher davantage de l'autotrophie. Cependant, il nous est impossible de vérifier cette hypothèse, car nous n'avons pas obtenu de relations significatives entre le niveau d'eau et le rapport P/R, P, R, ou encore le coefficient d'extinction lumineuse. Dans le Saint-Laurent, le rapport P/R a été de 1,36 en moyenne et a varié directement en fonction du rapport  $z_{eu}/z_m$  ( $r^2 = 0,72$   $p = 0,02$ ), alors que, dans l'Outaouais, il a été près de l'unité (P/R = 0,89). Malgré leur rapport P/R < 1 en moyenne, le Paraná et l'Outaouais ont été caractérisés par quelques périodes d'autotrophie nette (P > R), soit à des rapports  $z_{eu}/z_m$  élevés pour le Paraná, soit à différents mois pour l'Outaouais. À l'une des stations établies dans le Paraná (station 6) et influencée surtout par les eaux du Paraguay (~70%), la production a été de 53 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> en moyenne, la respiration de 111 mgC m<sup>-3</sup> j<sup>-1</sup> (soit une respiration de 855 mgC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> à une  $z_m$  équivalente à celle du Paraná) et l'O<sub>2</sub> a été continuellement sous-saturé (80,4 %). Le Paraguay est le seul système étudié qui dépendrait principalement des sources externes d'énergie, ce qui n'est pas surprenant considérant son extrême turbidité ( $\epsilon > 18,40$  m<sup>-1</sup>) et le fait qu'il est en contact direct avec des sources majeures de carbone organique (plaine inondable et le Pantanal). Les flux d'O<sub>2</sub> ont généralement confirmés les mesure de P et R dans les systèmes étudiés. Dans le Paraná, des sources de CO<sub>2</sub> non reliées à la respiration locale pourraient expliquer la perte continue de CO<sub>2</sub> par cette rivière. Dans le Saint-Laurent et l'Outaouais, les flux d'O<sub>2</sub> de CO<sub>2</sub> (ces derniers mesurés par la méthode de la « chambre flottante ») ont confirmé les mesures de P et R durant l'été (en dehors de cette période, nos résultats suggèrent que les flux ont pu être affectés par les changements rapides de la température de l'eau).

Nos résultats contreviennent aux modèles récents reliant la respiration de la communauté à la production brute (Duarte et Agusti 1998) ou reliant le métabolisme bactérien

---

<sup>1</sup> Soit le rapport de la profondeur de la zone euphotique ( $z_{eu}$  1% $I_0$ ) sur la profondeur de la zone de mélange ou la profondeur moyenne ( $z_m$ ).

à la production ( $^{14}\text{C}$ ) (del Giorgio *et al.* 1997). Selon ces modèles, le rapport P/R du Saint-Laurent et de l'Outaouais aurait dû être largement inférieur à 1 (soit d'environ 0,5 selon Duarte et Agusti (1998)). De même, nous n'aurions jamais dû observer de périodes d'autotrophie nette pour le Paraná, ni pour l'Outaouais.

Des études (Grobbelaar 1985 ; Alpine et Cloern 1988) ont trouvé que le rapport  $z_{eu}/z_m$  déterminait le taux de croissance des algues, et, par conséquent, l'apport de carbone organique d'origine algale au réseau trophique. À un rapport  $z_{eu}/z_m < 0,16$  il n'y aurait pas de croissance possible des algues. Nous avons trouvé que le Paraná ( $z_{eu}/z_m = 0,22$ ), l'Outaouais ( $z_{eu}/z_m = 0,62$ ) et le Saint-Laurent ( $z_{eu}/z_m = 0,98$ ), caractérisés par un rapport  $z_{eu}/z_m > 0,16$ , dépendaient de façon importante de la production algale.

La plupart des grands cours d'eau largement hétérotrophes, comme l'Amazone et l'Orinoco, sont caractérisés par un rapport  $z_{eu}/z_m$  franchement inférieur à 0,16 et sont bordés d'une importante plaine inondable qui contribuerait massivement à l'apport de carbone organique au cours d'eau (Richey *et al.* 1980 ; Richey *et al.* 1990; Vasquez et Wilbert 1992). Ces grands cours d'eau se comparent au Paraguay, pour lequel nos résultats suggèrent qu'il serait très hétérotrophe. À l'opposé, le Saint-Laurent, avec un rapport  $z_{eu}/z_m$  élevé (0,98) et des sources moins importantes en carbone exogène, est autotrophe ( $P/R = 1,36$ ). De même, l'Outaouais, avec un rapport  $z_{eu}/z_m$  de 0,62 et des eaux riches en COD par rapport au Saint-Laurent, est légèrement hétérotrophe. Cet ensemble de résultats suggère que la balance P-R peut être très variable d'un grand cours d'eau à l'autre. Cette variabilité de la balance P-R, entre l'autotrophie et l'hétérotrophie, pourrait dépendre, en partie, de différences au niveau du rapport  $z_{eu}/z_m$  et de l'apport de carbone exogène labile au cours d'eau.

## RÉFÉRENCES

Alpine, A. E. et J. E. Cloern. 1988. Phytoplankton growth rates in a light-limited environment, San Francisco Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 44: 167-173

APHA (American Public Health Association). 1985. *Standard Methods for the examination of water and wastewater*, 16<sup>e</sup> éd., APHA, Washington.

Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil et F. Thingstad. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10: 257-263.

Azam, F., D. C. Smith, G. F. Steward et Å. Hagström. 1993. Bacteria-organic matter coupling and its significance for oceanic carbon cycling. *Microb. Ecol.*, 28: 167-179.

Bansal, M. K. 1973. Atmospheric reaeration in natural streams. *Water Res.*, 7: 769-782.

Blais, A.-M., R. Carignan, C. Hudon et L. A. Benetti. (en préparation). La balance production-respiration dans le Paraná (Corrientes, Argentine), en aval de la confluence avec le Paraguay.

Bonetto, A. A. 1976. Calidad de las aguas del Río Paraná. Introducción a su estudio ecológico. *Dir. Nac. Constr. Portuarias y Vías Navegables, INCYTH, PNUD, ONU, Arg.* 202 pp.

Bonetto, A. A. 1986. The Paraná River system, p. 541-555. In: B. R. Davies et K. F. Walker (éds.) *The ecology of river systems*. Dr W. J. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Bonetto, A. A. et I. R. Wais. 1990. The Paraná River in the framework of modern paradigms of fluvial systems. *Acta. Limnol. Brasil.* III: 139-172.

Bonetto, A. A. et I. R. Wais. 1995. Southern south american streams and rivers, p. 257-291. In: C. E. Cushing, K. W. Cummins et G. W. Minshall (éds) *River and stream ecosystem*.

Ecosystems of the world, no. 22., Elsevier.

Bonetto, C. A. 1983. Fitoplancton y producción primaria del Paraná medio. *Ecosur*, 10: 79-102.

Bonetto, C. A., Y. Zalocar de Domitrovic et E. R. Vallejos. 1983. Fitoplancton y producción primaria del Río Alto Paraná (Argentina). *Physis* (Buenos Aires), Secc.B, 41: 81-93.

Bott, T. L., J. T. Brock, C. S. Dunn, R. J. Naiman, R. W. Ovink et R. C. Petersen. 1985. Benthic community metabolism in four temperate stream systems : an interbiome comparison and evaluation of the river continuum concept. *Hydrobiologia*, 123: 3-45.

Carignan, R. et J. J. Neiff. 1992. Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná River (Argentina) dominated by the water hyacinth *Eichhornia crassipes*. *Biogeochemistry*, 17: 85-121.

Carignan, R. et D. Planas. 1994. Recognition of nutrient and light limitation in turbid mixed layers: Three approaches compared in the Paraná floodplain (Argentina). *Limnol. Oceanogr.*, 39: 580-596.

Carignan, R., A.-M. Blais, et C. Vis. 1998. Measurement of primary production and community respiration in oligotrophic lakes using the Winkler method. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 1078-1084.

Carignan, R. et P. Vaithyanathan. 1999. Phosphorus availability in the Paraná floodplain lakes (Argentina) : Influence of pH and phosphate buffering by fluvial sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 44: 1540-1548.

Carignan, R., D. Planas et C. Vis. 2000. Planktonic production and respiration in oligotrophic shield lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 45: 189-199.

Cluis, D., G. Bourgeault, C. Laberge, C. Guimont et D. Potvin. 1990. Analyse statistique des données de qualité de l'eau du fleuve Saint-Laurent (1978-1988). Rapport scientifique no. 289, INRS-Eau, Québec.

Cole, B. E. et J. E. Cloern (1984) Significance of biomass and light availability to phytoplankton productivity in San Francisco Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17: 15-24.

Cole, J. J., N. F. Caraco, et B. L. Peierls. 1992. Can phytoplankton maintain a positive carbon balance in a turbid, freshwater, tidal estuary ?. *Limnol. Oceanogr.*, 37: 1608-1617.

Cole, J. J. et N. F. Caraco. 1993. The pelagic microbial food web of oligotrophic lakes, p. 101-111. In: T. E. Ford (éd.) *Aquatic microbial food web of oligotrophic lakes*. Blackwell Scientific publications. Boston, MA.

Cummins, K. W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*, 24: 631-641.

del Giorgio, P. A. et R. H. Peters. 1993. Balance between phytoplankton production and plankton respiration in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 282-289.

del Giorgio, P. A. et R. H. Peters. 1994. Patterns in planktonic P : R ratios in lakes : Influence of lake trophic and dissolved organic carbon. *Limnol. Oceanogr.* 39: 772-787.

del Giorgio, P. A., J. J. Cole et A. Cimleris. 1997. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Nature*, 385: 148-151.

del Giorgio, P. A., J. J. Cole, N. F. Caraco et R. H. Peters. 1999. Linking planktonic biomass and metabolism to net gas fluxes in northern temperate lakes. *Ecology*, 80: 1422-1431.

Descy, J.-P. et V. Gosselain. 1994. Development and ecological importance of phytoplankton in a large lowland river (River Meuse, Belgium). *Hydrobiologia*, 289: 139-155.

Devol, A. H., P. D. Quay et J. E. Richey. 1987. The role of gas exchange in the inorganic carbon, oxygen, and  $^{222}\text{Rn}$  budgets of the Amazon River. *Limnol. Oceanogr.*, 32: 235-248.

Devol, A. H., B. R. Forsberg, J. E. Richey et T. P. Pimentel. 1995. Seasonal variation in chemical distributions in the Amazon (Solimões) River : A multi-year time series. *Global Biogeochemical Cycles*, 9: 307-328.

Duarte, C. M. et S. Agusti. 1998. The  $\text{CO}_2$  balance of unproductive aquatic ecosystems. *Science*, 281: 234-236.

Falkowski, P. G. 1980. Light-shade adaptation in marine phytoplankton, p. 99-119. In: P. G. Falkowski (éd.) *Primary productivity in the sea*. Plenum Press, New-York.

Fee, E. J. 1990. Computer programs for calculating *in situ* phytoplankton photosynthesis. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* no.1740, 27 pp.

Fee, E. J., J. A. Shearer, E. R. DeBruyn, et D. W. Schindler. 1992. Effects of lake size on phytoplankton photosynthesis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 2445-2459.

Findlay, S., M. L. Pace, D. Lints, J. J. Cole, N. F. Caraco et B. Peierls. 1991. Weak coupling of bacterial and algal production in a heterotrophic ecosystem : The Hudson River estuary. *Limnol. Oceanogr.* 36: 268-278.

Fisher S. G. et G. E. Likens. 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire : An integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.*, 43: 421-439.

Geider, R. J. 1997. Photosynthesis or planktonic respiration ? *Nature*, 388: 132.

Grobbelaar, J. U. 1985. Phytoplankton productivity in turbid waters. *J. Plankton Res.* 7: 653-663.

Grobbelaar, J. U. 1990. Modelling phytoplankton productivity in turbid waters with small euphotic to mixing depth ratios. *J. Plankton Res.*, 12: 923-931.

Hall, C. A. S. et R. Moll. 1975. Methods of assessing aquatic primary productivity, p. 19-51. In: H. Lieth et R. H. Whittaker (éds.) *Primary productivity of the biosphere*. Ecological studies, vol. 14. Springer-Verlag, New-York.

Hamilton, S. K., S. J. Sippel, D. F. Calheiros et J. M. Melack. 1997. An anoxic event and other biogeochemical effects of the Pantanal wetland on the Paraguay River. *Limnol. Oceanogr.*, 42: 257-272.

Hamilton, S. K., S. J. Sippel et J. M. Melack. 1995. Oxygen depletion and carbon dioxide and methane production in waters of the Pantanal wetland of Brazil. *Biogeochemistry*, 30: 115-141.

Harding Jr., L. W., B. W. Meeson et T. R. Fisher Jr. 1983. Phytoplankton production in two east coast estuaries : photosynthesis-light functions and patterns of carbon assimilation in Chesapeake and Delaware Bays. *Estuarine, Coastal and Shelf Sc.*, 23: 773-806.

Hessen, D. O. 1998. Food webs and carbon cycling in humic lakes, p. 285-315. In: D. O. Hessen et L. J. Tranvik (éds.) *Aquatic humic substances : Ecology and biogeochemistry*. Ecological studies vol. 133. Springer-Verlag.

Hitchman, M. L. 1978. Measurement of dissolved oxygen, 255 pp. In : P. J. Elving, J. D. Winefordner et I. M. Kolthoff (éds.) *Chemical analysis : A series of monographs on analytical chemistry and its applications*, no. 49. A Wiley-Interscience publication, New York.

Howarth, R. W., R. Marino, R. Garritt et D. Sherman. 1992. Ecosystem respiration and organic carbon processing in a large, tidally influenced river : the Hudson River. *Biogeochemistry*, 16: 83-102.

Hudon, C. 1997. Impact of water level fluctuations on St. Lawrence River aquatic vegetation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 2853-2865

Hudon, C., S. Paquet et V. Jarry. 1996. Downstream variations of phytoplankton in the St. Lawrence River (Québec, Canada). *Hydrobiologia*, 337: 11-26.

Hudon, C. et A. Sylvestre. 1998. Qualité de l'eau en aval de l'archipel de Montréal 1994-1996. Rapport scientifique et technique St-170. Centre Saint-Laurent, Environnement Canada, Montréal, 170 pages + annexes.

Hynes, H. B. N. 1975. The stream and its valley. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19: 1-15.

Jeffrey, S. W. et G. F. Humphrey. 1975. New spectrophotometric equations for determining chl a, b, c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 167: 191-194.

Jones, R. I. 1992. The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. *Hydrobiologia*, 229: 73-91.

Jones, J. B. et P. J. Mulholland. 1998. Influence of drainage basin topography and elevation on carbon dioxide and methane supersaturation of stream water. *Biogeochemistry*, 40: 57-72.

Junk, W. J., P. B. Bayley et R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems, p. 110-127. In: D. P. Dodge (éd.) *Proceedings of the international large river symposium*. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* vol. 106.

Junk, W. J. 1997. General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains, p. 3-20. In: W. J. Junk (éd.) *The central Amazon floodplain : ecology of a pulsing system*. *Ecological studies* vol. 126, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.

Kempe, S. 1982. Long-term records of CO<sub>2</sub> pressure fluctuations in fresh waters, p. 91-993.

In : E. T. Degens (éd.) Transport of carbon and minerals in major world rivers, Pt. 1. Mitt. Geol.-Palaont. Inst. Univ. Hamburg, SCOPE/UNEP Sonderb 52.

Kieber, R. J., X. Zhou et K. Mopper. 1990. Formation of carbonyl compounds from UV-induced photodegradation of humic substances in natural waters : fate of riverine carbon in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 35: 1503-1515.

Kling, G. W., G. W. Kipphut et M. C. Miller. 1991. Artic lakes and streams as conduits to the atmosphere : Implications for tundra carbon budgets. *Science*, 251: 298-301.

Lewis, W. M. Jr. 1988. Primary production in the Orinoco River. *Ecology*, 69: 679-692.

Lewis, W. M. Jr, F. H. Weibezahn, J. F. Saunders III et S. K. Hamilton. 1990. The Orinoco River as an ecological system. *Interciencia*, 15: 346-357.

Lewis, W. M. Jr. 1996. Tropical lakes : how latitud makes the difference?, p. 46-64. In : F. Schiemer et K. T. Boland (éds.) *Perspectives in tropical limnology*. SPB Academic Publishing, Amsterdam.

Marino, R. et R. W. Howarth. 1993. Atmospheric oxygen exchange in the Hudson River: dome measurements and comparison with other natural waters. *Estuaries*, 16: 433-445.

Meybeck, M. 1982. Carbon, nitrogen and phosphorus transport by world rivers. *Amer. J. Sci.*, 282: 401-450.

Meyer, J. L. et R. T. Edwards. 1990. Ecosystem metabolism and turnover of organic carbon along a blackwater river continuum. *Ecology*, 71: 668-677.

Meyer, J. L. 1994. The microbial loop in flowing waters. *Microb. Ecol.*, 28: 195-199.

Mills, E. L. et J. L. Forney. 1982. Response of Lake Ontario plankton entering the international

section of the St. Lawrence River. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 67: 27-43

Minshall, G. W. 1978. Autotrophy in stream ecosystems. *Bioscience*, 28: 767-771.

Minshall, G. W., R. C. Petersen, K. W. Cummins, T. L. Bott, J. R. Sedell, C. E. Cushing et R. L. Vanotte. 1983. Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. *Ecological Monographs*, 53: 1-25.

Minshall, G. W., K. W. Cummins, R. C. Petersen, C. E. Cushing, D. A. Bruns, J. R. Sedell et R. L. Vannote. 1985. Developments in stream ecosystem theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 1045-1055.

Minshall, G. W., R. C. Petersen, T. L. Bott, C. E. Cushing, K. W. Cummins, R. L. Vannote and J. R. Sedell. 1992. Stream ecosystem dynamics of the Salmon River, Idaho : an 8th-order system. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 11: 111-137.

Moran, M. A. et R. E. Hodson. 1990. Bacterial production on humic and nonhumic components of dissolved organic carbon. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1744-1756.

Naiman, R. J. 1983. The annual pattern and spatial distribution of aquatic oxygen metabolism in boreal forest watersheds. *Ecol. Monogr.* 53: 73-94.

Odum, H. T. 1956. Primary production in flowing waters. *Limnol. Oceanogr.*, 1: 102-117.

Pedrozo, F. et O. Orfeo. 1986. Evaluación de los sólidos suspendidos en algunos ríos del noreste Argentino, empleo de filtros. *Rev. Asoc. Arg. Miner. Petrol. et Sediment.*, Argentina, 17: 61-66.

Pedrozo, F., Y. Zalocar et C. Bonetto. 1988. A comparative study on phosphorus and nitrogen transport in the Paraná, Paraguay and Bermejo rivers, p. 91-117. In: J. C. Tundisi (éd.) *Limnología e manejo de represas*. Acad. Cienc. São Paulo, Brasil.

Pennock, J. R. et J. H. Sharp. 1986. Phytoplankton production in the Delaware Estuary : temporal and spatial variability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34: 143-155

Pomeroy, L. R. 1974. The ocean's food web, a changing paradigm. *Bioscience*, 24: 499-504.

Provencher, M. 1977. Étude du phytoplancton du Saint-Laurent et de ses tributaires. Rapport technique no. 9, ministère des Ressources naturelles (Canada).

Reynolds, C. S. 1988. Potamoplankton : paradigms, paradoxes, prognoses, p. 285-311. In: F. E. Round (éd.) *Algae and the aquatic environment*. Biopress, Bristol.

Richey, J. E., J. T. Brock, R. J. Naiman, R. C. Wissmar et R. F. Stallard. 1980. Organic carbon : oxidation and transport in the Amazon River. *Science*, 207: 1348-1351.

Richey, J. E., A. H. Devol, S. C. Wofsy, R. Victoria et M. N. G. Riberio. 1988. Biogenic gases and the oxidation and reduction of carbon in Amazon River and floodplain waters. *Limnol. Oceanogr.*, 33: 551-561.

Richey, J. E., J. I. Hedges, D. H. Allan, P. D. Quay, R. Victoria, L. Martinelli et B. R. Forsberg. 1990. Biogeochemistry of carbon in the Amazon River. *Limnol. Oceanogr.*, 35: 352-371.

Rondeau, B. 1993. Qualité des eaux du fleuve Saint-Laurent 1985-1990. Tronçon Cornwall-Québec. Centre Saint-Laurent, Environnement Canada, 150 pp.

Rosemarin, A. S. 1975. Comparison of primary productivity ( $^{14}\text{C}$ ) per unit biomass between phytoplankton and periphyton in the Ottawa River near Ottawa, Canada. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19: 1584-1592.

Rosenfeld, J. S. et R. J. Mackay. 1987. Assessing the food base of stream ecosystems : alternatives to the P/R ratio. *Oikos*, 50: 141-147.

Sedell, J. R., J. E. Richey et F. J. Swanson. 1989. The river continuum concept : A basis for the expected ecosystem behavior of very large rivers ? p. 49-55. In: D. P. Dodge (éd.) Proceedings of the international large river symposium. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. vol. 106.

Sinada, F. et A. G. A. Karim. 1984. Primary production and respiration of the phytoplankton in the Blue and White Niles at Khartoum. *Hydrobiologia*, 110: 57-59.

Singh, S. K. et G. P. Singh. 1996. Density and productivity of phytoplankton in the River Ganga at Patna, India. *Tropical Ecol.*, 37: 143-145.

Stainton, M. P. 1973. A syringe gas stripping procedure for gas-chromatographic determination in freshwater of dissolved inorganic and organic carbon and carbonates in sediments. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 30: 1441-1448.

Stumm, W. et J. J. Morgan. 1981. *Aquatic chemistry*. 2<sup>e</sup> éd. Wiley-Interscience.

Talling, J. F. et J. Rzóška. 1967. The development of plankton in relation to hydrological regime in the Blue Nile. *J. Ecol.*, 55: 637-662.

Tett, P. (1990) The photic zone, p. 1-357. In: P. J. Herring, A. K. Campbell, M. Whitfield, L. Maddock (éds.) *Light and life in the sea*. Cambridge University Press, Cambridge.

Thorp, J. H. et M. D. DeLong. 1994. The riverine productivity model : an heuristic view of carbon sources and organic processing in large river ecosystems. *Oikos*, 70: 305-308.

Tranvik, L. J. 1992. Allochthonous dissolved organic matter as an energy source for pelagic bacteria and the concept of the microbial loop. *Hydrobiologia*. 229: 107-114.

Tranvik, L. J. 1998. Degradation of dissolved organic matter in humic waters by bacteria. p. 259-283. In : D. O. Hessen et L. J. Tranvik (éds.) *Aquatic humic substances : Ecology and*

biogeochemistry. Ecological studies vol. 133. Springer-Verlag.

Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell et C. E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 130-137.

Vasquez, E. et W. Wilbert. 1992. The Orinoco : physical, biological and cultural diversity of a major tropical alluvial river, p. 448-470. In : P. Calow et G. E. Petts (éds.) *The rivers handbook : hydrological and ecological principles*, vol 1. Blackwell scientific publications, Oxford.

Volk, C. J., C. B. Volk et L. A. Kaplan. 1997. Chemical composition of biodegradable dissolved organic matter in streamwater. *Limnol. Oceanogr.* 42: 39-44.

Ward, J. V. et J. A. Stanford. 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems, p. 29-42. In : T. D. Fontaine et S. M. Bartell (éds.) *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor.

Welcomme, R. L. 1979. *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman, London, 317 pp.

Wetzel, R. G. 1983. Organic carbon cycling and detritus, p. 667-705. In: *Limnology*. 2<sup>e</sup> éd. Philadelphia, Saunders.

Wetzel, R. G. 1984. Detrital dissolved and particulate organic carbon functions in aquatic ecosystems. *Bulletin of marine science*, 35: 503-509.

Wetzel, R. G. et G. E. Likens. 1991. *Limnological analyses*. Springer-Verlag, New York 2<sup>e</sup> éd., 391 pp.

Wetzel, R. G. et A. K. Ward. 1992. Primary production, p. 354-369. In: P. Calow et G. E. Petts (éds.) *The rivers handbook : hydrological and ecological principles*, vol 1. Blackwell scientific publications, Oxford.

Wetzel, R. G. 1995. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshwater biology*, 33: 83-89.

Wetzel, R. G., P. G. Hatcher et T. S. Bianchi. 1995. Natural photolysis by ultraviolet irradiance of recalcitrant dissolved organic matter to simple substrates for rapid bacterial metabolism. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 1369-1380.

Williams, P. J. 1998. The balance of plankton respiration and photosynthesis in the open oceans. *Nature* 394: 55-57.

Williams, P. J. et J. E. Robertson. 1991. Overall planktonic oxygen and carbon dioxide metabolisms : the problem of reconciling observations and calculations of photosynthetic quotients. *J. Plankt. Res.*, vol. 13 Supp.: 153-169.

Wissmar, R. C., J. E. Richey, R. F. Stallard et J. M. Edmond. 1981. Plankton metabolism and carbon processes in the Amazon River, its tributaries, and floodplain waters, Peru-Brazil, May-June 1977. *Ecology*, 62: 1622-1633.

Zalocar de Domitrovic, Y. et E. R. Vallejos. 1982. Fitoplancton del Río Alto Paraná. Variación estacional y distribución en relación a factores ambientales. *Ecosur*, 9: 1-28.

Zalocar de Domitrovic, Y., C. Bonetto et H. G. Lancelle. 1982. Algunos aspectos limnológicos de la laguna Herra dura (Formosa, Argentina). *Ecosur*, 9: 171-188.

## ANNEXE I. SOMMAIRE DES DONNÉES BRUTES POUR LE PARANÁ

Les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques de l'eau à différentes stations dans le Paraná ont été mesurées à intervalles de 1 à 3 semaines entre le 26 novembre 1996 et le 25 février 1997. À chaque station, un appareil Hanna HI 9025 a été utilisé pour mesurer la température de l'eau et le pH avec une précision de  $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$  et  $\pm 0,01$  unité pH. L'électrode pH a été calibrée sur le terrain avant le début des mesures, en utilisant deux solutions tampon (pH 4,0 et pH 7,0). L'alcalinité a été déterminée par titration Gran (Wetzel et Likens 1991). La concentration en oxygène dissous a été déterminée par la méthode de Winkler en suivant les étapes décrites par Carignan *et al.* (1998), sauf qu'un standard de bi-iodate  $\text{KH}(\text{IO}_3)_2$   $0,0250 \pm 0,0002$  N a été utilisé. Les échantillons destinés au dosage de la Chl *a* ont été filtrés sur des filtres en fibres de verre Gelman A/E. La Chl *a* a été mesurée par fluorométrie après extraction dans l'acétone 90% (APHA, 1975). Les concentrations en Chl *a* corrigées pour les phéopigments (Chl *a* corr.) et non-corrigées (Chl *a* n-c) sont présentées ci-dessous. L'intensité de la lumière dans l'air et dans l'eau a été mesurée à partir de capteurs Li-Cor LI-190 et LI-192 SA reliés à un photomètre LI-1000. Les paramètres photosynthétiques ( $P^{\text{B}}_{\text{m}}$  et  $\alpha^{\text{B}}$ ) et la respiration ont été mesurés tel que décrit à la page 19 de ce mémoire.

Tableau IA. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 26 novembre 1996 (niveau du Paraná = 5,05 m).

Station	1	2	3	4	5	6	7
(m) rive gauche	50	200	475	1 025	1 325	1 488	1 950
Heure	9h30	9h50	9h55	10h10	10h15	10h20	10h40
T (°C)	25,4	25,4	25,4	25,4	26,0	26,8	26,9
Alc. ( $\mu\text{éq. L}^{-1}$ )	333,9	332,8	329,6	338,6	424,8	548,5	621,7
	333,2	332,5	333,8	343,7	421,1	550,4	617,6
pH	7,50	7,53	7,55	7,54	7,30	7,21	7,12
[CO <sub>2</sub> ] ( $\mu\text{M}$ )	23,6	22,0	20,9	22,0	47,2	74,7	103,6
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	7,940	8,015	8,056	8,114	7,318	6,038	5,473
	7,949	7,976	8,091	8,125	7,287	6,051	5,463
	7,951	7,985	8,075	8,124	7,314	6,015	5,462
Chl a ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	n-c. corr.					n-c. corr.	
	6,4	6,5				5,5	4,2
	6,3	6,5				5,5	4,2
$\varepsilon$ (m <sup>-1</sup> )		2,200				8,275	
Respiration (mmolO <sub>2</sub> m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup> )		0,404				0,529	

Tableau IB. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 4 décembre 1996 (niveau du Paraná = 4,16 m).

Station	1		2		3		4		5		6		7	
(m) rive gauche	50		244		512		937		1 180		1 488		1 990	
Heure	9h10		9h27		9h40		9h47		9h56		10h02		10h15	
T (°C)	28,1		28,1		28,2		28,3		28,6		29		29,2	
Alc. ( $\mu\text{eq. L}^{-1}$ )	345,5		344,4		339,5		345,1		377,2		500,3		599,8	
	341,5		340,1		344,0		340,8		376,8		506,9		599,8	
pH	7,50		7,58		7,54		7,43		7,29		7,10		7,02	
[CO <sub>2</sub> ] ( $\mu\text{M}$ )	23,6		19,5		21,3		27,6		41,8		86,1		123,1	
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	7,954		7,943		8,092		8,178		7,813		6,068		5,165	
	7,926		7,957		8,085		8,180		7,813		6,054		5,178	
													5,185	
Chl a ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	n-c.	corr.												
	11,0	10,9	10,8	10,9	10,0	10,0	10,3	10,3	10,9	11,7	6,7	6,2	6,1	4,6
	11,0	11,1	10,9	10,9	10,5	11,1	10,6	10,9	10,8	11,4	6,9	6,5	5,9	4,3
$\varepsilon$ (m <sup>-1</sup> )			2,075								7,962			
Respiration (mmolO <sub>2</sub> m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup> )			0,349								0,322			

Tableau IC. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 24 décembre 1996 (niveau du Paraná = 5,17 m).

Station	1	2	3	4	5	6	7							
(m) rive gauche	50	200	475	1 025	1 325	1 750	1 950							
Heure	9h15	10h50	10h38	10h30	10h20	10h00	9h50							
T (°C)	27,0	27,2	27,2	27,2	27,2	27,9	28,2							
Alc. ( $\mu\text{éq. L}^{-1}$ )	325,4	325,3	325,8	324,8	335,2	456,4	524,8							
	329,0	326,6	330,9	330,8	333,0	456,0	522,0							
pH	7,29	7,27	7,29	7,31	7,3	7,14	7,06							
[CO <sub>2</sub> ] ( $\mu\text{M}$ )	36,9	38,4	36,9	35,2	36,7	72,0	99,0							
[O <sub>2</sub> ] ( $\text{mg L}^{-1}$ )	7,217	7,216	7,248	7,703	7,733	6,344	5,353							
	7,247	7,228	7,253	7,698	7,742	6,331	5,366							
	7,270													
Chl a ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.
	2,4	2,4	2,6	2,9	2,5	2,5	2,4	2,4	2,7	2,8	3,7	2,7	3,9	2,5
	2,5	2,4	2,5	2,6	2,4	2,3	2,4	2,4	2,6	2,6	3,4	2,6	4,0	2,7
$\varepsilon$ ( $\text{m}^{-1}$ )					2,6	2,7					3,6	2,9		
			2,936								10,237			
Respiration ( $\text{mmolO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ )			0,173								0,327			

Tableau ID. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 6 janvier 1997 (niveau du Paraná = 5,54 m).

Station	1		2		3		4		5		6		7			
(m) rive gauche	50		200		475		1 025		1 325		1 750		1 950			
Heure	9h50		10h15		10h45		10h55		11h05		11h20		11h35			
T (°C)	30,4		30,4		30,4		30,5		31,2		31,4		31,4			
Alc. ( $\mu\text{eq. L}^{-1}$ )	342,2		340,7		336,8		353,4		490,1		736,0		865,8			
	341,2		340,9		338,1		349,5		492,0		735,4		862,1			
pH	7,27		7,34		7,35		7,39		7,51		7,68		7,44			
[CO <sub>2</sub> ] ( $\mu\text{M}$ )	38,9		33,0		32,0		30,3		31,9		32,2		65,9			
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	7,299		7,311		7,398		7,686		6,926		5,771		4,671			
	7,302		7,301		7,408		7,670		6,930		5,757		4,724			
	7,313		7,303		7,410		7,697		6,973		5,852		4,782			
Chl a ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.		
	5,9	5,7	5,9	5,4	5,7	5,3	5,5	5,4	5,5	4,6	5,7	4,4	6,2	3,7		
	5,9	5,6	5,7	5,3	5,8	5,7	5,9	6,0	5,5	4,6	5,6	4,3	5,8	3,8		
$\varepsilon$ (m <sup>-1</sup> )	2,528								26,408							
Respiration (mmolO <sub>2</sub> m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup> )					0,300								0,642			

Tableau IE. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 16 janvier 1997 (niveau du Paraná = 4,80 m).

Station	1		2		3		4		5		6		7	
(m) rive gauche	50		200		475		1 025		1 325		1 750		1 950	
Heure	9h50		11h10		11h00		10h45		10h35		10h15		10h25	
T (°C)	31,0		31,1		31,0		31,2		31,3		31,7		31,8	
Alc. (µéq. L <sup>-1</sup> )	337,7		335,6		337,8		426,7		506,6		780,3		893,6	
	334,6		335,3		337,3		426,0		505,1		787,7		895,4	
pH	7,42		7,52		7,47		7,74		7,85		7,95		7,75	
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	26,9		21,3		24,1		16,3		14,9		18,3		33,2	
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	7,230		7,286		7,313		7,277		7,060		6,144		5,402	
			7,280		7,318		7,298		7,090		6,167		5,415	
					7,341		7,260		7,098					
Chl a (µg L <sup>-1</sup> )	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.
	6,7	6,4	7,6	6,9	7,2	6,5	6,4	5,6	6,3	5,3	5,2	3,7	5,3	3,8
	6,8	6,1	7,3		7,0	6,5	6,2	5,6	6,4	5,6	5,4	4,1	5,2	3,8
ε (m <sup>-1</sup> )					0,454				0,928					
Respiration (mmolO <sub>2</sub> m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup> )					2,156				26,875					

Tableau IF. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 22 janvier 1997 (niveau du Paraná = 5,30 m).

Station	1		2		3		4		5		6		7	
(m) rive gauche	50		200		475		1 025		1 325		1 750		1 950	
Heure	9h20		9h55		10h05		10h15		10h30		10h50		11h00	
T (°C)	29,0		29,0		29,0		29,0		29,0		29,6		29,9	
Alc. (µég. L <sup>-1</sup> )	333,1		331,6		333,8		381,2		480,2		748,1		908,8	
	333,7		333,1		332,1		379,3		483,3		745,5		907,9	
pH	7,42		7,42		7,45		7,6		7,8		8,12		8,1	
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	27,2		27,2		25,4		20,5		16,3		12,0		15,2	
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	7,285		7,297		7,381		7,514		7,389		7,055		6,707	
	7,297		7,298		7,369		7,532		7,390					
Chl a (µg L <sup>-1</sup> )	n-c.	corr.	n-c.	corr.	n-c.	corr.								
	6,4	6,0	6,4	6,0	6,2	6,1	6,1	6,0	6,3	5,8	6,2	5,2	5,4	4,3
	6,4	6,4	6,6	6,2	6,4	6,2	6,5	6,4	6,5	6,0	5,7	4,3	5,6	4,2
ε (m <sup>-1</sup> )			2,256								27,466			
Respiration (mmolO <sub>2</sub> m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup> )					0,319						0,667			

Tableau IG. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 11 février 1997 (niveau du Paraná = 7,70 m)

Station	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
(m) rive gauche	50	200	475	1 025	1 325	1 750	1 950	2 075	3 600	6 100	6 400
Heure de l'échant.		10h15	10h45			11h05	9h30	9h45	10h20	10h50	11h15
T (°C)		29,2	29,4			29,1	29,0	28,6	28,9	28,8	29,0
Alc. (méq. L <sup>-1</sup> )		336,5	339,6			528,4	785,4	842,4	941,8	744,9	751,7
		338,9	337,5			528,6	788,8	837,2	937,6	746,7	754,0
pH		7,00	7,00			7,18	6,93	6,64	6,74	6,44	6,86
[CO <sub>2</sub> ] (µM)		72,6	72,6			75,1	199,2	416,4	368,8	585,0	223,9
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )		6,538	6,658			5,573	3,035	0,708	0,591	0,000	0,000
		6,536	6,656			5,786	3,049	0,739	0,569		
		6,554	6,684			5,660	3,089	0,698	0,539		
		n-c. corr.	n-c. corr.			n-c. corr.	n-c. corr.				
Chl a (µg L <sup>-1</sup> )		1,8	1,5	1,8	1,6		2,5	2,0	3,3	3,0	
		1,9	1,6	1,8	1,8		2,5	2,0	3,4	3,0	
ε (m <sup>-1</sup> )											
Respiration (mmolO <sub>2</sub> m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup> )			0,193			0,341					



Tableau II. Données physiques et chimiques mesurées à différentes heures entre le 19 et le 20 décembre 1996 à la station 1.

Heure	20h10	24h17	6h08	10h20	13h15	16h20	20h15
T (°C)	27,8	27,7	27,4	27,8	27,5	27,8	27,9
pH	7,51	7,46	7,39	7,47	7,39	7,46	7,48
Alc. (µéq. L <sup>-1</sup> )	330,6	330,4	326,1	333,6	331,5	330,3	331,4
	333,0	332,8	330,5	335,8	330,0	332,3	331,3
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	22,3	25,0	29,3	24,7	29,4	25,0	23,8
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	7,746	7,707	7,626	7,646	7,671	7,721	7,733
	7,748	7,700	7,622	7,640	7,663	7,731	7,725
	7,742	7,707	7,625	7,638	7,669	7,731	7,733
Chl a (µg L <sup>-1</sup> )	n-c. corr.						
	4,9 5,2	4,8 5,1	4,7 4,7	4,9 5,0	5,1 5,3	5,3 5,6	5,6 6,0
	5,1 5,4	4,7 5,2	4,7 4,7	4,9 5,0	5,0 5,1	5,7 5,8	6,1 5,8
	5,1 5,4	4,9 1,1		4,9 5,3	5,1 5,2	5,5 5,8	6,0 6,2
Respiration (mmolO <sub>2</sub> m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup> )	0,353						

Tableau IJ. Données physiques et chimiques mesurées à différentes heures entre le 1<sup>er</sup> et le 2 février 1997 à la station 1.

Heure	6h00	10h00	14h00	16h00	20h00	24h00	6h00
T (°C)	29,8	29,8	30	30,2	30,1	30	29,8
pH	7,14	7,12	7,08	7,12	7,08	7,13	7,09
Alc. (µéq. L <sup>-1</sup> )	336,1	337,5	337,9	339,9	335,0	340,9	336,0
	337,8	336,4	339,2	337,6	336,3	336,7	335,9
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	52,1	54,6	60,0	54,7	59,4	53,5	58,3
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	6,971	6,938	6,966	7,002	6,977	6,931	6,821
	6,965	6,931	6,970	7,004	6,971	6,951	6,819
	6,948	6,974	6,985	7,057	7,008	6,960	6,834
Chl a (µg L <sup>-1</sup> )	n-c. corr.						
	4,5 4,6	4,6 4,9	5,2 5,6	5,2 5,7	4,5 4,9	4,3 4,5	4,0 4,0
	4,5 4,7	4,7 5,1	5,1 5,6	5,1 5,6	5,1 5,5	4,4 4,7	3,8 3,8
Respiration (mmolO <sub>2</sub> m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup> )	0,389						

Tableau IK. Capacité photosynthétique maximale ( $P^B_m$ , mgC mgChl  $a^{-1} h^{-1}$ ), efficacité photosynthétique ( $\alpha^B$ , mgC mgChl  $a^{-1} h^{-1} / \mu\text{Einst m}^{-2} s^{-1}$ ) et respiration (R, mmolO<sub>2</sub> m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>) mesurés à la station 1 dans le Paraná à différentes dates (la Chl a et le coefficient d'extinction lumineuse mesurés à ces dates sont présentés au tableau X).

	$P^B_m$ (mgC mgChl $a^{-1} h^{-1}$ )	$\alpha^B$ (mgC mgChl $a^{-1} h^{-1} / \mu\text{Einst m}^{-2} s^{-1}$ )	R (mmolO <sub>2</sub> m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup> )
29/11/96	8,064	0,0384	0,272
09/12/96	6,336	0,0342	0,248
23/12/96	7,776	0,0404	0,190
20/01/97	10,464	0,0411	0,260
03/02/97	8,736	0,0287	0,476
14/02/97	9,888	0,0363	0,244

Tableau IL. Chl a ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) et coefficient d'extinction lumineuse ( $\epsilon$  m<sup>-1</sup>) mesurés à la station 1.

Date	Chl a n-c ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	Chl a corr. ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	$\epsilon$ (m <sup>-1</sup> )
26/11/96	6,4	6,5	2,200
26/11/96	6,3	6,5	
29/11/96	7,2	7,3	2,0750
29/11/96	7,2	7,5	
29/11/96	6,4	6,4	
29/11/96	7,2	7,3	
04/12/96	11,0	10,9	
04/12/96	11,0	11,1	
09/12/96	7,5	7,9	2,7569
09/12/96	7,4	7,9	
09/12/96	7,2	7,9	
11/12/96	5,6	6,7	2,3394
11/12/96	5,6	6,7	
11/12/96	5,6	6,7	
13/12/96	4,6	4,9	3,0175
13/12/96	4,7	5,0	
13/12/96	4,6	4,8	
16/12/96	6,1	6,2	2,8730
16/12/96	6,0	6,3	
16/12/96	6,1	6,2	
19/12/96	5,3	5,5	
19/12/96	5,2	5,4	
19/12/96	5,1	5,4	

23/12/96	1,9	1,7	3,1334
23/12/96	2,1	1,8	
23/12/96	2,1	1,8	
24/12/96	2,4	2,4	2,9364
24/12/96	2,5	2,4	
30/12/96	2,2	1,8	3,9629
30/12/96	2,2	1,9	
03/01/97	4,4	4,1	3,5659
03/01/97	4,5	4,2	
03/01/97	4,5	4,1	
06/01/97	5,9	5,7	2,5284
06/01/97	5,9	5,6	
09/01/97	6,6	6,2	2,4852
09/01/97	6,7	6,6	
09/01/97	7,0	6,6	
13/01/97	6,6	6,0	2,3768
13/01/97	6,8	6,6	
13/01/97	6,6	5,8	
16/01/97	6,7	6,4	2,1557
16/01/97	6,8	6,1	
20/01/97	5,2	4,8	2,0970
20/01/97	5,1	4,8	
20/01/97	5,2	5,0	
22/01/97	6,4	6,0	2,2556
22/01/97	6,4	6,4	
28/01/97	5,5	5,9	2,5393
28/01/97	5,4	5,6	
28/01/97	5,3	6,4	
01/02/97	4,6	4,9	2,2871
01/02/97	4,7	5,1	
03/02/97	3,6	3,9	2,2491
03/02/97	3,8	3,9	
03/02/97	4,1	4,3	
07/02/97	2,2	2,0	2,6053
07/02/97	2,3	2,0	
07/02/97	2,4	2,3	
11/02/97	1,8	1,5	
11/02/97	1,9	1,6	
14/02/97	1,9	1,8	2,9939
14/02/97	1,8	1,6	
14/02/97	1,9	1,8	
25/02/97	1,4	1,2	2,9140
25/02/97	1,5	1,3	

Tableau IM. Intensité lumineuse incidente ( $I_0$ , Einst  $m^{-2} j^{-1}$ ), niveau du Paraná (m) et niveau du Paraguay (m) à différentes dates.

Date	$I_0$ (Einst $m^{-2} j^{-1}$ )	Paraná (m)	Paraguay (m)	Date	$I_0$ (Einst $m^{-2} j^{-1}$ )	Paraná (m)	Paraguay (m)
26/11/96	69,11	5,05	6,12	11/01/97	64,93	5,22	5,30
27/11/96	65,02	4,91	6,06	12/01/97	65,81	4,98	5,26
28/11/96	65,11	4,64	5,98	13/01/97	47,80	4,90	5,20
29/11/96	62,19	4,32	5,88	14/01/97	35,95	4,80	5,14
30/11/96	61,35	4,19	5,80	15/01/97	55,58	4,75	5,14
01/12/96	59,41	4,19	5,64	16/01/97	47,58	4,80	5,06
02/12/96	69,53	4,23	5,56	17/01/97	44,85	4,82	4,97
03/12/96	62,83	4,20	5,41	18/01/97	43,77	4,97	4,92
04/12/96	24,72	4,16	5,25	19/01/97	61,76	5,10	4,84
05/12/96	26,64	4,10	5,18	20/01/97	64,85	5,18	4,80
06/12/96	15,38	3,98	5,05	21/01/97	64,61	5,23	4,75
07/12/96	68,44	3,98	5,00	22/01/97	59,76	5,30	4,71
08/12/96	71,23	3,96	4,93	23/01/97	52,59	5,30	4,69
09/12/96	28,43	3,97	4,87	24/01/97	50,65	5,34	4,66
10/12/96	7,48	3,96	4,81	25/01/97	54,87	5,37	4,61
11/12/96	36,12	4,03	4,70	26/01/97	58,18	5,42	4,61
12/12/96	67,93	3,96	4,64	27/01/97	53,42	5,50	4,58
13/12/96	67,87	3,95	4,60	28/01/97	62,77	5,72	4,58
14/12/96	70,53	4,00	4,51	29/01/97	46,81	5,93	4,55
15/12/96	64,85	4,12	4,45	30/01/97	13,99	6,05	4,54
16/12/96	12,77	4,26	4,39	31/01/97	54,84	6,24	4,54
17/12/96	65,19	4,48	4,36	01/02/97	57,45	6,36	4,54
18/12/96	65,58	4,58	4,36	02/02/97	52,98	6,50	4,55
19/12/96	47,67	4,63	4,46	03/02/97	55,67	6,60	4,58
20/12/96	12,08	4,68	4,48	04/02/97	49,78	6,78	4,62
21/12/96	10,59	4,80	4,53	05/02/97	6,22	6,84	4,67
22/12/96	63,81	4,96	4,50	06/02/97	10,26	7,10	4,74
23/12/96	69,74	5,04	4,50	07/02/97	27,56	7,27	4,89
24/12/96	69,94	5,17	4,52	08/02/97	51,62	7,52	4,97
25/12/96	61,17	5,38	4,54	09/02/97	57,35	7,64	5,12
26/12/96	23,83	5,56	4,53	10/02/97	48,82	7,68	5,29
27/12/96	49,04	5,76	4,56	11/02/97	29,41	7,70	5,38
28/12/96	51,99	5,83	4,58	12/02/97	48,09	7,70	5,48
29/12/96	60,05	5,87	4,58	13/02/97	50,46	7,68	5,59
30/12/96	65,25	5,90	4,67	14/02/97	42,69	7,61	5,69
31/12/96	59,50	5,98	4,80	15/02/97	30,78	7,57	5,76
01/01/97	67,30	6,00	4,86	16/02/97	45,80	7,49	5,81
02/01/97	68,50	5,98	4,91	17/02/97	51,19	7,41	5,85
03/01/97	69,31	5,88	4,96	18/02/97	36,15	7,36	5,91
04/01/97	60,57	5,73	5,02	19/02/97	5,55	7,33	5,94
05/01/97	67,45	5,64	5,09	20/02/97	44,75	7,32	5,98
06/01/97	67,02	5,54	5,16	21/02/97	53,61	7,27	6,00
07/01/97	68,38	5,48	5,21	22/02/97	43,31	7,20	6,02
08/01/97	17,79	5,42	5,24	23/02/97	28,17	7,20	6,03
09/01/97	47,32	5,34	5,27	24/02/97	35,72	7,27	6,03
10/01/97	61,21	5,24	5,30	25/02/97	51,95	7,24	6,08

## ANNEXE II. SOMMAIRE DES DONNÉES BRUTES POUR LE SAINT-LAURENT ET L'OUTAOUAIS

Les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques de l'eau à différentes stations dans le Saint-Laurent ont été mesurées à intervalles de 3 à 4 semaines entre les mois d'août et d'octobre 1996 et durant la période libre de glace de 1997. À chaque station, nous avons utilisé un appareil Hanna (modèle HI 9025) pour mesurer la température de l'eau et le pH avec une précision de  $\pm 0,5$  °C et  $\pm 0,01$  unité pH. L'électrode pH a été calibrée juste avant de prendre les mesures sur le terrain en utilisant deux solutions tampon (pH 4,0 et pH 7,0). L'alcalinité ( $\mu\text{eq. L}^{-1}$ ) a été déterminée par titration Gran (Wetzel et Likens 1991). La concentration en oxygène dissous ( $\text{mg L}^{-1}$ ) a été déterminée par la méthode de Winkler en suivant les étapes décrites par Carignan *et al.* (1998), sauf en 1996 où un standard de bioiodate  $\text{KH}(\text{IO}_3)_2$   $0,0250 \pm 0,0002$  N a été utilisé. Les échantillons d'eau destinés au dosage de la Chl *a* ont été filtrés sur des filtres en fibres de verre Gelman A/E. La concentration en Chl *a* a été mesurée par spectrophotométrie après extraction dans l'acétone 90 %, selon la méthode trichromatique de Jeffrey et Humphrey (1975). L'intensité de la lumière dans l'air et dans l'eau a été mesurée à partir de capteurs Li-Cor LI-190 et LI-192 SA reliés à un photomètre LI-1000. Les paramètres photosynthétiques ( $P^B_m$  et  $\alpha^B$ ) et la respiration ont été mesurés tel que décrit à la page 57 de ce mémoire. La concentration en  $\text{CO}_2$  ( $\mu\text{M}$ ) donnée ci-dessous a été calculée à partir de l'alcalinité et du pH. Les flux de  $\text{CO}_2$  ont été mesurés par la méthode de la « chambre flottante » (Marino et Howarth 1993). Cette méthode consiste à suivre l'évolution dans le temps de la pression partielle en  $\text{CO}_2$  ( $p\text{CO}_2$ , ppm) du volume d'air capturé par une chambre flottant à la surface de l'eau. La chambre flottante utilisée était reliée en circuit fermé à un analyseur  $\text{CO}_2$  à infrarouge Li-Cor modèle LI-6125. Le taux de changement de la  $p\text{CO}_2$  a été divisé par le volume d'air capturé par la chambre (18,6 L) et la surface d'eau couverte par la chambre (0,21  $\text{m}^2$ ) pour le transformer en flux de  $\text{CO}_2$  en  $\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ .

Tableau IIA. Données physico-chimiques de la campagne d'échantillonnage du 29 août 1996.

Station	1	2	3	4	5	6	7
(m) rive droite	10	290	1 030	1 200	1 510	1 730	1 995
T (°C)	22,2	21,9	22,3	22,1	22,8	22,9	22,9
Alc. (µeq. L <sup>-1</sup> )	1 722	1 723	1 670	1 518	1 169	547	574
	1 723	1 723	1 673	1 498			568
pH	8,42	8,18	8,11	8,27	8,1	7,49	7,51
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	15,0	26,5	30,0	18,7	21,3	40,9	40,8
CID (mM)	1,647	1,693	1,504	1,459	1,130	0,551	0,571
	1,666	1,692	1,638	1,432	1,129	0,551	0,572
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	8,719	8,080	7,688	8,367	8,353	7,953	7,744
	8,720	8,089	7,697	8,387	8,359	7,955	7,759
	8,699		7,683	8,405	8,350	7,963	7,748

Tableau IIB. Données physico-chimiques de la campagne d'échantillonnage du 25 septembre 1996.

Station	1	2	3	4	5	6	7
(m) rive droite	10	290	1 030	1 200	1 510	1 730	1 995
T (°C)	16,9	17,1	17,1	16,8	16,5	15,8	15,3
Alc. (µeq. L <sup>-1</sup> )	1 792	1 787	1 736	1 524	1 375	617	617
	1 794	1 786	1 735	1 518	1 375	621	615
pH	8,53	8,32	8,41	8,23	8,15	7,62	7,41
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	13,2	21,4	16,8	22,6	24,7	38,5	62,9
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	9,367	9,159	9,175	9,348	9,348	9,013	8,999
	9,547	9,152	9,175	9,320	9,338	8,977	8,853
	9,571	9,153	9,164	9,348	9,342	8,986	9,005

Tableau IIC. Données physico-chimiques de la campagne d'échantillonnage du 29 octobre 1996.

Station	1	2	3	4	5	6	7
(m) rive droite	10	290	1 030	1 200	1 510	1 730	1 995
T (°C)	11,0	11,3	11,3	11,1	10,3	9,8	8,7
Alc. (µéq. L <sup>-1</sup> )	1 810	1 782	1 728	1 605	1 063	608	677
	1 810	1 785	1 727	1 607	1 072	612	675
pH	8,03	7,84	7,84	7,63	6,99	7,18	6,36
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	48,1	73,0	70,8	107,4	317,6	118,4	891,2
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	10,537	10,592	10,548	10,690	10,842	10,635	10,771
	10,533	10,591	10,552	10,688	10,846	10,677	10,748
	10,544	10,588	10,551	10,690	10,877	10,639	10,786

Tableau IID. Données physico-chimiques de la campagne d'échantillonnage du 25 avril 1997.  
(flux positif = flux de l'eau vers l'air)

Station	1	2	3	4	5	6	7
(m) rive droite	10	290	1 030	1 200	1 510	1 730	1 995
T (°C)	7,2	6,2	6,2		5,8	5,8	5,5
Alc. (µéq. L <sup>-1</sup> )	1773	1702	1541		749	735	525
	1769	1703	1544		744	730	524
pH	7,68	7,77	7,62		7,54	7,54	7,71
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	115,3	92,3	118,3		69,6	68,2	33,2
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	12,714	13,165	13,115		13,643	13,023	12,681
	12,712	13,167	13,110		13,631	13,005	12,695
	12,717	13,170	13,110		13,629	13,044	12,709
fCO <sub>2</sub> (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	269	116	110		986	690	1 370

Tableau IIE. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 28 mai 1997. (flux positif = flux de l'eau vers l'air)

	1	2	3	4	5	6	7
(m) rive droite	10	290	1 030	1 200	1 510	1 730	1 995
T (°C)	12,1	11,2	11,8	12,3	12,6	13,0	13,6
Alc. (µéq. L <sup>-1</sup> )	1 758	1 711	1 529	942	738	415	465
		1 706	1 525	946	742	412	465
pH	8,33	8,18	8,1	7,93	7,71	7,54	7,6
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	22,7	31,9	33,9	30,7	39,8	32,7	31,6
CID (mM)	1,754	1,722	1,556	0,966	0,717	0,462	0,499
	1,740	1,715	1,555	0,959	0,722	0,463	0,500
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	11,679	11,473	11,269	11,324	11,362	10,943	10,406
	11,690	11,485	11,245	11,336	11,364	10,932	10,407
		11,472	11,235	11,349	11,360	10,936	10,406
Chl a (µg L <sup>-1</sup> )	1,4	1,2	0,9	1,1	1,8	1,7	3,0
	1,3	1,2	1,0	1,2	1,8	1,7	3,1
fCO <sub>2</sub> (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	-56	185	176	156	1 006	1 501	1 734

Tableau IIF. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 17 juin 1997. (flux positif = flux de l'eau vers l'air)

Station	1	2	3	4	5	6	7
(m) rive droite	10	290	1 030	1 200	1 510	1 730	1 995
T (°C)	17,0	16,7	17,0	18,1	18,7	19,4	20,2
Alc. (µéq. L <sup>-1</sup> )	1 790	1 778	1 687	1 175	990	725	725
	1 774	1 740	1 693	1 175	993	707	688
pH	8,29	8,32	8,09	8,08	7,98	7,79	7,62
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	22,9	21,2	34,7	24,2	25,5	28,2	40,8
CID (mM)	1,820	1,769	1,741	1,222	0,997	0,714	0,600
	1,817	1,774	1,763	1,237	0,993	0,696	0,595
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	9,592	9,679	9,484	9,122	8,939	8,501	7,963
	9,592	9,680	9,493	9,124	8,947	8,503	7,956
	9,592	9,672	9,485	9,122	8,942		
Chl a (µg L <sup>-1</sup> )	2,2	1,7	2,0	2,4	2,5	2,7	6,5
	2,2	1,7	1,9	2,4	2,5	2,6	7,0
fCO <sub>2</sub> (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	~ 0	90	537	224	394	1 197	1 854

Tableau IIG. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 22 juillet 1997. (flux positif = flux de l'eau vers l'air)

Station	1	2	3	4	5	6	7
(m) rive droite	10	290	1 030	1 200	1 510	1 730	1 995
T (°C)	21,5	21,2	21,4	21,8	22,0	22,2	22,5
Alc. (µéq. L <sup>-1</sup> )	1 766	1 738	1 634	1 250	1 095	625	525
	1 768	1 737	1 591	1 244	1 095	617	525
pH	8,52	8,45	8,4	8,33	8,25	7,77	7,59
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	12,3	14,3	14,9	13,5	14,2	24,6	31,4
CID (mM)	1,737	1,730	1,641	1,255	1,086	0,728	0,545
	1,747	1,707	1,616	1,223	1,087	0,720	0,550
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	9,340	9,076	8,962	8,827	8,882	8,247	7,866
	9,355	9,083	8,982	8,840	8,889	8,226	7,800
	9,354	9,080	8,966	8,835	8,888	8,226	7,824
Chl a (µg L <sup>-1</sup> )	1,1	1,5	1,5	1,8	2,3	2,2	2,4
	1,4		1,5	1,8	2,3	2,2	2,5
fCO <sub>2</sub> (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	-171	-113	-15	-59	-97	502	779

Tableau IIH. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 19 août 1997. (flux positif = flux de l'eau vers l'air)

Station	1	2	3	4	5	6	7
(m) rive droite	10	290	1 030	1 200	1 510	1 730	1 995
T (°C)	21,9	21,9	21,9	22,1	22,1	22,2	22,5
Alc. (µéq. L <sup>-1</sup> )	1 745	1 745	1 717	1 480	1 319	678	576
	1 738	1 747	1 711	1 478	1 350	674	
pH	8,48	8,37	8,35	8,48	8,43	8,04	8,06
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	13,2	17,2	17,7	11,2	11,4	14,3	11,6
CID (mM)	1,703	1,727	1,719	1,455	1,304	0,703	0,568
	1,717	1,738	1,714	1,476	1,292	0,7	0,565
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	9,088	8,694	8,604	8,995	9,125	8,746	9,049
	9,094	8,686	8,604	8,993	9,143	8,739	9,042
	9,101	8,682	8,597	8,979	9,088	8,739	9,049
Chl a (µg L <sup>-1</sup> )	1,0	1,0	1,1	1,2	1,5	1,8	6,0
	1,0	0,9	0,9	1,2	1,4	1,7	5,8
fCO <sub>2</sub> (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	-138	14	46		-104	102	-171

Tableau III. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 10 septembre 1997. (flux positif = flux de l'eau vers l'air)

Station	1	2	3	4	5	6	7
(m) rive droite	10	290	1 030	1 200	1 510	1 730	1 995
T (°C)	20,0	20,0	20,1	20,0	19,9	19,5	19,7
Alc. (µéq. L <sup>-1</sup> )	1 766	1 768	1 737	1 589	1 481	575	520
		1 766	1 723	1 592	1 481	579	515
pH	8,32	8,16	8,13	8,43	8,37	7,64	7,6
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	20,1	29,3	30,7	14,0	15,0	32,1	31,5
CID (mM)	1,704	1,733	1,711	1,540	1,424	0,623	0,519
		1,743		1,534	1,421	0,620	0,517
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	9,744	9,017	9,059	9,593	9,429	8,809	8,783
	9,728	9,009	9,071	9,591	9,436	8,821	8,777
	9,718	9,012	9,062	9,576	9,403	8,817	8,770
Chl a (µg L <sup>-1</sup> )	1,0	0,8	0,9	1,1	1,2	1,3	2,2
	1,0	1,0	0,9	1,0	1,2	1,2	2,4
fCO <sub>2</sub> (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	-262	49	23	-282	-179	248	374

Tableau IIIJ. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 3 octobre 1997. (flux positif = flux de l'eau vers l'air)

Station	1	2	3	4	5	6	7
(m) rive droite	10	290	1 030	1 200	1 510	1 730	1 995
T (°C)	14,6	14,9	15,0	14,8	14,5	13,8	13,6
Alc. (µéq. L <sup>-1</sup> )	1 799	1 769	1 711	1 629	1 401	529	575
	1 793	1 773	1 711	1 637	1 402	527	579
pH	8,41	8,31	8,26	8,33	8,23	7,71	7,64
[CO <sub>2</sub> ] (µM)	18,3	22,6	24,5	19,9	21,7	27,7	35,7
CID (mM)	1,711	1,778	1,727	1,477	1,408	0,579	0,649
		1,770	1,726	1,505	1,414	0,587	0,617
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	10,348	9,818	9,775	10,034	9,989	9,721	9,724
	10,349	9,812	9,772	10,044	9,987	9,727	9,717
	10,354	9,808	9,766	10,025	9,977	9,717	9,716
Chl a (µg L <sup>-1</sup> )	1,0	1,0	1,0	1,2	1,2	2,3	2,7
	0,9	0,9	1,0	1,1	1,2	2,3	2,5
fCO <sub>2</sub> (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	-63	91	226	-59	-50	356	450

Tableau IIK. Données physiques, chimiques et biologiques de la campagne d'échantillonnage du 30 octobre 1997. (flux positif = flux de l'eau vers l'air)

Station	1	2	3	4	5	6	7
(m) rive droite	10	290	1 030	1 200	1 510	1 730	1 995
T (°C)	9,6	10,6	10,6	10,2	9,9	8,1	7,2
Alc. ( $\mu\text{éq. L}^{-1}$ )	1 819	1 770	1 730	1 687	1 444	525	738
	1 817	1 766	1 753	1 688	1 446	525	738
pH	8,1	8,14	8,1	8,13	8,11	7,7	7,65
[CO <sub>2</sub> ] ( $\mu\text{M}$ )	42,3	36,7	39,6	36,2	32,6	31,9	51,5
CID (mM)	1,830	1,746	1,742	1,757	1,422	0,545	0,762
		1,756	1,737	1,756	1,420	0,539	0,763
[O <sub>2</sub> ] (mg L <sup>-1</sup> )	11,259	10,923	10,964	10,933	11,498	11,454	11,666
	11,258	10,902	10,960	10,948	11,496	11,457	11,665
	11,240	10,919	10,955	10,944	11,489	11,465	11,652
Chl a ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	1,7	1,6	1,7	2,0	2,5	3,9	5,7
	1,6	1,5	1,5	1,8	2,3	3,8	6,1
fCO <sub>2</sub> (mgC m <sup>-2</sup> j <sup>-1</sup> )	189	274	448	174	30	377	697

Tableau III. Coefficient d'extinction lumineuse ( $\epsilon$ ,  $m^{-1}$ ), Chl  $a$  ( $\mu g L^{-1}$ ), capacité photosynthétique maximale ( $P^B_m$ ,  $mgC mgChl a^{-1} h^{-1}$ ), efficacité photosynthétique ( $\alpha^B$ ,  $mgC mgChl a^{-1} h^{-1} / \mu Einst m^{-2} s^{-1}$ ) et respiration ( $R$ ,  $mmolO_2 m^{-3} h^{-1}$ ) mesurés à la station 2 (Saint-Laurent) et à la station 6 (Outaouais) à différentes dates.

Saint-Laurent						Outaouais				
	$\epsilon$	Chl $a$	$P^B_m$	$\alpha^B$	$R$	$\epsilon$	Chl $a$	$P^B_m$	$\alpha^B$	$R$
25/04/97					0,141					0,166
28/05/97	0,574	1,2 1,2	4,61	0,0280	0,101	1,639	1,5 1,5	3,17	0,0384	0,098
16/06/97	0,582	1,8 1,8	6,53	0,0449	0,222	1,784	2,9 3,0	4,42	0,0266	0,222
22/07/97	0,552	1,5 1,5	7,10	0,0408	0,174	1,705	1,9 1,9	5,95	0,0290	0,218
19/08/97	0,719	1,0 0,9 0,9	5,57	0,0370	0,100	1,304	2,2 2,0 2,1	7,10	0,0394	0,093
10/09/97	0,618	0,8 0,8	5,86	0,0349	0,122	1,192	1,3 1,3	5,09	0,0283	0,204
03/10/97	0,467	0,9 0,9	3,74	0,0418	0,026	1,437	2,2 2,2	2,50	0,0232	0,040
30/10/97	0,633	1,6 1,5	1,34	0,0218	0,059	1,787	3,9 3,8	1,73	0,0218	0,137

Tableau IIM. Intensité lumineuse incidente ( $I_0$ , Einst  $m^{-2} j^{-1}$ ) à différentes dates.

date	$I_0$	date	$I_0$	date	$I_0$	date	$I_0$
28/05/97	59,7	06/07/97	55,4	14/08/97	43,1	22/09/97	30,5
29/05/97	47,8	07/07/97	37,5	15/08/97	41,0	23/09/97	19,8
30/05/97	21,0	08/07/97	31,4	16/08/97	34,2	24/09/97	27,0
31/05/97	46,3	09/07/97	34,7	17/08/97	44,4	25/09/97	9,0
01/06/97	45,0	10/07/97	45,7	18/08/97	38,3	26/09/97	10,5
02/06/97	58,9	11/07/97	51,6	19/08/97	42,9	27/09/97	33,9
03/06/97	60,4	12/07/97	47,2	20/08/97	42,2	28/09/97	27,6
04/06/97	51,9	13/07/97	12,4	21/08/97	10,3	29/09/97	5,4
05/06/97	59,5	14/07/97	27,7	22/08/97	8,3	30/09/97	9,5
06/06/97	58,0	15/07/97	18,9	23/08/97	22,2	01/10/97	14,5
07/06/97	58,0	16/07/97	50,9	24/08/97	43,2	02/10/97	32,1
08/06/97	60,8	17/07/97	53,2	25/08/97	33,9	03/10/97	11,4
09/06/97	48,6	18/07/97	44,3	26/08/97	40,4	04/10/97	12,6
10/06/97	54,4	19/07/97	30,0	27/08/97	17,5	05/10/97	28,1
11/06/97	53,7	20/07/97	54,7	28/08/97	37,3	06/10/97	30,1
12/06/97	32,6	21/07/97	36,1	29/08/97	26,9	07/10/97	29,7
13/06/97	42,7	22/07/97	57,4	30/08/97	32,2	08/10/97	25,3
14/06/97	56,5	23/07/97	56,6	31/08/97	31,7	09/10/97	21,2
15/06/97	58,4	24/07/97	55,3	01/09/97	35,1	10/10/97	19,2
16/06/97	55,4	25/07/97	55,1	02/09/97	15,5	11/10/97	28,1
17/06/97	40,9	26/07/97	44,2	03/09/97	19,6	12/10/97	14,6
18/06/97	26,2	27/07/97	23,0	04/09/97	35,6	13/10/97	13,7
19/06/97	51,5	28/07/97	35,2	05/09/97	42,7	14/10/97	8,0
20/06/97	49,7	29/07/97	51,3	06/09/97	13,2	15/10/97	23,4
21/06/97	14,7	30/07/97	52,0	07/09/97	24,1	16/10/97	26,1
22/06/97	42,8	31/07/97	46,8	08/09/97	38,8	17/10/97	25,7
23/06/97	54,9	01/08/97	26,6	09/09/97	35,8	18/10/97	25,5
24/06/97	60,8	02/08/97	25,1	10/09/97	22,1	19/10/97	25,1
25/06/97	19,3	03/08/97	49,3	11/09/97	8,7	20/10/97	13,1
26/06/97	45,8	04/08/97	49,5	12/09/97	10,8	21/10/97	18,1
27/06/97	59,8	05/08/97	51,0	13/09/97	14,6	22/10/97	9,2
28/06/97	53,8	06/08/97	43,2	14/09/97	34,9	23/10/97	11,9
29/06/97	56,4	07/08/97	46,1	15/09/97	18,5	24/10/97	18,0
30/06/97	55,2	08/08/97	47,2	16/09/97	28,6	25/10/97	22,5
01/07/97	52,7	09/08/97	47,7	17/09/97	25,2	26/10/97	18,7
02/07/97	32,0	10/08/97	47,7	18/09/97	34,2	27/10/97	2,6
03/07/97	10,8	11/08/97	16,1	19/09/97	12,2	28/10/97	12,3
04/07/97	14,3	12/08/97	49,0	20/09/97	7,7	29/10/97	5,0
05/07/97	57,5	13/08/97	5,1	21/09/97	31,1	30/10/97	21,9