

Université de Montréal

Facteurs liés au développement des Cyanobactéries  
dans les lacs tempérés nordiques; emphase mise sur le rôle joué par *Daphnia spp.*

Par  
Jean-Martin Fréchette

Département de 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

juin, 1999

© Fréchette, 1999



QH

302

U54

2000

V.003



Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé:

Facteurs liés au développement des Cyanobactéries  
dans les lacs tempérés nordiques; emphase mise sur le rôle joué par *Daphnia spp.*

présenté par

Jean-Martin Fréchette

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

Bernadette Pinel-Alloul

Daniel Boisclair

et

Asit Mazumder

Mémoire accepté le:..... 3 décembre 1999.....

## Sommaire

Les Cyanobactéries (algues bleues) ont la capacité de proliférer et de dominer le phytoplancton de plusieurs lacs eutrophes. Lorsque les Cyanobactéries se développent rapidement et généralement en surface des lacs, elles peuvent fortement altérer la coloration de l'eau; on désigne ce phénomène comme étant une fleur d'eau. Cette étude se veut une contribution aux solutions envisagées aux problèmes associés à leur développement massif (mortalité des poissons, diminution de la transparence de l'eau et de l'esthétisme, etc.). Diminuer les apports en phosphore est sans doute la meilleure stratégie d'aménagement afin de réduire ces algues indésirables. Comme alternative ou méthode complémentaire de gestion, la biomanipulation des poissons peut être envisagée. En diminuant la quantité des poissons zooplanctonophages et en favorisant du même coup la présence de gros zooplanktons comme *Daphnia*, on vise à augmenter la pression de broutage sur les Cyanobactéries. Cependant, plusieurs expériences en biomanipulation des poissons ont échoué. L'objectif de cette étude est d'accroître nos connaissances sur les variables physiques, chimiques et aussi biologiques (*Daphnia*) régissant la distribution des Cyanobactéries, et particulièrement de ses quatre principaux genres: *Anabaena spp.*, *Aphanizomenon spp.*, *Microcystis spp.*, *Oscillatoria spp.*

Le premier chapitre de ce mémoire résume l'état de nos connaissances sur les variables affectant la distribution et la biomasse des Cyanobactéries. Le deuxième chapitre évalue la relation entre *Daphnia* et la biomasse de Cyanobactéries en fonction de l'intensité de broutage, du niveau de phosphore et de la profondeur des lacs en milieux naturels et biomanipulés. L'étude démontre l'importance du phosphore dans la dynamique de croissance des Cyanobactéries. En milieu naturel, une biomasse élevée de *Daphnia* favoriserait les



Cyanobactéries dans les lacs profonds mais serait sans effet significatif dans les lacs plats (peu profonds). Dans les systèmes biomanipulés (où l'on a ajouté artificiellement *Daphnia*), *Daphnia* diminuerait les Cyanobactéries dans les systèmes plats mais n'aurait pas d'effets significatifs dans les systèmes profonds. Ainsi, le succès d'une biomanipulation à court terme serait fortement relié à la faible profondeur moyenne du système. Les lacs peu profonds empêcheraient différents mécanismes d'exclusion de se produire (ex: migration, répartition verticale et horizontale du plancton en strate) et favoriseraient un broutage direct et plus intense par *Daphnia* sur les Cyanobactéries. Les apports en phosphore et l'intensité du broutage affecteraient également la relation *Daphnia*- Cyanobactérie.

Le troisième chapitre porte sur l'impact de *Daphnia* et de certaines variables chimiques et physiques sur la distribution générique des Cyanobactéries. Ce sont les variables physiques qui expliqueraient davantage cette distribution. Les quatre variables les plus explicatives seraient: la profondeur moyenne (17%), la stabilité du lac (16%), le phosphore total (14%) et la présence de *Daphnia* (9%). *Aphanizomenon* aurait un avantage certain à croître en présence de *Daphnia* surtout dans les lacs peu profonds. La distribution d'*Anabaena* et *Microcystis* dépendrait peu de la présence de *Daphnia*: cependant, *Microcystis* serait associé à *Daphnia* dans les systèmes profonds. Enfin, *Oscillatoria* serait incapable de tolérer la présence de *Daphnia*. La faculté qu'auraient *Aphanizomenon* et *Microcystis* à former de grosses colonies pourrait bien expliquer leur capacité à cohabiter avec *Daphnia*.

En favorisant *Daphnia* dans des exercices de biomanipulation, on s'attendrait à voir apparaître à moyen ou à long terme de nouvelles algues mieux adaptées aux fortes conditions de broutage, comme les grosses Cyanobactéries coloniales. Ainsi, nous doutons de la pertinence d'une biomanipulation comme outil de gestion des lacs.

**mots-clés:** *Cyanobactéria, Daphnia, biomanipulation, Anabaena, Aphanizomenon, Oscillatoria, Microcystis.*

## Table des matières

Sommaire.....	I
Table des matières.....	IV
Liste des figures.....	VIII
Liste des tableaux.....	XVI
Liste des annexes.....	XX
Liste des sigles et abréviations.....	XXII
Remerciements.....	XXV
Dédicace.....	XXVII
Avant-propos.....	XXVIII
<b>Chapitre 1.</b> Introduction générale.....	1
<b>I.</b> Problématique.....	2
<b>II.</b> Relation entre les Cyanobactéries et la physico-chimie des eaux.....	5
<b>A.</b> Variables physico-chimiques reliées à la croissance des Cyanobactéries.....	4
1. Les concentrations en phosphore.....	5
2. Les concentrations en azote.....	6
3. Le rapport entre l'azote total et le phosphore total.....	6
4. Stabilité de la colonne d'eau (DS/Zth).....	-
5. Luminosité (DS).....	8
6. Température.....	8

<b>B. Mécanismes reliés à l'exploitation des ressources.....</b>	<b>9</b>
<b>III. Effet du broutage sur la croissance des Cyanobactéries.....</b>	<b>10</b>
<b>A. Impacts de <i>Daphnia</i> sur les Cyanobactéries.....</b>	<b>10</b>
1.Impacts directs.....	10
2.Impacts indirects.....	11
a. Le phosphore total.....	11
b. La vitesse de recyclage des nutriments.....	11
c. La transparence des lacs.....	12
d. Le rapport pH/CO <sub>2</sub> .....	12
e. Le rapport NT/PT.....	12
<b>B. Mécanismes de défense contre le broutage.....</b>	<b>13</b>
1. Interférences alimentaires.....	13
2. La toxicité.....	13
3. La dimension des Cyanobactéries.....	14
<b>IV. Objectifs et hypothèses de la recherche.....</b>	<b>15</b>
<b>V. Méthodologie.....</b>	<b>18</b>
<b>VI. Analyse statistique.....</b>	<b>21</b>
<b>Chapitre 2. Phosphorus-cyanobacteria relationships in temperate lake ecosystems under contrasting depth and <i>Daphnia</i>.....</b>	<b>23</b>

	VI
Abstract.....	25
Résumé.....	27
Introduction.....	29
Methods.....	32
Data and Statistical Analysis.....	37
Results.....	38
Physical, chemical and biological characteristics of the lake ecosystems.....	38
HDN versus LD ecosystems.....	38
HDB versus LD Ecosystems.....	39
Natural versus biomanipulated ecosystems with large <i>Daphnia</i> .....	40
Relationship between total phosphorus and Cyanobacteria.....	45
Impact of <i>Daphnia</i> on TP-cyanobacteria relationships.....	46
Impact of <i>Daphnia</i> on TP-cyanobacteria relationships under contrasting depth.....	52
Grazing intensity, phosphorus loads and depth.....	57
Discussion.....	60
Fish biomanipulation effect.....	62
References.....	64

**Chapitre 3.** Distribution of four major blue-green taxa in north temperate lakes: Relative importance of physical, chemical and biological factors.....73

Abstract.....	75
Résumé.....	76
Introduction.....	77
Methods.....	80
Statistical analysis.....	84

Results.....	86
Impact of <i>Daphnia</i> on the taxonomic distribution of blue-greens.....	86
Distribution patterns of blue-green taxa.....	87
Discussion.....	99
Influence of physical factors.....	99
Influence of chemical factors.....	100
Influence of biological factors.....	101
References.....	103
Discussion (en français).....	111
Conclusion (en français).....	126
Avenues de recherche.....	129
Références bibliographiques.....	131
Annexes.....	139

Results.....	86
Impact of <i>Daphnia</i> on the taxonomic distribution of blue-greens.....	86
Distribution patterns of blue-green taxa.....	87
Discussion.....	99
Influence of physical factors.....	99
Influence of chemical factors.....	100
Influence of biological factors.....	101
References.....	103
Discussion (en français).....	111
Conclusion (en français).....	126
Avenues de recherche.....	129
Références bibliographiques.....	131
Annexes.....	139

## Liste des figures

### Chapitre 1.

- Figure 1.1.** Intensité des relations trophiques entre *Daphnia*, les petites algues (+ comestibles), les grosses Cyanobactéries (- comestibles) et le phosphore dissout (P). Le modèle présente une schématisation du rôle joué par la profondeur et les apports en phosphore au niveau de la relation *Daphnia*-Cyanobactéries.....119



## Chapitre 2.

### Relations phosphore: Cyanobactéries selon la profondeur et la biomasse en *Daphnia* des écosystèmes de la zone tempérée nordique.

**Figure 1.** Différences (moyenne  $\pm$  ES) pour les variables biologiques, chimiques et physiques mesurées pour les trois catégories (HDN, HDB et LD) dans les systèmes profonds (A-C-E) et les systèmes plats (B-D-F) respectivement: **A-B.** Variables biologiques: biomasse de *Daphnia* (Biom.Dap), biomasse de Cyanobactéries (Biom.BG.) et pourcentage de Cyanobactéries (%BG). **C-D.** Variables chimique: phosphore total (TP), azote total (TN) et le rapport (TN/TP). **E-F.** Variables physique: profondeur moyenne (Zm), profondeur de la thermocline (Zth), profondeur du secchi (SD) et la stabilité de la colonne d'eau (SD/Zth). Description des catégories: HDN= Ecosystèmes naturels avec une forte biomasse de *Daphnia*, HDB= Ecosystèmes biomanipulés avec une forte biomasse de *Daphnia*, LD= Ecosystèmes naturels et biomanipulés avec une faible biomasse de *Daphnia*. La raison pour lequel ces deux écosystèmes ont été combinés est expliqué dans le texte. Le nombre d'échantillons par catégories est exprimé par le tableau 2.....+2

**Figure 1.** Physical, chemical and biological characteristics (mean  $\pm$  SE) for the three biological categories (HDN, HDB and LD) under deep (A-C-E) and shallow (B-D-F) water- column depths. **A-B** Biological variables: *Daphnia* biomass (Biom.Dap), Cyanobacteria biomass (BBG) and Cyanobacteria percentage (%BG). **C-D.** Chemical variables: total phosphorus (TP), total nitrogen (TN) and TN/TP ratio. **E-F** Physical variables: mean depth (Zm), thermocline depth (Zth), secchi depth (SD), water-column stability (SD/Zth). Description of lake categories: HDN = Natural ecosystems

with high *Daphnia* biomass, HDB= Biomanipulated ecosystems with high *Daphnia* biomass, LD= Natural plus biomanipulated ecosystems with low *Daphnia* biomass. Justifications for combining the two LD groups are presented in the text. Number of cases used for each analysis are indicated in Table 2.....42

**Figure 2.** Relation entre le phosphore total et la biomasse de Cyanobactéries dans les lacs naturels tempérés après transformation logarithmique. **A.** Régression linéaire et quadratique. **B.** Courbe sigmoïde (courbe de Lowess) comparée à celle présentée par Watson et al.(1997).....48

**Figure 2.** Relationship between total phosphorus and Cyanobacteria biomass in temperate and natural lakes after log transformation. **A.** Linear and quadratic regression. **B.** Lowess fits based on data set used in this study and for the data used by Watson et al. (1997).....48

**Figure 3.** Relation entre le phosphore total et la biomasse de Cyanobactéries pour trois différentes catégories de lacs. **A.** Régression linéaire et **B.** Courbe sigmoïde (Lowess). Nous avons mis en évidence sur le graphique certains lacs HD profonds: Mjosa, Steinsfjorden, Washington, Bear and Kinneret. Ces lacs ont comme particularité de recevoir des apports importants en phosphore et d'avoir un taux élevé de renouvellement des eaux. Description des catégories: HDN= Ecosystèmes naturels avec une forte biomasse de *Daphnia*, HDB= Ecosystèmes biomanipulés avec une forte biomasse de *Daphnia*, LD= Ecosystèmes naturels et biomanipulés avec une faible biomasse de *Daphnia*. Les données sont transformés en log10.....50

**Figure 3.** Total phosphorus-Cyanobacteria biomass relationship in three different lakes categories. **A.** Linear regression analysis and **B.** Sigmoid (Lowess) curve technique. We put in evidence some deep HDN lakes (Mjosa, Steinsfjorden, Washington, Bear and Kinneret) which receive high total phosphorus load and have a high renewal time. Description of lake categories: HDN = Natural ecosystems with high *Daphnia* biomass, HDB= Biomanipulated ecosystems with high *Daphnia* biomass, LD= Natural plus biomanipulated ecosystems with low *Daphnia* biomass. Data are log<sub>10</sub> transformed.....50

**Figure 4.** Relation entre le phosphore total et la biomasse de Cyanobactérie pour trois différentes catégories de lacs. **A.** Systèmes profonds et **B.** Systèmes plats. Description des catégories: HDN= Ecosystèmes naturels avec une forte biomasse de *Daphnia*. HDB= Ecosystèmes biomanipulés avec une forte biomasse de *Daphnia*. LD= Ecosystèmes naturels et biomanipulés avec une faible biomasse de *Daphnia*. Les données sont transformés en log<sub>10</sub>. Les équations des trois régressions pour les systèmes profonds sont:  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = -1.4622 + 1.4252 \text{log}_{10}\text{TP}$ ;  $r^2 = 0.47$ ;  $n = 33$  (HDN),  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = -2.6432 + 1.3427 \text{log}_{10}\text{TP}$ ;  $r^2 = 0.62$ ;  $n = 13$  (HDB) and  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = -3.2342 + 1.9810 \text{log}_{10}\text{TP}$ ;  $r^2 = 0.54$ ;  $n = 74$  (LN). Les équations pour les trois régressions pour les systèmes plats sont:  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = 0.2140 + 1.0119 \text{log}_{10}\text{TP}$ ;  $r^2 = 0.36$ ;  $n = 7$  (HDN),  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = -1.3130 + 0.9649 \text{log}_{10}\text{TP}$ ;  $r^2 = 0.38$ ;  $n = 10$  (HDB) and  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = 0.2604 + 0.6807 \text{log}_{10}\text{TP}$ ;  $r^2 = 0.15$ ;  $n = 21$  (LN).  
.....54

**Figure 4.** Total phosphorus-Cyanobacteria biomass relationship in three different lake categories in **A.** Deep systems and **B.** Shallow systems. Description of lake categories: HDN = Natural ecosystems with high *Daphnia* biomass. HDB= Biomanipulated ecosystems with high *Daphnia* biomass, LD= Natural plus biomanipulated ecosystems with low *Daphnia* biomass. Data are log<sub>10</sub> transformed.. [The three regression equations for Deep systems are:  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = -1.4622 + 1.4252 \log_{10}\text{TP}$ ;  $r^2 = 0.47$ ;  $n = 33$  (HDN),  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = -2.6432 + 1.3427 \log_{10}\text{TP}$ ;  $r^2 = 0.62$ ;  $n = 13$  (HDB) and  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = -3.2342 + 1.9810 \log_{10}\text{TP}$ ;  $r^2 = 0.54$ ;  $n = 7$  (LN). The three regression equations for shallow systems are:  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = 0.2140 + 1.0119 \log_{10}\text{TP}$ ;  $r^2 = 0.36$ ;  $n = 7$  (HDN),  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = -1.3130 + 0.9649 \log_{10}\text{TP}$ ;  $r^2 = 0.38$ ;  $n = 10$  (HDB) and  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = 0.2604 + 0.6807 \log_{10}\text{TP}$ ;  $r^2 = 0.15$ ;  $n = 21$  (LN)].....54

**Figure 5.** Pourcentage d'augmentation ou de diminution de la biomasse de Cyanobactéries suite à une biomanipulation en fonction de l'intensité de broutage [Biomasse de *Daphnia*/biomasse de phytoplancton ], de la profondeur moyenne et des apports en phosphore. Des régressions linéaires ont été tracées pour les systèmes profonds et plats. Les systèmes sont: Bautzen Reservoir (1), Flooded quarry (5), Haugatjern (13), Frederiksborg E. (10), Croche E. (2, 4, 6, 15), Laacher E. (3), Helgetjern E. (9), Mosvatn E. (8), Wolderwidj (11), Vaeng (12), Crystal E. (7), Bysjon E. (14), Trummen E. (16). Description des catégories: profonds ( $Z_m > 3$  mètres) ou plats ( $Z_m < 3$  mètres), combinée à des apports élevés ( $>0.6\text{gP}/\text{m}^2/\text{Y}$ ) ou faibles ( $<0.6\text{gP}/\text{m}^2/\text{Y}$ ) en phosphore.....58

**Figure 5.** Percentage of increase or decrease of Cyanobacteria biomass as a function of grazing intensity [*Daphnia* biomass/ phytoplankton biomass], mean depth and total phosphorus load. We presented points in a linear regression for deep and shallow systems. Systems are: Bautzen Reservoir (1), Flooded quarry (5), Haugtjern (13), Frederiksborg E. (10), Croche E. (2, 4, 6, 15), Laacher E. (3), Helgetjern E. (9), Mosvatn E. (8), Wolderwidj (11), Vaeng (12), Crystal E. (7), Bysjon E. (14), Trummen E. (16). Description of categories: deep ( $Z_m > 3$  meters) or shallow ( $Z_m < 3$  meters) systems, with a high ( $TP > 0.6\text{gP/m}^2\text{/Y}$ ) or low ( $TP < 0.6\text{gP/m}^2\text{/Y}$ ) TP load.....58

## Chapitre 3.

### Distribution de quatre importants groupes de Cyanobactéries (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Oscillatoria*) dans les lacs tempérés nordiques. Importance relative accordée aux variables physiques, chimiques et biologiques.

**Figure 1.** Différences notées (moyenne  $\pm$  ES) pour les variables biologiques chimiques et physiques entre les catégories (HD-D, LD-D, HD-S and SD-S): **A.** Variables biologiques: Biomasse de *Daphnia* **B.** Variables chimiques: phosphore total (TP), azote total (TN), rapport TN/TP. **C.** Variables physiques: profondeur moyenne (Zm), profondeur de la thermocline (Zth), profondeur du disque de Secchi (SD), stabilité de la colonne d'eau (SD/Zth). Description des catégories de lacs: HD-D= Ecosystèmes profonds avec une forte biomasse de *Daphnia*, LD-D= Ecosystèmes profonds avec une faible biomasse de *Daphnia*. HD-S= Ecosystèmes plats avec une forte biomasse de *Daphnia*, LD-S= Ecosystèmes plats avec une faible biomasse de *Daphnia*. Le nombre de données pour chacun des histogrammes est exprimé au tableau 2.....89

**Figure 1. Physical, chemical and biological characteristics** (mean  $\pm$  SE) among the four different categories of lake ecosystems (HD-D, LD-D, HD-S, and SD-S): **A.** Biological variable: *Daphnia* biomass **B.** Chemical variables: total phosphorus (TP), total nitrogen (TN), TN/TP ratio. **C.** Physical variables: mean depth (Zm), thermocline depth (Zth), secchi depth (SD), water-column stability (SD/Zth). Description of lakes categories: HD-D= Deep ecosystems with high *Daphnia* biomass, LD-D= Deep ecosystems with low *Daphnia* biomass, HD-S= Shallow ecosystems with high *Daphnia* biomass, LD-S= Shallow ecosystems with low *Daphnia* biomass. Number of data for each histogram is presented in Table 2.....89

**Figure 2.** Différences (moyenne  $\pm$  ES) notées dans la biomasse estivale des quatre grands genres de Cyanobactéries (*Anabaena*, *Oscillatoria*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*) pour les différentes catégories. La description des différentes catégories et le nombre de données pour chacun des histogrammes est exprimé à la figure 1.....91

**Figure 2.** Contrast (mean  $\pm$  SE) of summer biomass of Cyanobacteria for the four important taxa of blue-green algae (*Anabaena*, *Oscillatoria*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*) among four categories of lake ecosystems. Description of lake categories and the number of cases used are same as in figure 1.....91

**Figure 3.** Ordination sur trois axes des facteurs environnementaux et des quatre genres de Cyanobactéries d'une analyse canonique par correspondance (ACC). **A.** Axe 1-2. **B.** Axe 2-3. Les facteurs environnementaux retenus ont été choisis à la suite d'une procédure de sélection par étape. Abréviations: profondeur de mélange (Zth), profondeur moyenne (Zm), indice de stabilité (SD/Zth), profondeur de Secchi (SD), phosphore total (TP), biomasse de *Daphnia* (Dap).....97

**Figure 3.** Canonical correspondence analysis (CCA) ordination biplots of environmental factors and Cyanobacteria genus. **A.** Axis 1-2. **B.** Axis 2-3. The environmental factors that passed the forward selection procedure are used in this analysis. Abbreviations: thermocline depth (Zth), mean depth (Zm), stability (SD/Zth), secchi depth (SD), total phosphorus (TP), *Daphnia* biomass (Dap).....97

## Liste des tableaux

### Chapitre 2.

#### Relations phosphore: Cyanobactéries selon la profondeur et la biomasse en *Daphnia* des écosystèmes de la zone tempérée nordique.

**Tableau 1.** Lacs naturels, lacs biomanipulés et enclos récoltés à partir de la littérature et séparés en catégories: DE= profond, SH= plat. HD= forte biomasse de *Daphnia*. LD= faible biomasse de *Daphnia*.....35

**Table 1.** Natural lakes, biomanipulated lakes and enclosures collected from the litterature and separated into categories. DE= Deep, SH= Shallow, HD= With high *Daphnia* biomass, LD= With low *Daphnia* biomass.....35

**Tableau 2.** Anova indicant les différences environnementales significatives observées entre les différentes catégories de systèmes. Description des catégories: HD= avec une forte biomasse de *Daphnia* [lacs naturels], HDB= avec une forte biomasse de *Daphnia* [systèmes biomanipulés], LD= LDN (avec une faible biomasse de *Daphnia* [lacs naturels]) + LDB (avec une faible biomasse de *Daphnia* [systèmes biomanipulés]). DE= profond, SH= plats. Les autres abréviations sont définies à la figure 2.....44



**Table 2.** Anova indicating significative environmental differences between the three systems categories. Description of lakes categories: HDN= High *Daphnia* biomass [natural lakes], HDB= High *Daphnia* biomass (biomanipulated systems), LD= Low *Daphnia* biomass in natural lakes (LDN) + low *Daphnia* biomass in biomanipulated systems (LDB)). DE=Deep, SH= Shallow. See Figure 2 for others abbreviations.....44

**Tableau 3.** Ancova indicant les effets de la biomasse de *Daphnia* sur la biomasse de Cyanobactéries utilisant le phosphore total (Log10 TP) comme covariable.  $R^2$  est le coefficient de détermination du model multivarié qui tient compte des variables phosphore total et *Daphnia*.....56

**Table 3.** Ancova indicating the effects of biomass of *Daphnia* on Cyanobacteria biomass with total phosphorus (Log10 TP) as a covariate.  $R^2$  is the coefficient of determination of multivariate model with TP and *Daphnia*.....56

### Chapitre 3.

**Distribution de quatre importants groupes de Cyanobactéries (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Oscillatoria*) dans les lacs tempérés nordiques. Importance relative accordée aux variables physiques, chimiques et biologiques.**

**Tableau 1.** Lacs naturels, lacs biomanipulés et enclos récoltés à partir de la littérature et séparés en catégories: DE= profond, SH= plat, HD= forte biomasse de *Daphnia*. LD= faible biomasse de *Daphnia*.....82

**Table 1.** Natural lakes, biomanipulated lakes and enclosures collected from the litterature and separated into categories. DE= Deep, SH= Shallow, HD= With high *Daphnia* biomass, LD= With low *Daphnia* biomass.....82

**Tableau 2.** Différences environnementaux notées entre les catégories ayant des fortes biomasses de *Daphnia* (HD) et des faibles biomasses de *Daphnia* (LD) dans les systèmes profonds et peu profonds.....93

**Table 2.** Comparison of physical, chemical and biological variables among ecosystems with high *Daphnia* biomass (HD) versus low *Daphnia* biomass (LD) for deep versus shallow water-column depth.....93

**Tableau 3.** Variance expliquée par les variables environnementaux retenues par le procédure de sélection par étapes. Abréviations: profondeur moyenne (Zm), stabilité de la colonne d'eau (SD/Zth), phosphore total (TP), biomasse de *Daphnia* (Dap), profondeur de secchi (SD), profondeur de mélange (Zth).....94

<b>Table 3.</b> Variance explained by the environmental variables retained by the forward selection procedure. Abbreviations are: mean depth (Zm), water- column stability (SD/Zth), total phosphorus (TP), <i>Daphnia</i> biomass (Dap), secchi depth (SD) and thermocline depth (Zth).....	94
<b>Tableau 4.</b> Tableau des "eigenvalues" pour les trois axes canoniques.....	95
<b>Table 4.</b> The eigenvalues for the three canonical axes.....	95
<b>Tableau 5.</b> Matrice de corrélation entre les six variables retenues par la procédure de sélection canonique par étape. Les abréviations sont les mêmes qu'au tableau 4. ....	96
<b>Table 5.</b> Weighted correlation matrice for the variables retained by cananical forward selection procedure. Abbreviations are same as in Table 4.....	96

## Liste des annexes

- Annexe 1.** Tableau des valeurs de: surface du lac, profondeur maxiale (Zma) et moyenne (Zm), profondeur de la thermocline (Zth) et de secchi (DS), le rapport entre la profondeur de secchi et la profondeur de la thermocline (DS/Zth), pH, azote total (NT), phosphore total (PT), rapport entre l'azote total et le phosphore total (NT/PT), biomasse de phytoplancton (BioPhy) et de Cyanobactéries (BioCya), % de Cyanobactéries (% Cya), biomasse de zooplancton (BioZoo) et de *Daphnia*. (BioDap) % de *Daphnia* (% Dap) et espèces dominantes des Cyanobactéries et de *Daphnia* pour les 248 années d'études. Ces données proviennent de moyennes saisonnières (mai- septembre) provenant de 66 systèmes différents.....140
- Annexe 2.** Tableau de distribution générique des Cyanobactéries (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Oscillatoria*) associée à des variables environnementaux: surface du lac, profondeur de la thermocline (Zth), profondeur maxiale (Zma) et moyenne (Zm), profondeur de secchi (DS), rapport entre la profondeur de secchi et le profondeur de la thermocline (DS/Zth), azote total (NT), phosphore total (PT), rapport entre l'azote et le phosphore (NT/PT) et la biomasse de Cyanobactéries (BioCya) et de *Daphnia* (BioDap) pour les 152 années d'études.....147

- Annexe 3.** Tableau pour les systèmes biomanipulés (lacs et enclos) des valeurs de: surface du lac, profondeur maximale (Zma) et moyenne (Zmo), profondeur de secchi (DS), le rapport entre la profondeur de secchi et la profondeur de la thermocline (DS/Zth), pH, azote total (NT), phosphore total (PT), rapport entre l'azote total et le phosphore total (NT/PT), biomasse de phytoplancton (BioPhy) et de Cyanobactéries (BioCya), % de Cyanobactéries (% Cya), biomasse de zooplancton (BioZoo) et de *Daphnia*, (BioDap), % de *Daphnia* (% Dap) et espèces dominantes des Cyanobactéries et de *Daphnia*. Les valeurs montrent une moyenne des données précédants et suivants la biomanipulation.....153
- Annexe 4.** Tableau représentant l'efficacité d'une biomanipulation en relation avec certaines valeurs: Profondeur moyenne (Zm), rapport entre la biomasse de *Daphnia* et la biomasse de Phytoplancton [Dap/Phy] et les apports en phosphore.....157
- Annexe 5.** Illustrations montrant les quatres principaux genres de Cyanobactéries: **A.** *Anabaena spp.* **B.** *Aphanizomenon spp.* **C.** *Microcystis spp.* **D.** *Oscillatoria spp.*.....159

## Liste des sigles et abréviations

Ana: *Anabaena*

ANOVA: analyse de variance

ANCOVA: analyse de covariance

Aph: *Aphanizomenon*

Aphano: *Aphanocapsa*

Aphanot: *Aphanothece*

BioCya: biomasse de Cyanobactéries

Biom.BG: biomasse de Cyanobactéries

BioDap: biomasse de *Daphnia*

BiomDap: biomasse de *Daphnia*

BioPhy: biomasse de phytoplancton

BioZoo: biomasse de zooplancton

Chr: *Chroococcus*

Coelos: *Coelospherum*

Cya: Cyanobactéries

D: *Daphnia*

Dap: *Daphnia*

DE: profond

DS: profondeur du disque de secchi (indicateur de transparence de l'eau)

DS/Zth: stabilité de la colonne d'eau

ES: erreur standard

Gom: *Gomphosphaeria*

HDN: lacs naturels ayant une forte biomasse de *Daphnia*

HD-D: systèmes profonds ayant une forte biomasse de *Daphnia*

HD-S: systèmes plats ayant une forte biomasse de *Daphnia*

HDB: systèmes biomanipulés avec forte biomasse de *Daphnia*

LD: systèmes ayant une faible biomasse de *Daphnia*

LD-D: systèmes profonds ayant une faible biomasse de *Daphnia*

LDN: lacs naturels ayant une faible biomasse de *Daphnia*

LDB: systèmes biomanipulés ayant une faible biomasse de *Daphnia*

LD-S: systèmes plats ayant une faible biomasse de *Daphnia*

Mic: *Microcystis*

Mer: *Merismopedia*

n: effectif de l'échantillon

ns: pas significatif

NT: azote total

NT/PT: rapport entre l'azote total et le phosphore total

Osc: *Oscillatoria*

p: probabilité

P: phosphore

PT: phosphore total

r: coefficient de corrélation de Pearson

SD: profondeur du disque de Secchi (indicateur de transparence de l'eau)

SD/Zth: stabilité de la colonne d'eau

SE: erreur standard

SH: plat (peu profond)

SO: sans ordre

Syn: *Synechococcus*

TN: azote total

TN/TP: rapport entre l'azote total et le phosphore total

TP: total phosphorus

Zm: profondeur moyenne

Zma: profondeur maximum

Zth: profondeur de la thermocline (profondeur de mélange)

\*:  $p < 0.1$

\*\*:  $p < 0.01$

\*\*\*:  $p < 0.001$



## Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier mon directeur de recherche, Asit Mazumder, qui a rendu ce projet réalisable. Je le remercie pour ses multiples conseils, son enthousiasme et son aide financière. Sous sa direction, j'ai passé deux étés magnifiques à échantillonner à la station de recherche de l'Université de Montréal. Un merci additionnel à Bernadette Pinel-Alloul, Daniel Boisclair, Antonia Cattaneo et Richard Carignan qui, de par leurs connaissances en limnologie, m'ont permis d'évoluer dans une ambiance de recherche particulièrement enrichissante et stimulante.

Un merci sans pareil à Marc Proulx. C'est en tant que démonstrateur en phycologie que je l'ai connu pour la première fois. Ensuite, il a été véritablement une source d'inspiration et de motivation dans mes débuts comme étudiant-chercheur. Au fil des années, il est devenu un véritable ami. Merci Marcus!

Un merci significatif à toute "la gang du labo". Merci à Isabelle St-Laurent, Nandita Mookerji, Jae Choi, Zhongyan Weng, Slawomir Kowalczyk. Merci pour votre complicité, vos rires, vos sourires, les milliers de discussions scientifiques improvisées, les nouveaux plats indiens, québécois et chinois à l'heure du dîner, les soirées dansantes... Vous m'avez fait partager votre culture, vous m'avez fait réfléchir, vous avez parfois ramassé mes affaires... Aussi, vous m'avez accompagné dans les épreuves et les joies de la vie. Votre amitié a rendu mon séjour au labo plus.....humain. Toute ma gratitude.

Merci particulier à Val Smith, Nandita Mookerji, Jae Choi et Nathalie St-Jacques pour leurs judicieux conseils dans le traitement des données et la rédaction de ce mémoire ainsi qu'à tous les autres qui m'ont fourni de l'aide ou des mots d'encouragement.

Merci aux personnes que je côtoie tous les jours dans la blancheur du labyrinthe étroit de la section F-O. Ce sont des soleils de sous-sol. Merci à tous les animateurs de CIEL (98.5 FM) et de CJMX (99.5 FM) qui m'ont accompagné fidèlement dans mon petit train-train quotidien.

Merci à ma mère Michèle Contant pour sa bienveillance, son immense générosité et ses mots d'encouragements. Merci à mon père Michel Fréchette qui m'a transmis son amour de la nature et de la science ainsi qu'à mes deux soeurs, Isabelle et Marie-Hélène, pour la correction de ce mémoire.

Et comme dirait Philippe Marchessault dans de telles circonstances...

**Cyanobactéries..., j' vous oublierai jamais !**

A mon père et ma mère

Michel et Michèle,

< pour m'avoir poussé

su'l bon chemin ...>

xxx@

## Avant-propos

Mon projet de maîtrise porte sur les variables physiques, chimiques et biologiques responsables de la prolifération des Cyanobactéries. La pertinence et l'originalité de cette étude est surtout qu'elle traite de la biomanipulation des poissons comme technique "possible" d'aménagement du système aquatique. Je trouve important de s'attarder sur les aspects pratiques de la recherche pour une meilleure emprise sur la gestion de l'environnement.

Plusieurs études en enclos ou en lac ont mesuré l'impact du zooplancton sur la structure des communautés du phytoplancton. Cependant, pour évaluer les effets d'une biomanipulation des poissons par exemple, les moyens dont on dispose nous forcent trop souvent à travailler sur un plan expérimental qui s'apparente peu à la réalité. Je trouve que trop d'études réalisées en enceintes ne correspondent pas à des échelles spatiales convenables d'observation pour l'étude des lacs naturels. De plus, il y a des problèmes liés à l'échelle temporelle des systèmes: en effet, trop souvent on oublie qu'un système peut prendre un certain temps (voire plusieurs années) avant de se stabiliser. Enfin, peu d'études ont essayé de prédire et comprendre le succès d'une biomanipulation de poissons. Je crois que des approches de type empirique sur un ensemble de variables retenues en lacs ou en enclos, nous permettraient de répondre (enfin) avec plus de conviction à ce genre de question. A cause des grandes différences inter-lacs, des problèmes spatio-temporels et étant donné l'hypercomplexité des systèmes écologiques, on aurions souvent avantage à utiliser les approches de type empirique pour répondre à nos questions ou élaborer de meilleures hypothèses de recherche.

Sans avoir répondu en totalité à la problématique posée, mon mérite aura été d'avoir contribué, du moins en partie, à mieux faire comprendre l'efficacité de cette technique de restauration des lacs.

## **Chapitre 1:**

Introduction générale

## I. Problématique

Cette étude se penche sur les Cyanobactéries (algues bleues) de forme filamenteuse (trichomes) et coloniale. Ces algues, à cause de leur grande taille (10  $\mu\text{m}$  à 10 cm), ont une dynamique de croissance assez lente (Reinertsen et Olsen 1984). Or, vers la fin de l'été, les Cyanobactéries dominent fortement certains lacs en formant des amas d'algues à la surface de l'eau, appelés communément "fleurs d'eau". La forte croissance des algues bleues durant cette période engendre l'eutrophisation des lacs (Reynolds et Walsby 1975). En plus de causer des dommages esthétiques importants, ces algues peuvent, par les toxines qu'elles dégagent, tuer plusieurs organismes dans les lacs. Aussi, la perte d'oxygène encourue par la décomposition bactérienne des Cyanobactéries peut entraîner la mort des poissons. Pouvoir prédire la biomasse et la distribution générique des Cyanobactéries permettrait de prévenir et/ou de contrôler le développement de ces algues nuisibles.

Comme stratégie d'aménagement visant à diminuer la prolifération des Cyanobactéries, la réduction des apports en phosphore est une méthode régulièrement utilisée et certainement la plus efficace (Dillon et al. 1978; Bjork 1979; Sze 1980). Mais advenant l'impossibilité de diminuer les apports en phosphore comme moyen d'aménagement pour certains lacs, on se doit de mettre à profit des stratégies alternatives de gestion visant à faire diminuer les Cyanobactéries.

### **La biomanipulation comme stratégie d'aménagement?**

Cette étude envisage la manipulation des poissons comme outil d'aménagement possible des systèmes aquatiques. Mais nos connaissances actuelles ne nous permettent pas de prédire l'impact que peut avoir *Daphnia* sur les Cyanobactéries. En effet, l'élimination

des poissons zooplanctonophages, comme stratégie alternative ou complémentaire pour contrôler les algues indésirables, demeure une avenue intéressante bien que très controversée (Reinertsen et Olsen 1984; Schoenberg et Carlson 1984; Faafang et Braband 1990). En diminuant la quantité des poissons zooplanctonophages et en favorisant d'un même coup la présence de gros zooplanctons comme *Daphnia*, on espère augmenter la pression de broutage sur les Cyanobactéries. Dans certaines expériences de biomanipulations où *Daphnia* a été favorisée, on a réussi à contrôler le développement des Cyanobactéries. Dans d'autres cas, la biomanipulation des poissons n'a pas réussi à faire diminuer la biomasse des Cyanobactéries. Nous savons que *Daphnia* est une consommatrice très efficace de petites algues, mais qu'elle peut également se nourrir de gros phytoplancton inaccessible au zooplancton de petite taille (Burns 1968; Reinertsen et Olsen 1984; Van Donk et al. 1990). Ces effets antagonistes du broutage par *Daphnia* sur les Cyanobactéries demeurent assez méconnus (De Bernardi et Giussani 1990; Van Donk et al. 1990). Certains auteurs ont même invoqué l'impact que pouvait avoir *Daphnia* sur les Cyanobactéries par la capacité de *Daphnia* à modifier son environnement chimique et physique, en agissant par exemple sur le rapport NT:PT (Sterner et Hessen 1994), la transparence des lacs (Smith 1986) le rapport pH/CO<sub>2</sub> (Shapiro 1984) ou sur d'autres variables.

Il y certainement plusieurs lacunes au niveau des connaissances sur les interactions *Daphnia*-Cyanobactéries qui nous laissent sans réponses à plusieurs questions fondamentales. Dans quelles situations *Daphnia* pourrait favoriser le développement des Cyanobactéries et dans quelles autres situations *Daphnia* pourrait freiner le développement des Cyanobactéries? Comment *Daphnia* interagit avec les Cyanobactéries? Interagit-il différemment selon le type de Cyanobactéries avec lequel il est confronté? Quelle est l'importance relative de *Daphnia* par rapport aux variables chimiques et physiques dans la croissance des Cyanobactéries?



Le grand nombre de variable et la complexité dans les interactions *Daphnia*-Cyanobactéries force le chercheur à avoir une compréhension plus globale des interactions *Daphnia*-Cyanobactéries, et ce, à l'aide d'une approche empirique et multivariée. Cette étude déterminera donc pour la première fois l'impact de *Daphnia* et de variables chimiques et physiques sur la biomasse et la distribution de quatre genres des Cyanobactéries à l'aide d'un modèle empirique et multivarié.

D'un même coup, ces nouvelles connaissances feront ressortir les conséquences de la biomanipulation des poissons pour l'aménagement des lacs.

Les objectifs et les hypothèses de cette étude seront discutés en détails dans la section **IV** du chapitre **1**.

## **II. Relation entre les Cyanobactéries et la physico-chimie des eaux**

### **1. Variables physico-chimiques reliées à la croissance des Cyanobactéries**

#### A. Les concentrations en phosphore

La biomasse absolue et relative des Cyanobactéries est fortement reliée à la concentration en phosphore total des lacs (Smith 1986; Trimbee et Prepas 1987). D'ailleurs, plusieurs études expérimentales ont démontré que les Cyanobactéries sont de faibles compétitrices pour le phosphore et ont besoin de fortes concentrations de ce nutriment pour survivre (Grover 1989). Des concentrations inférieures à 25  $\mu\text{g}$  par litre en phosphore total durant l'été correspondraient à des lacs où l'on ne retrouve presque pas de Cyanobactéries (Smith 1985). Dans un même ordre d'idée, Vollenweider (1968) suggère que la prolifération des cyanobactéries se produit seulement à des concentrations en phosphore total épilimnétique supérieures à 30  $\mu\text{g/L}$ .

Le phosphore réactif soluble (PRS) est un meilleur indicateur que le phosphore total du phosphore disponible pour le phytoplancton. Cependant, rien n'indique que le phosphore dissous explique mieux que le phosphore total la dominance des Cyanobactéries dans les lacs; les algues bleues ont la capacité d'assimiler rapidement le phosphore et de synthétiser des réserves de polyphosphates à l'intérieur de l'organisme, qui pourront leur servir même si le phosphore venait à manquer (Stewart et Alexander 1971).

Le phosphore est certainement une variable très limitative du développement des Cyanobactéries. D'ailleurs, afin de limiter la prolifération des algues bleues, la diminution des apports en phosphore s'avère une méthode très efficace en aménagement (Dillon et al. 1978; Bjork 1979; Sze 1980). Les apports en phosphore (quantité de phosphore / unité de temps) pourraient certainement jouer un rôle important dans la dynamique de croissance des Cyanobactéries.

#### B. Les concentrations en azote

*Anabaena* et *Aphanizomenon* ont la capacité de fixer l'azote atmosphérique et sont donc de meilleures compétitrices pour l'azote inorganique dissous dans les lacs (Schindler 1977; Flett et al. 1980). D'ailleurs, quand l'azote inorganique dissous (ammonium + nitrate + nitrite) vient à manquer, on observe une augmentation du nombre d'hétérocystes et du taux de fixation d'azote chez ces algues (Leonardson 1984). Les genres non- fixateurs d'azote (*Microcystis* et *Oscillatoria*) profiteraient donc davantage des conditions moins limitantes en azote.

L'azote inorganique dissous ne semble pas être une variable fiable pour prédire la biomasse des Cyanobactéries (Jensen et al. 1994). Trimbee et Prepas (1987) n'ont également pas trouvé une très forte corrélation entre l'azote total et la biomasse relative d'algues bleues dans les lacs de l'Alberta.

#### C. Rapport entre l'azote total (NT) et le phosphore total (PT)

Les résultats de Smith (1983) ont démontré une tendance à retrouver des effervescences d'algues bleues avec un rapport massique NT:PT inférieur à 29:1. Ceci est confirmé par quelques expérimentations (Schindler 1977; Flett et al. 1980). Cependant, on

constate également qu'un rapport NT:PT inférieur à 29 serait insuffisant pour expliquer la croissance des Cyanobactéries dans les lacs. La relation entre la dominance des Cyanobactéries et le rapport NT:PT est très faible dans l'étude des lacs peu profonds de Jensen et al. (1994). Dans cette dernière étude, des rapports NT:PT inférieurs à 8 ont provoqué la dominance des Cyanobactéries sans hétérocystes (*Microcystis* et *Oscillatoria*), alors qu'un rapport NT:PT entre 8 et 32 a favorisé les Cyanobactéries avec hétérocystes (*Anabaena* et *Aphanizomenon*). Trimbee et Prepas (1987), en recompilant les données de Smith (1985), ont conclu que le changement de dominance vers les Cyanobactéries, observé par Smith à des rapports NT:PT bas, semble être déterminé plutôt par l'augmentation du PT que par la baisse du rapport NT:PT. Notons que le log de l'azote total est positivement corrélé avec le log du phosphore total, en plus d'expliquer 80% de la variation en phosphore total (Downing et McCauley 1992). Ainsi, le rapport NT:PT décroît avec l'augmentation du phosphore total dans les lacs. Ce déclin du rapport NT:PT avec l'eutrophication serait surtout attribué à des différences au niveau des sources d'approvisionnement en nutriments pour les lacs. Il est donc important de tenir compte de la forte corrélation entre le phosphore total et l'azote total avant de tirer des conclusions hâtives sur l'importance du rapport NT:PT sur la dominance des Cyanobactéries.

Enfin, en tenant compte du rapport NT:PT idéal pour les Cyanobactéries établi par des études en laboratoire, il est difficile de conclure si ce rapport joue un rôle important dans la dominance des cyanobactéries (Pick et Lean 1987).

#### D. Stabilité de la colonne d'eau

La dominance des Cyanobactéries dépend beaucoup de la stabilité du système, selon Jensen et al. (1994). Une forte turbidité, que l'on retrouve particulièrement dans les lacs plats (peu profonds) entraîne un recyclage rapide des nutriments et favoriserait surtout les

petites algues vertes à croissance rapide comme *Scenedesmus*. Les Cyanobactéries seront plutôt favorisées par des conditions stables de la colonne d'eau, avec un recyclage plus lent des éléments nutritifs, afin de prendre avantage sur les petites algues à croissance rapide. Cependant, les algues bleues vont aussi exiger un apport riche et irrégulier en nutriments. Par exemple, *Anabaena* et *Aphanizomenon* domineraient sous des conditions de haute stabilité et de disponibilité moyenne en nutriments. *Microcystis* se retrouverait plutôt dans un environnement de stabilité intermédiaire et de haute disponibilité en nutriments. *Oscillatoria* dominerait les lacs ayant de fortes conditions de brassage (Sommer 1989). La stabilité de la colonne d'eau combinée à la disponibilité en nutriments détermineront fortement les changements saisonniers dans les lacs (Reynolds 1984).

#### E. Luminosité

Les Cyanobactéries sont capables de produire beaucoup de chlorophylles sous des conditions de luminosité réduite (Mur et al. 1978). De plus, elles peuvent compétitionner fortement pour la lumière à cause de leur grande capacité de flottaison. Le travail de Smith (1986) décrit une faible relation entre la biomasse relative d'algues bleues et la décroissance de la lumière à un rapport NT:PT donné.

#### 6. Température

Les algues bleues maintiennent une forte croissance en conditions de température élevée (Reynolds 1984). McQueen et Lean (1987) ont suggéré que les hautes températures seraient des paramètres importants pour la dominance des algues bleues du lac St-George. Cependant, les données de température sont trop rarement mentionnées pour en tenir compte dans l'analyse des résultats.

## 2. Mécanismes reliés à l'exploitation des ressources

Les Cyanobactéries sont de grande taille et par conséquent, vont dominer les lacs qui reçoivent beaucoup de nutriments (Grover 1989). Cependant, la prolifération des algues dans les milieux plus eutrophes limite la propagation de la lumière. Certaines espèces ont dû développer des adaptations physiologiques ou morphologiques particulières pour leur permettre de compétitionner dans ce genre d'environnement.

Par exemple, certaines ont développé des aptitudes à effectuer des migrations leur donnant un accès à la lumière et aux nutriments (Harris 1978; Smith 1986; Sommer et al. 1986). La stabilité de la colonne d'eau permettrait à ces espèces migratrices de se positionner dans la colonne d'eau et d'être de meilleurs compétiteurs pour les ressources et peut-être même d'éviter le broutage.

Certaines Cyanobactéries ont des hétérocystes qui leur permettent de fixer l'azote et de compétitionner fortement pour ce nutriment lorsqu'il devient limitant (Schindler 1977; Flett et al. 1980; Smith 1983). Des études confirmeraient plutôt que la disponibilité des éléments nutritifs, combinée à la diminution du rapport azote total :phosphore total (NT:PT), favoriseraient les Cyanobactéries capables de fixer l'azote comme *Aphanizomenon* et *Anabaena* (Pick et Lean 1987; Sommer 1989).

### III. Effet du broutage sur la croissance des Cyanobactéries

#### 1. Impacts de *Daphnia* sur les Cyanobactéries

##### A. Impacts directs

1- Le broutage par *Daphnia* pourrait diminuer la biomasse des Cyanobactéries: *Daphnia* a un pouvoir de filtration accru sur le phytoplancton de grande taille comme les Cyanobactéries (Shapiro and Wright 1984; Carpenter et al.1987; Faafang et Braband 1990; Vanni et Findlay 1990; Vanni et al. 1990). Selon Gliwicz (1990), le contrôle des Cyanobactéries par *Daphnia* s'effectuerait lorsque la concentration en filaments est suffisamment faible.

2- Dans certains cas, *Daphnia* pourrait au contraire favoriser les Cyanobactéries de grande taille par un broutage élevé sur les algues de petites tailles (Hrbacek 1964; Porter 1977; Lynch 1980; De Bernardi et Giussani 1990; Van Donk et al. 1990). Les petites algues (inférieures à 15  $\mu\text{m}$ ) diminueraient avec l'augmentation du broutage par *Daphnia* et pourraient accélérer l'effervescence des grandes algues non-broutées; ces dernières pourraient ainsi mieux compétitionner pour les nutriments (Reinertsen et Olsen 1984). Donc, la capacité qu'ont les Cyanobactéries de former de grosses colonies expliquerait en partie leur capacité d'échapper au broutage par *Daphnia*. En effet, on observe souvent *Daphnia* dans l'environnement de grosses colonies de *Microcystis* et de gros flocons d'*Aphanizomenon*.

## B. Impacts indirects

*Daphnia* modifie l'environnement chimique et physique des lacs (Kerfoot et Sih 1987). Par contre, rien ne prouve véritablement que les modifications physico-chimiques autres que le broutage direct sur les algues et la compétition pour les nutriments, auraient des effets significativement importants.

### a) Le phosphore total

Benndorf (1990) suggère un seuil ( $0.7 \text{ g P/m}^2/\text{an}$ ) relié aux apports en phosphore qui favoriserait indirectement les Cyanobactéries par un mécanisme complexe. Ce seuil serait relié en partie à la faible migration de *Daphnia* dans les lacs eutrophes et hypereutrophes. Cette adaptation à ne pas migrer causerait: (1) une augmentation des algues non-comestibles (comme les Cyanobactéries) à cause de la prédation continue du zooplancton sur les espèces non-cyanobactériennes (cette prédation serait assez forte pour supprimer les effets antagonistes comme le broutage); (2) un accroissement du phosphore épilimnétique. Cependant, Benndorf utilise des données de lacs biomanipulés. Les lacs qui n'ont pas été biomanipulés ne répondent pas nécessairement de la même manière à la présence de *Daphnia*. Ce seuil pourrait, en grande partie, expliquer l'impuissance de *Daphnia* à contrôler le développement des algues indésirables quand les apports en phosphore sont supérieurs à  $0.7 \text{ g P/m}^2/\text{an}$ .

### b) La vitesse de recyclage des nutriments

La présence de gros zooplanctons comme *Daphnia* diminue la vitesse de recyclage des nutriments comme le phosphore (Vanni 1987; Vanni et Findlay 1990). La diminution de la vitesse de recyclage des nutriments va favoriser la compétition des grosses espèces à



stratégie k (comme les Cyanobactéries), au détriment des petites espèces à stratégie r (Sommer 1981).

c) La transparence des lacs

L'augmentation du broutage par *Daphnia* augmente la profondeur de Secchi et de la thermocline (Mazumder 1994). Smith (1986) supporte l'idée que l'augmentation de la transparence de l'eau suite à la dominance de *Daphnia* contribuerait à la diminution des Cyanobactéries.

d) Le rapport pH/CO<sub>2</sub>

La présence de *Daphnia* va diminuer le pH et augmenter le carbone inorganique dissous. Ces nouvelles conditions rendront les algues bleues moins compétitrices (Shapiro 1984). Les Cyanobactéries sont favorisées à de hauts pH et de faibles concentrations en CO<sub>2</sub>. La croissance des Cyanobactéries est avantagée par un environnement plus alcalin, car elles utilisent plus facilement le CO<sub>2</sub> et les ions bicarbonates comme source d'ions inorganiques pour la photosynthèse que les autres espèces phytoplanctoniques (Talling 1976).

e) Le rapport NT:PT

Le zooplancton pourrait indirectement changer la réponse du phytoplancton en modifiant le rapport des apports azote: phosphore. (Smith 1983). *Daphnia*, ayant des besoins physiologiques élevés en phosphore, entraînerait une régénération des nutriments à un rapport (N:P) plus élevé que celui consommé (Sternner et Hessen 1994). Ce phénomène pourrait désavantager les Cyanobactéries généralement capables de proliférer à de faibles rapports NT:PT.

## 2. Mécanismes de défense contre le broutage

### A. Interférence alimentaire

Les longs filaments interférant mécaniquement avec le processus de filtration de *Daphnia*, ce dernier est donc obligé de nettoyer sa gouttière alimentaire. La nourriture perdue par réjection post-abdominale entraîne de grandes pertes d'énergie (De Bernardi et Giussani 1990; Gliwicz et Lampert 1990).

### B. La toxicité

La toxicité de certaines Cyanobactéries affecte le taux de survie du gros zooplancton comme *Daphnia*. Les degrés de toxicité varient entre les espèces et entre les individus d'une même espèce. Par exemple, *Microcystis aeruginosa* est considérée comme une espèce potentiellement toxique sur *Daphnia*. L'effet létal de *Microcystis aeruginosa* a été démontré sur *Daphnia pulex* (2.5 mm) (Smith et Gilbert 1995). Pourtant, des expériences en mésocosmes n'ont pas démontré la toxicité de *Microcystis aeruginosa* sur *Daphnia carinata* (3.19 mm) (Matveev et al 1994). Enfin, des études en laboratoire ont démontré que généralement le gros zooplancton se montre plus vulnérable à la toxicité que le petit zooplancton (De Bernardi et Giussani 1990; Gliwicz 1990). Cependant, il est difficile d'évaluer les effets toxiques véritables des Cyanobactéries sur le taux de survie du zooplancton.

### C. La dimension des Cyanobactéries

Les filaments et les petites colonies peuvent être ingérés par *Daphnia* (Porter et Orcutt 1980). Ces algues ont cependant une faible valeur nutritive. Les grosses colonies de *Microcystis* ainsi que les gros flocons d'*Aphanizomenon* (Hrbacek 1964; Lynch et Shapiro 1981; Thompson et al 1982) peuvent se retrouver en association avec *Daphnia*. Leur très grande taille permet d'éviter le contact mécanique avec *Daphnia*. Dans ces conditions, le broutage s'exercerait surtout sur les algues de petite taille, et les espèces de grande taille pourraient exploiter la disponibilité des nutriments qui en résulteraient (Reinertson and Olsen 1984).

## IV. Objectifs et hypothèses de la recherche

### Objectif général

Cette recherche vise l'approfondissement des connaissances sur l'impact des variables biologiques (*Daphnia*), chimiques et physiques régissant la biomasse et la distribution des quatre principaux genres de Cyanobactéries: *Anabaena* spp, *Aphanizomenon* spp, *Microcystis* spp, *Oscillatoria* spp. Cette étude fera ressortir les conséquences pour l'aménagement des lacs de la biomanipulation des poissons afin d'améliorer nos stratégies de gestion visant à contrôler le développement excessif des Cyanobactéries dans les lacs en vue d'un meilleur contrôle de la qualité de l'eau.

### Objectifs spécifiques

#### Objectif -1-

Mieux comprendre la relation qui existe entre *Daphnia* et la biomasse de Cyanobactéries en fonction de l'intensité de broutage, du niveau de phosphore et de la profondeur des lacs.

### Hypothèses

A. l'intensité de broutage, le phosphore et la profondeur sont trois variables importantes influençant la relation entre *Daphnia* et la biomasse de Cyanobactéries dans les lacs.

### **1- L'intensité de broutage.**

Plus l'intensité de broutage est élevée sur les algues, moins *Daphnia* serait capable d'éviter de consommer les algues moins comestibles comme les Cyanobactéries.

### **2- Le phosphore.**

La présence de *Daphnia* freinerait la croissance des Cyanobactéries dans les lacs oligotrophes ou mésotrophes, mais pourrait encourager les Cyanobactéries dans les lacs plus eutrophes. Cette hypothèse est inspirée des travaux de Benndorf (1990), démontrant que les apports en phosphore jouent un rôle important dans la capacité de *Daphnia* de contrôler ces algues. Cette hypothèse rejoint également l'hypothèse de Gliwicz (1990), suggérant que le contrôle des Cyanobactéries par *Daphnia* s'effectuerait surtout lorsque la concentration en filaments est suffisamment faible, donc dans les lacs moins productifs.

### **3- La profondeur.**

On suppose un broutage plus sévère par *Daphnia* sur les Cyanobactéries dans les lacs plats (i.e. peu profonds). En effet *Daphnia* n'effectuerait pas de grandes migrations dans les lacs plats, ce qui favoriserait les contacts directs avec les Cyanobactéries. On s'attend donc à ce qu'une faible profondeur affecte négativement la biomasse des Cyanobactéries en présence de *Daphnia*.

## **Approche**

L'approche consiste en une analyse empirique des données provenant de systèmes naturels ou biomanipulés contrastant en biomasse de *Daphnia*. Les systèmes sont séparés selon la profondeur (> ou < 3 mètres).

## **Objectif -2-**

Evaluer l'importance relative de *Daphnia* et de certaines variables physiques et chimiques qui agissent sur la distribution de quatre importants genres: *Anabaena spp.*, *Aphanizomenon spp.*, *Microcystis spp.*, *Oscillatoria spp.* Les lacs étudiés font partie de la zone tempérée nord du globe.

## **Hypothèses**

1- Autant les variables chimiques, physiques que biologiques (*Daphnia*) sont responsables de la distribution générique des Cyanobactéries.

2- *Daphnia* favorise le développement des grosses colonies comme *Aphanizomenon* et *Microcystis*.

## **Approche**

L'analyse canonique par correspondance permet d'interpréter la distribution générique des Cyanobactéries à l'aide de variables environnementales.

## Méthodologie

[\*Cette section est essentiellement un résumé français de la méthodologie employée au chapitre 2 et au chapitre 3]

Des données de moyennes saisonnières (mai-septembre) provenant de 248 années d'études furent récoltées dans la littérature. Ces données proviennent de 66 systèmes différents (lacs et enclos) de la région tempérée Nord du globe. Parmi ces systèmes, 44 sont des lacs naturels, 14 sont des lacs biomanipulés et 8 sont des enclos. Les lacs devaient répondre aux quatre critères suivants pour faire partie de l'étude: (1) appartenir à la zone tempérée Nord du globe, (2) avoir une présence de Cyanobactéries supérieure à 1 % de la biomasse de phytoplancton, (3) avoir un nombre d'échantillonnages saisonniers supérieur ou égal à 3 et (4) l'échantillonnage devait être réparti sur l'ensemble de la saison estivale.

Les variables modélisées sont la biomasse de Cyanobactéries (g poids frais/m<sup>3</sup>), la biomasse de *Daphnia* (g poids frais/m<sup>3</sup>), la présence d'une forte (HD) ou faible (LD) biomasse de *Daphnia*, la profondeur moyenne (Zm; mètre), la profondeur de Secchi (SD; mètre), la profondeur de la thermocline (Zth; mètre), la stabilité (SD/Zth), le phosphore total (TP;  $\mu\text{g/L}$ ), l'azote total (TN;  $\mu\text{g/L}$ ), le rapport en nutriment (TN/TP). Pour plusieurs lacs, l'information sur toutes les variables considérées était incomplète. Les données graphiques ont été digitalisées et interpolées.

Dans les cas où la profondeur de la thermocline n'était pas mentionnée, une estimation a été faite à partir du profil thermique des lacs stratifiés. On jugea la zone de mélange équivalente à la profondeur moyenne dans les lacs très faiblement stratifiés. Les données chimiques et phytoplanctoniques proviennent de la zone épilimnétique. Finalement, la biomasse de *Daphnia* provient de données volumétriques de la colonne

d'eau échantillonnée.

La biomasse de *Daphnia* a parfois été estimée à partir de la densité suivant la relation allométrique entre la longueur et la biomasse de chaque espèce de *Daphnia* (Dumont et al 1975; Downing et Rigler 1984). Le poids sec de *Daphnia* a été changé en poids frais suivant le rapport 1:12 (Tagachi et Fukuchi 1975). Les données volumétriques de phytoplancton et de zooplancton ont été transformées en données massiques selon la relation  $10^3 \text{ mm}^3/\text{m}^3 = 1 \text{ g poids frais}/\text{m}^3$ .

Pour faciliter l'analyse des résultats, les lacs ont parfois été séparés en trois catégories: (1) les lacs naturels avec une forte biomasse de *Daphnia* (HDN), (2) les systèmes biomanipulés (lacs et enclos) ayant une forte biomasse de *Daphnia* (HDB) et (3) les systèmes (lacs et enclos) ayant une faible biomasse de *Daphnia* (LD). De plus, les systèmes ont été regroupés selon leur profondeur: (1) les systèmes profonds ( $P_{\text{max}} > 3$  mètres) (2) et les systèmes plats ( $P_{\text{max}} < 3$  mètres). On a estimé que la profondeur de 3 mètres était une approximation valable de la démarcation qui existe entre un lac stratifié et un lac qui ne l'est pas. On caractérise un lac ayant une forte biomasse de *Daphnia* (HD) comme étant un système dominé par plus de 20% en biomasse de grosses *Daphnia* ( $> 1\text{mm}$  de longueur moyenne) ou une biomasse de poissons planctivores inférieure à 20 kg/ha. Les grandes *Daphnia* croissent rarement dans les lacs où la biomasse de poissons planctivores excède 20 kg.ha<sup>-1</sup> (McQueen et Post 1988; Jeppesen et al. 1990). Les lacs ayant une faible biomasse de *Daphnia* (LD) sont des systèmes ayant moins de 20 % en biomasse de grande *Daphnia* ( $< 1\text{mm}$ ) ou plus de 20 kg/ha de biomasse de poissons planctivores. On rencontre surtout les petites espèces dans les lacs ayant une biomasse de poissons excédant 20 kg.ha<sup>-1</sup> (Gulati 1990; Lyche et al. 1990). La classification par la taille se réfère en partie à l'article de Mazumder (1994).



La taille moyenne de grandes *Daphnia* (e.g. *D. pulex*, *D. magna*, *D. longispina*, *D. galeata mendotae*, *D. hyalina*, *D. pulicaria*) varie entre 0.9 et 3.0 mm. La taille des petites *Daphnia* (e.g. *D. cuculatta*, *D. ambigua*, *D. longiremis*, *D. cristata*, *D. retrocurva*) est inférieure à 0.9. mm (Brooks 1957). Dans tous les lacs échantillonnés, *D. cuculatta* était la seule petite espèce capable de dominer les systèmes où la biomasse des poissons planctivores est faible (Sondergaard et al. 1990; Lyche et al. 1990; Kasprzak 1993; Christoffersen et al. 1993). *D. cuculatta* semble moins sensible à la présence des Cyanobactéries filamenteuses que les espèces de grande taille (Gliwicz 1990). Donc, les lacs avec *D. cuculatta* ont été classifiés selon la biomasse des poissons planctivores (< ou > 20 kg/ha).

Cette classification se veut un outil pour comprendre les effets de la biomanipulation des poissons sur le développement des algues bleues.

## Analyse statistique

[\*Cette section est essentiellement un résumé **français** des analyses statistiques utilisées au chapitre 2 et au chapitre 3]

Toutes les variables ont subi une transformation log pour assurer l'homogénéité et la linéarité dans les analyses statistiques. Chacune des années fut traitée indépendamment, même si plusieurs années de données provenaient d'un même lac.

La courbe de type LOWESS (locally weighted sequential smoothing) a été utilisée pour estimer le patron entre le phosphore total et la biomasse de Cyanobactéries. Elle permet de tracer une courbe non biaisée dans la distribution des points entre deux variables (Mazumder 1994).

Le test de Bartlett fut utilisé pour tester l'homogénéité de la variance, une des conditions d'application de l'ANOVA (analyse de variance). Le test de Tuckey HSD (analyse de variance) à un critère de classification (présence ou absence de *Daphnia*) a permis de comparer simultanément des moyennes pour un ensemble de variables entre les trois groupes étudiés (HDN, HDB et LD).

L'analyse de covariance (ANCOVA) a servi à la comparaison de la biomasse de Cyanobactéries observée dans les trois catégories (HD, HDB et LD). Le phosphore total a été utilisé comme variable indépendante pour supprimer son effet dans la relation. L'ANCOVA compare deux relations statistiques rectilignes à la fois en posant, à priori, comme hypothèse l'égalité des pentes des droites d'estimation. Si l'hypothèse est rejetée, on pose l'hypothèse secondaire comme quoi les ordonnées à l'origine sont différentes.

L'analyse canonique des correspondances a été utilisée pour connaître les variables environnementales associées à la distribution en genre des Cyanobactéries. Ce genre d'analyse multivariée permet de connaître la variance associée à une matrice de données espèces attribuables aux données environnementales. (Borcard et Buttler 1994). L'analyse canonique des correspondances est une bonne approximation d'une analyse multivariée. D'abord, on fait une analyse de correspondance d'un tableau d'abondance d'espèce. Dans un deuxième temps, on corrèle les coordonnées des objets sur les axes avec les descripteurs environnementaux. L'ordination des espèces sur l'axe orthogonal n'est donc pas influencée par les variables explicatives. Pour trouver les variables les plus explicatives de la distribution en genre des Cyanobactéries, une méthode de sélection des variables par étape (*forward selection of variables*) est de mise. Cette méthode permet de trouver d'abord le paramètre le plus corrélé avec la variabilité de la distribution en espèce. Le paramètre le plus corrélé a été défini comme la première variable indépendante. Les résiduels ont alors été corrélés avec les autres variables. Le paramètre le plus significativement corrélé avec les résidus de la première variable indépendante, est désigné comme la deuxième variable indépendante. La procédure est répétée jusqu'à ce que la variable choisie ne soit plus significativement corrélée avec les résidus. Le test de Monte Carlo est un test par permutation (999 permutations) vérifiant si les axes canoniques sont significatifs. Les logiciels Systat (Wilkinson 1991) et Canoco (ter Braak 1990) ont été utilisés pour effectuer l'analyse statistique des données.

## **Chapitre 2:**

Phosphorus-cyanobacteria relationships in temperate lake ecosystems  
under contrasting depth and *Daphnia*.

Phosphorus-cyanobacteria relationships in temperate lake ecosystems  
under contrasting depth and *Daphnia*.

Jean-Martin Fréchette, A. Mazumder and V. Smith<sup>1</sup>

Sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succursale "Centre Ville",  
Montréal, Québec H3C 3J7, Canada

<sup>1</sup>Department of Systematics and Ecology, 6007 Haworth Hall, University of Kansas,  
Lawrence, KS 66045, USA

## Abstract

The impact of contrasting depth and grazer communities on the patterns of empirical relationships between total phosphorus and Cyanobacteria biomass was tested using data from a large number of natural and experimental lake ecosystems in the north temperate zone. For our objectives, all the ecosystems were classified into four categories: 1) Natural lakes with high *Daphnia* biomass, 2) Biomanipulated systems with high *Daphnia* biomass; 3) Natural systems with low *Daphnia* biomass and 4) Biomanipulated ecosystems with low *Daphnia* biomass. To test the impact of water-column depth under contrasting conditions of large grazers, we further classified the lake ecosystems into four categories of shallow versus deep under low versus high density of large *Daphnia*. Among natural ecosystems, a large *Daphnia* biomass supported a significantly higher Cyanobacteria biomass in deep lakes ( $p < 0.0001$ ) but not in shallow lakes ( $p = 0.463$ ). We speculated that *Daphnia*, because of vertical migration or other exclusion factors, may be able to avoid the inedible Cyanobacteria and may maintain high density by exploiting the small algae in deep lakes, a process not possible in shallow lakes. Also, a high phosphorus load seemed to favor the presence of Cyanobacteria in the presence of *Daphnia*. A high phosphorus quantity may also favor the growth of small species edible by *Daphnia*, thus reducing direct grazing impact on Cyanobacteria.

To understand the direct effect of *Daphnia* on Cyanobacteria, we did the same analysis for biomanipulated systems, because those systems seemed to produce extreme contrasts in *Daphnia* grazing pressure. If we favor the development of *Daphnia*, we significantly diminish the Cyanobacteria biomass in shallow systems ( $p < 0.05$ ). Biomanipulation seemed to be an effective method in diminishing Cyanobacteria biomass on a short-term basis in shallow lakes. The diminution seemed to be caused by direct grazing of

Cyanobacteria by *Daphnia*. Nevertheless, biomanipulation and associated high density of *Daphnia* did not seem very effective in Cyanobacteria dominated deep ecosystems.

## Résumé

Nous avons voulu tester l'impact de la profondeur et du broutage sur la relation empirique entre le phosphore total et la biomasse de Cyanobactéries en utilisant des données provenant d'un grand nombre de lacs naturels et de systèmes biomanipulés de la zone tempérée nordique. Afin de répondre à nos objectifs, les écosystèmes ont été séparés en quatre catégories distinctes: 1- les lacs naturels avec une forte biomasse de *Daphnia*, 2- les systèmes (lacs ou enclos) biomanipulés avec une forte biomasse de *Daphnia* 3- les systèmes naturels avec une faible biomasse de *Daphnia* et 4- les systèmes biomanipulés avec une faible biomasse de *Daphnia*. Afin de tester l'impact de la profondeur de la colonne d'eau et de l'intensité de broutage, les lacs ont été également classés en quatre catégories: systèmes plats (peu profonds) ou profonds, pour des conditions de faibles ou de fortes biomasses de *Daphnia*. Les systèmes naturels ayant développés une grande biomasse de *Daphnia* ont supporté une biomasse de Cyanobactéries significativement plus élevée dans les lacs profonds ( $p < 0.0001$ ). Cependant, *Daphnia* n'a pas affecté significativement la biomasse des Cyanobactéries dans les lacs naturels plats ( $p = 0.463$ ). Nous émettons l'hypothèse que *Daphnia*, par sa capacité à effectuer des migrations verticales ou par d'autres mécanismes d'exclusions, éviterait plus facilement les Cyanobactéries (moins comestibles) au profit des petites algues (plus comestibles) dans les lacs profonds que dans les lacs plats.

Aussi, les systèmes recevant des apports élevés en phosphore permettraient aux Cyanobactéries de cohabiter plus facilement avec *Daphnia*. En effet, des apports élevés en phosphore favoriseraient la croissance des petites espèces consommables par *Daphnia* et diminueraient le broutage direct sur les Cyanobactéries.



Afin de mieux comprendre l'impact de *Daphnia* sur les Cyanobactéries, le même genre d'analyse a été effectué sur les systèmes biomanipulés où existent des conditions très contrastantes d'intensité de broutage par *Daphnia*. Il semble qu'en favorisant artificiellement le développement de *Daphnia*, on diminue significativement la biomasse des Cyanobactéries dans les systèmes peu profonds ( $p < 0.05$ ). Donc, la biomanipulation serait une méthode efficace à court terme pour diminuer la biomasse des Cyanobactéries dans les lacs peu profonds. Cette diminution serait causée par un broutage direct par *Daphnia* sur les Cyanobactéries. Cependant, la biomanipulation associée à une forte biomasse de *Daphnia* ne semble pas être efficace dans les systèmes profonds.

## Introduction

Colonial and filamentous blue-green algae (Cyanobacteria) may become very dominant in some lakes during the summer. In such cases, they can cause significant damages (nuisance algal blooms, taste, toxicity and odor), as well as the death of several aquatic organisms (Reynolds and Walsby 1975).

In general, a high total phosphorus (Smith 1986), high water-column stability (Secchi depth/thermocline) (Reynolds 1984; Jensen 1994), low available light level (Smith 1986), high pH:CO<sub>2</sub> ratio (Shapiro 1984) and high temperature (McQueen and Lean 1987) have been associated with the high biomass of Cyanobacteria. A low nitrogen/phosphorus ratio (N/P) is often associated with the dominance of Cyanobacteria capable of fixing nitrogen (Schindler 1977; Smith 1983). According to Trimbee and Prepas (1987) and Jensen et al. (1994), phosphorus, not the N/P ratio, is the most important variable in limiting Cyanobacteria growth.

Lowering the phosphorus load is an effective way to limit blue-green algae growth (Dillon et al. 1978; Bjork 1979; Sze 1980). As a complementary or alternative strategy to control undesirable algae, the elimination of zooplanktivorous fish has also been considered (Reinertsen and Olsen 1984; Schoenberg and Carlson 1984; Faafeng and Braband 1990; Van Donk et al. 1990a; De Bernardi and Giussani 1990). This type of biomanipulation favors the growth of large herbivorous zooplankton, such as *Daphnia*. Although *Daphnia* largely feeds upon small algae, it can also consume large phytoplankton which are inaccessible to the small zooplankton species (Burns 1968; Reinertsen and Olsen 1984; Schoenberg and Carlson 1984; Van Donk et al. 1990a). The success of biomanipulation has often been associated with this ability of direct grazing by *Daphnia* on large algae (Carpenter et al.

1987; Faafeng and Braband 1990; Vanni and Findlay 1990). On the other hand, the failure of biomanipulation has often been linked to selective nanoplanktonic algae grazing by *Daphnia*, allowing Cyanobacteria to escape grazing and compete more effectively for the available nutrients (Hrbacek 1964; Porter 1977; Lynch 1980). Not only the size, but also the toxicity and the indigestibility of Cyanobacteria would also deter the *Daphnia* from feeding on them (DeBernardi and Giussani 1990).

The mechanisms leading to the successful control of harmful blue-green algae are not very well understood. According to Gliwicz (1990), the control of Cyanobacteria by *Daphnia* should be ideally undertaken when the concentration of the former is low. Benndorf (1990) observed that *Daphnia* needs a specific threshold concentration of phosphorous load (0.7 gP/m<sup>2</sup>/year) in order to effectively reduce the Cyanobacteria biomass. This is important because in systems with high phosphorous load, *Daphnia* would lack the advantage of being able to migrate, which would increase the concentration of phosphorous in the epilimnion. Furthermore, *Daphnia*'s direct grazing on non-cyanobacteria species may promote the growth of undesirable blue-green algae.

*Daphnia* can modify the physical and chemical environment of lakes (Kerfoot and Sih 1987). Among others, they often increase Secchi and the thermocline depths (Mazumder et al. 1990), and reduces the speed at which nutrients are recycled (Vanni and Findlay 1990). Moreover, *Daphnia* would increase the total nitrogen/total phosphorus ratio (TN/TP) (Sterner and Hessen 1994). However, there is no conclusive evidence that these indirect physico-chemical modifications can have any significant impact on controlling the biomass of blue-green algae.

Both direct and indirect effect of *Daphnia* on Cyanobacteria can be expected to be stronger in shallow lakes as opposed to deep lakes. In shallow lakes, the inability of

*Daphnia* to undergo migration would amplify grazing on the algae. In shallow lakes, the biomanipulation results in significant environmental repercussions, causing a decrease in bioturbation, turbulence, nutrient recycling and macrophyte development (Jeppesen et al. 1990; Hootsmans and Vermaat 1991).

The objective of our study is to gain a better understanding of the relationship between *Daphnia* and Cyanobacteria as a function of grazing intensity, phosphorus level and depth (> or < 3 meters). Our hypothesis is that the grazing intensity, phosphorus and depth are three important variables influencing Cyanobacteria biomass, and that nutrient and grazing impact on Cyanobacteria may not be similar in shallow versus deep lakes. This study will improve our understanding of the potential impact of fish biomanipulation on reducing cyanobacteria abundance and to develop proper strategies for managing nuisance algal blooms in temperate lakes. We used a comparative analysis of data from natural and biomanipulated systems for our objectives.

## Methods

Seasonal average data (May - September) taken from 248 lake years of studies were collected from the literature. This data set represents 66 different systems (lakes and enclosures) in the north temperate zone. Among these systems, 45 are natural lakes, 13 are biomanipulated lakes and 8 are enclosures. Lakes are presented in table 1.

Lakes meeting the following four criteria were chosen for this study: (1) located in the Northern temperate zone; (2) biomass of Cyanobacteria is more than 1% of the total phytoplankton biomass; (3) at least three samplings between May - September; and (4) covering the entire summer period. For some lakes, information on all variables used was not available. Cyanobacteria biomass ( $\text{g}_{\text{ww}}/\text{m}^3$ ;  $n = 237$ ), *Daphnia* biomass ( $\text{g}_{\text{ww}}/\text{m}^3$ ;  $n = 167$ ), average depth (Zm; meter;  $n = 245$ ), Secchi depth (SD; meter;  $n=152$ ), thermocline depth (Zth; meter;  $n = 205$ ), water-column stability (SD/Zth;  $n = 132$ ), total phosphorus (TP;  $\mu\text{g}/\text{L}$ ;  $n = 194$ ), total nitrogen (TN;  $\mu\text{g}/\text{L}$ ;  $n = 149$ ), and nutrient ratio (TN:TP;  $n = 149$ ) for each lake type were used in the analyses to explain the variability of cyanobacteria biomass among temperate lakes. In the instances where thermocline depth was not mentioned, the temperature profiles were used to calculate thermocline or mixing depth. The mixed zone was judged to be equivalent to the mean lake depth in weakly stratified lakes. Chemical and phytoplankton data were derived from the epilimnetic samples. In cases where only data on *Daphnia* density was available, we used an allometric relationship between length and weight to estimate the biomass of *Daphnia* (Dumont et. al. 1975; Downing and Rigler 1984). The *Daphnia* dry weight was converted to wet weight using a 1:12 ratio (Taguchi and Fukuchi 1975). Phytoplankton and zooplankton volumetric data were transformed into biomass using the following equation:  $10^3 \text{ mm}^3/\text{m}^3 = 1 \text{ g}_{\text{ww}}/\text{m}^3$ .

To facilitate the analysis, ecosystems (lakes or enclosures) were separated according to their depth: **(1)** deep systems (maximum depth > 3 meters) and **(2)** shallow systems (maximum depth < 3 meters). Systems under 3 meters depth did not seem to develop clear thermocline during the summer. Lakes were further separated into three categories: (1) natural lakes with high *Daphnia* biomass (HD); (2) biomanipulated systems with high *Daphnia* biomass (HDB); (3) natural and biomanipulated systems having low *Daphnia* biomass (LD). As the biomass of cyanobacteria between the natural and biomanipulated systems with low *Daphnia* biomass were not statistically different these two types of systems were treated as a single group.

Large *Daphnia* are rarely found in lakes where the planktivorous fish biomass exceeds 20 kg/ha (McQueen and Post 1988; Jeppesen et al. 1990; Mazumder 1994). However, small species of *Daphnia* are found in lakes where the fish biomass exceeds 20 kg/ha (Gulati 1990; Lyche et al. 1990). Therefore, a high *Daphnia* biomass appears to be associated with a low planktivorous fish biomass and a low *Daphnia* biomass appears to be associated with a high planktivorous fish biomass. Ecosystems were classified as having high *Daphnia* biomass if large *Daphnia* (see below) made up more than 20% of total zooplankton biomass or the biomass of planktivorous fish was < 20 kg/ha. We considered ecosystems as the low *Daphnia* ecosystems where large *Daphnia* made up less than 20% of total zooplankton biomass or the biomass of planktivorous fish was > 20 kg/ha. This classification scheme served as a technique to differentiate the effects of planktivorous fish on the relationship between cyanobacteria biomass and total phosphorus. A more detailed description of the lake classification used in this study has been given by Mazumder (1994).

Large *Daphnia* (e.g. *D. pulex*, *D. magna*, *D. longispina*, *D. galeata mendotae*, *D. Hyalina*, *D. pulicaria*) has an average length varying between 0.9 and 3.0 mm. Small *Daphnia* (e.g., *D. cuculatta*, *D. ambigua*, *D. longiremis*, *D. cristata*, *D. retrocurva*) are

less than 0.9 mm (Brooks 1957). In all lakes studied, the smallest species *D. cuculatta* (adult size 0.4-0.7 mm) seemed to be the dominant *Daphnia* species among lakes with low levels of planktivorous biomass (Sondergaard et al. 1990; Lyche et al. 1990; Kasprzak et al. 1993; Christoffersen et al. 1993). *D. cuculatta* seemed to be less sensitive to the presence of filamentous Cyanobacteria than large-sized species (Gliwicz and Lampert 1990). Therefore, lakes with *D. cuculatta* were classified based on the quantity of planktivorous fish biomass (> or < 20 kg/ha).

**Table 1.** Natural lakes, biomanipulated lakes and enclosures collected from the literature and separated into categories. DE= Deep, SH= Shallow, HD = With high *Daphnia* biomass. LD = With low *Daphnia* biomass.

Lakes	DE/SH	Dap	References
Natural lakes:			
Surprise	DE	-D	(Cameron and Larson 1993)
Packers	DE	-D	(Pers. comm.)
Bear	DE	+D	(Pers. comm.)
Frazer	DE	+D -D	(Pers. comm.)
Maggiore	DE	*	(Goldman et al. 1968)
Snasavatn	DE	-D	(Nost and Koksvik 1981: NIVA 2132)
Finnish	DE	-D	(Jumppanen 1976; Varis 1993)
Middle	DE	-D	(Yan and Lafrance 1984; Yan and Miller 1984)
Labelle	DE	-D	(Yan and Lafrance 1984; Yan and Miller 1984)
Lilla Ullevifjorden	DE	-D	(Aasa 1970)
Mergozzo	DE	-D	(Ferrari and Rossi 1976; Zutshi 1976)
Flosek	DE	-D	(Hillbricht- Ilkowska et al. 1970)
Mikola	DE	-D	(Hillbricht- Ilkowska et al. 1970)
Sniardury	DE	-D	(Hillbricht- Ilkowska et al. 1970)
Taltowisko	DE	-D	(Hillbricht- Ilkowska et al. 1970)
Wingra	DE	-D	(Seyb and Randolph 1977)
Vitalampa	DE	-D	(Ramberg 1979)
Botjorn	DE	-D	(Ramberg 1979)
Erken	DE	-D	(Nauwerck 1963)
Osensjoen	DE	-D	(NIVA 1283)
Paajarvi	DE	-D	(Granberg 1970)
Storsjoen Odal	DE	-D	(NIVA 1498)
Popolamento	DE	+D -D	(de Bernardi et al. 1974; Ruggin and Saraceni 1974)
Moon River	DE	+D -D	(Carter et al. 1995)
Loosdrecht	SH	-D	(Van Liere et al. 1990; Lammens et al. 1992)
Saidenbach Reservoir	DE	+D -D	(Horn and Horn 1995)
Mjosa	DE	+D -D	(NIVA 1117; Holtan 1979; Rognerud and Kjellberg 1990)
Steinsfjorden	DE	+D -D	(NIVA 1879; Skogheim and Rognerud 1978)
Inner broad	SH	+D -D	(Leah et al. 1980)
Outer broad	SH	-D	(Leah et al. 1980)
Tjeukemeer	SH	+D	(Lammens et al. 1992)
Crystal	SH	-D	(Schoenberg and Carlson 1984)
Dynamite	SH	-D	(Vanni 1987)
Michigan	DE	-D	(Smith 1983)
Kinneret	DE	+D -D	(Smith 1983)
Washington	DE	+D -D	(Smith 1983)
Leven	DE	+D -D	(Smith 1983)
Heart	DE	+D	(Smith 1986)
Langvatn	DE	+D -D	(Smith 1986)
Tahoe	DE	-D	(Smith 1986)



Huron	DE	-D	(Smith 1986)
Trummen	SH	+D -D	(Smith 1986)
Slapy reservoir	DE	+D	(Smith 1986)
Gjersjoen	DE	+D -D	(Faafeng and Nilssen 1981; Lyche et al. 1990)
Paul	DE	+D	(Carpenter et al. 1987; Carpenter et al. 1995)

Bio-manipulated lakes:

Flooded Quarry	DE	+D -D	(Benndorf et al. 1984)
Peter	DE	+D	(Carpenter et al. 1987; Carpenter et al. 1995)
West long	DE	+D	(Carpenter et al. 1987; Carpenter et al. 1995)
Round	DE	+D -D	(Shapiro and Wright 1984)
Helgetjern	DE	+D -D	(Faafeng and Braband 1990)
Christina	SH	+D -D	(Hanson and Butler 1990)
Mosvatn	SH	+D	(Sanni and Waervagen 1990)
Haussee	DE	+D -D	(Kasprzak et al. 1993)
Haugatjern	DE	+D	(Reinertsen and Olsen 1984; Reinertsen et al. 1990)
Vaeng	SH	+D -D	(Jeppesen et al. 1990; Sondergaard et al. 1990)
Wolderwijd	SH	+D	(Boers et al. 1991; Meijer et al. 1994)
Zwembust	SH	+D -D	(van Donk et al. 1990a, b)
Bautzen reservoir	DE	+D -D	(Benndorf et al. 1984; Benndorf et al. 1991)

Enclosures:

Gjersjoen	DE	+D -D	(Faafeng et al. 1990)
Crystal	SH	+D -D	(Schoenberg and Carlson 1984)
Frederiksborg	SH	+D -D	(Christoffersen et al. 1993)
Croche	SH	+D -D	(Proulx et al. 1996)
Bysjon	SH	+D -D	(Andersson et al. 1978)
Trummen	SH	+D -D	(Andersson et al. 1978)
Haugatjern	DE	+D -D	(Langeland et al. 1987)
Laacher	DE	+D -D	(Eckart-Nolden and Nolden 1992)

\*=unknown

## Data and Statistical Analyses

When several years of data were available for the same lake, each year was processed independently and was designated as one lake year. Homogeneity of the data was verified with Bartlett's test and whenever necessary appropriate data transformations were done. The LOWESS (locally weighted sequential smoothing) curve was used to establish patterns between total phosphorus and biomass of blue-green algae. One way analysis of variance (ANOVA) followed by Tukey's HSD (honestly significant difference) multiple pairwise comparisons were done to compare biological (Biom.Dap, BBG, % BG), physical (Zm, Zth, SD, SD/Zth) and chemical (TP, TN, TN/TP) variables for the three lake categories (HDN, HDB and LD). Analysis of covariance (ANCOVA) permitted the comparison of Cyanobacteria biomass among the three categories. Total phosphorus was used as principal independent variable. Statistical tests were carried out using Systat software (Wilkinson 1991).

## Results

### Physical, chemical and biological characteristics of the lake ecosystems:

To illustrate the differences in environmental characteristics under contrasting conditions of depth and grazer communities, we presented means for the physical, chemical and biological variables in the following three categories of lake ecosystems: (1) natural lakes with high *Daphnia* biomass (HDN), (2) biomanipulated systems (lakes and enclosures) with high *Daphnia* biomass (HDB) and (3) systems with low *Daphnia* biomass (LD = LDB+LDN). The natural lakes with low *Daphnia* biomass (LDN) and biomanipulated systems with low *Daphnia* biomass (LDB) were put in the same category (LDN) for two reasons. First, 50 % of the data from biomanipulated systems with low *Daphnia* biomass were pre-biomanipulation periods. We considered these data to represent natural conditions and, therefore, analyzed both the LDB and LDN ecosystems as a single group. Second, we did not observe significant differences (1-way ANOVA:  $p < 0.05$ ) for Cyanobacteria or other environmental variables between natural lakes with low *Daphnia* biomass (LDN) versus the biomanipulated systems with low *Daphnia* biomass (LDB) (Table 2). To test the impact of *Daphnia* on TP-BBG relationships under contrasting water-column depths, we also analyzed these relationships in the two categories of deep versus shallow water-column depths.

### HDN versus LD ecosystems:

**Among the deep ecosystems**, the HDN ecosystems were associated with a greater percent contribution of cyanobacteria to the total algal biomass (Fig 1a; Table 2: ANOVA:  $p = 0.060$ ) compared to the LD systems. Cyanobacteria biomass was also higher in HDN systems, but the difference was not significant ( $p = 0.237$ ). *Daphnia* biomass was an order

of magnitude greater in the HDN ecosystems than in the LD ecosystems ( $p = 0.008$ ). In terms of the concentration and composition of nutrients (Fig. 1c), the average TP concentrations were higher in LD ecosystems than in the HDN ecosystems by about  $14 \mu\text{g TP/L}$ , and the average TN concentrations were lower in the LD ecosystems by about  $100 \mu\text{g/L}$ . But these nutrients and the TN:TP ratios were not significantly different for these two groups of ecosystems. In terms of the physical characteristics, these two groups of ecosystems did not differ for the mean depth, thermocline depth, Secchi depth and the Secchi depth to mixed depth ratio (Fig. 1e).

**Among the shallow ecosystems**, HDN systems had significantly higher cyanobacteria biomass than the LD ecosystems (Fig 1b;  $p = 0.002$ ), but the percent contribution of cyanobacteria to the total algal biomass was not significantly different ( $p = 0.247$ ). The biomass of *Daphnia* was 5 to 6 times greater in the HDN ecosystems than in the LD systems ( $p = 0.019$ ). The average concentration of TP was around  $320 \mu\text{g TP/L}$  for both the HDN and LD ecosystems (Fig. 1d), while the concentrations of total nitrogen (TN) was significantly greater in the HDN ecosystems ( $4000 \mu\text{gTN/L}$ ) than the LD ecosystems ( $2000 \mu\text{gTN/L}$ ) (Fig 2e;  $p = 0.050$ ). The TN:TP ratio was lower in the HDN ecosystems (TN:TP of 10) than the LD ecosystems (TN:TP of 18) but not significant ( $p = 0.505$ ). Mean water column depth and thermocline depth were significantly higher in LD ecosystems (Fig 1f;  $p = 0.035$ ) than in the HDN ecosystems, while the Secchi depth and Secchi depth to thermocline depth ratio were similar for the two groups of ecosystems.

#### **HDB versus LD Ecosystems:**

**Among deep ecosystems**, a high density of large *Daphnia* in the HDB ecosystems were associated with the greater biomass (Fig 1a; Table 2;  $p = 0.003$ ) and percentage (Fig 2a;  $p = 0.015$ ) of cyanobacteria compared to ecosystems with a low density of *Daphnia*

(LD). The concentrations of total phosphorus were greater in the HDB ecosystems than in the LD ecosystems (Fig 1c;  $p < 0.001$ ). The TN:TP ratio was significantly larger in the LD ecosystems than in the HDB ecosystems (Fig 1c;  $p < 0.001$ ). The mean water-column depth (Fig 1e;  $p = 0.002$ ) and the thermocline depth (Fig 1e;  $p = 0.010$ ) were significantly lower in the HDB ecosystems than in the LD ecosystems. The stability of the water column is greater in HDB ecosystem ( $p = 0.013$ ).

**Among shallow ecosystems**, the cyanobacteria biomass and the percent contribution of cyanobacteria to total algal biomass were not significantly greater in the LD ecosystems than in the HDB ecosystems (Fig. 1b). The *Daphnia* biomass was more than order of magnitude greater in the HDB ecosystems than in the LD ecosystems ( $p = 0.009$ ). While TP was similar for the HDB and LD ecosystems, the ratio of TN:TP was significantly greater in the LD ecosystems than the HDB ecosystems (Fig 1d; Table 2;  $p = 0.040$ ). The maximum water-column depth, the thermocline depth, the Secchi depth and the Secchi depth to thermocline depth were not significantly different between the HDB and LD ecosystems (Fig. 1f)

#### **Natural versus biomanipulated ecosystems with large *Daphnia*:**

Although both the HDN and HDB ecosystems were categorized as the large *Daphnia* ecosystems, it was important to differentiate these two groups because the biomanipulation have often been done in lakes with serious water quality problems and also because biomanipulation sometimes produces extreme responses at the levels of algae and zooplankton.

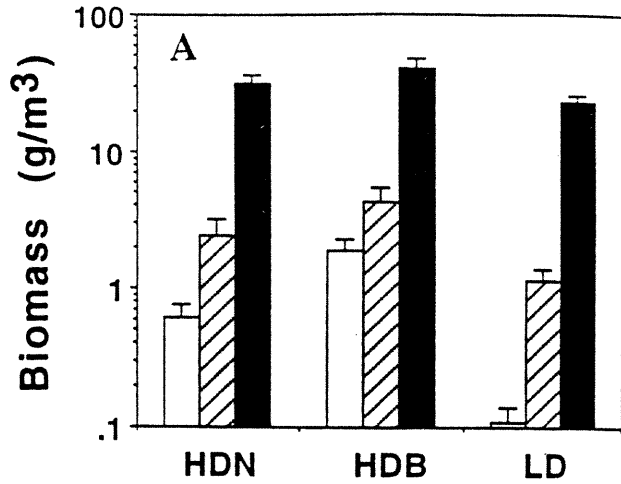
**Among deep ecosystems**, the HDB ecosystems had significantly greater biomass of *Daphnia* (Fig. 1a; Table 2;  $p < 0.001$ ) but not a greater biomass of cyanobacteria as well as

a higher percent contribution of cyanobacteria to total algal biomass. The concentration TP was more than an order of magnitude greater (Fig. 1c;  $p < 0.001$ ) and TN was  $100 \mu\text{gTN/L}$  greater in the HDB ecosystems than that in the HDN ecosystems. Consequently, the TN:TP ratio was significantly smaller in the HDB ecosystems than that in the HDN ecosystems ( $p < 0.001$ ). The mean water-column depth ( $p < 0.001$ ) and thermocline depth ( $p = 0.007$ ) were shallower in the HDB ecosystems than those in the HDN ecosystems (Fig. 1e), while the Secchi depth to thermocline depth and the Secchi depth did not differ between these two groups of ecosystems.

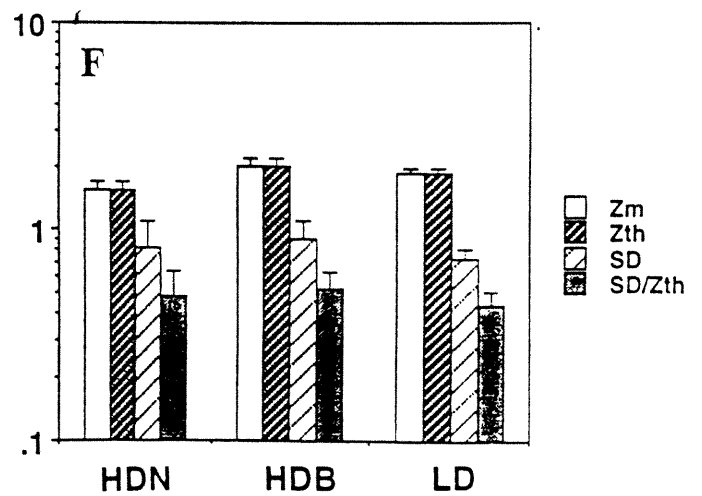
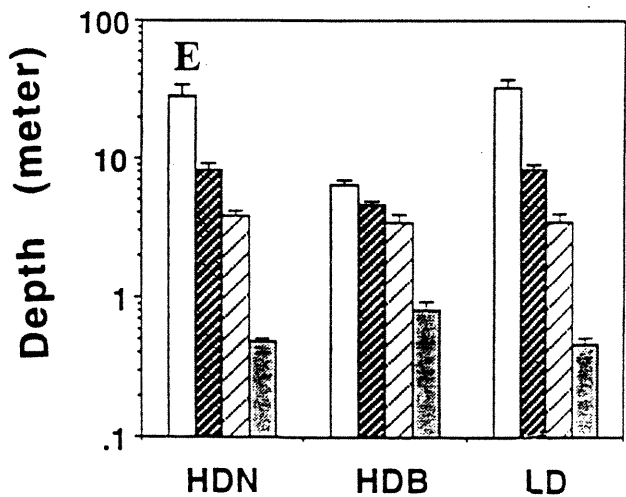
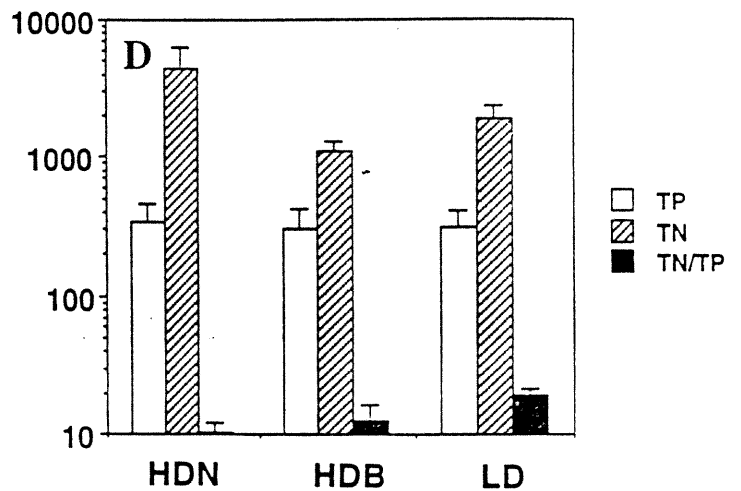
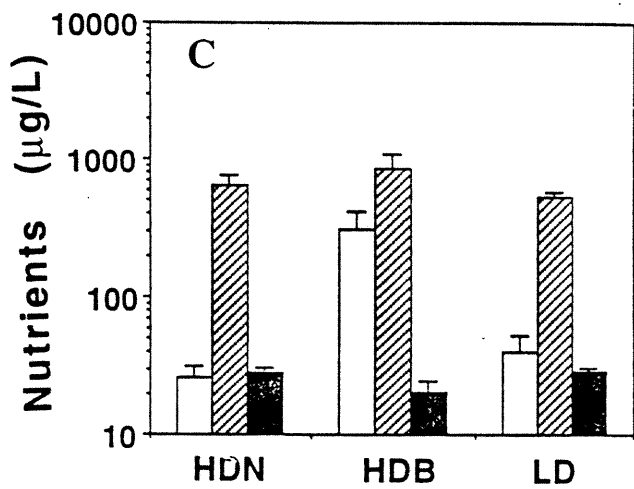
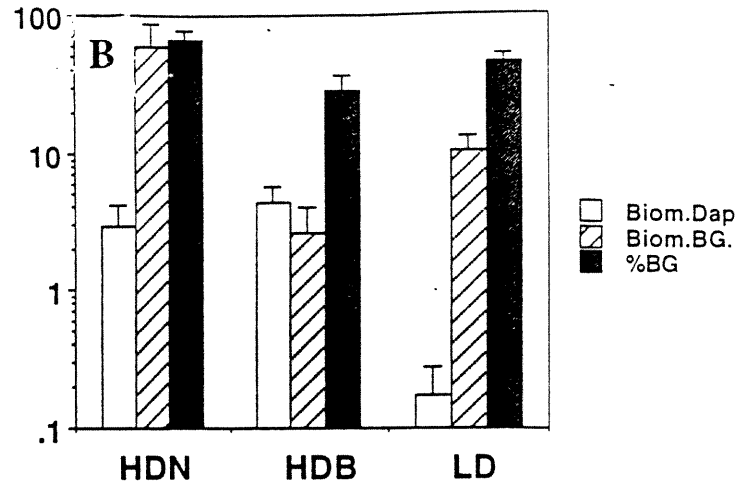
In contrast to the deep ecosystems, the biomanipulated shallow ecosystems with a high density of *Daphnia* seemed to produce significantly lower biomass ( $p = 0.001$ ) and percent contribution of cyanobacteria ( $p = 0.045$ ) than the natural lake ecosystems with a high density of *Daphnia* (Fig. 1b; Table 2;  $p < 0.1$ ). However, it should be noted that the average biomass of *Daphnia* is slightly greater, but not significant, in the HDB ecosystems than that in the HDN systems. Other important differences between the HDB and HDN ecosystems were the significantly lower concentration of TN in the HDB ecosystems (Fig. 1d; Table 2;  $p = 0.011$ ). In terms of the physical characteristics, the HDB ecosystems did not differ significantly from the HDN ecosystems (Fig. 1f; Table 2;  $p > 0.10$ ).

**Figure 1. Physical, chemical and biological characteristics** (mean  $\pm$  SE) for the three biological categories (HD, HDB and LD) under deep (A-C-E) versus shallow (B-D-F) water-column depths. **A-B.** Biological variables: *Daphnia* biomass (Biom.Dap), cyanobacteria biomass (BBG) and cyanobacteria percentage (%BG). **C-D.** Chemical variables: total phosphorus (TP), total nitrogen (TN), TN:TP ratio. **E-F.** Physical variables: mean depth (Zm), thermocline depth (Zth), Secchi depth (SD), water-column stability (SD/Zth). Description of lake categories: HDN = Natural ecosystems with high *Daphnia* biomass, HDB = Biomanipulated ecosystems with high *Daphnia* biomass, LD = Natural plus biomanipulated ecosystems with low *Daphnia* biomass. Justifications for combining the two LD groups are presented in the text. Number of cases used for each analysis are indicated in Table 2.

### Deep



### Shallow





**Table 3.** Anova indicating significant environmental differences between the three lakes categories. Description of lake categories: HDN= natural lakes with high *Daphnia* biomass, HDB= biomanipulate lakes with high *Daphnia* biomass, LD= LDN (natural lakes with low *Daphnia* biomass) + LDB (biomanipulated lakes with low *Daphnia* biomass). DE= Deep, SH= Shallow. See Figure 2 for others abbreviations.

	HDN vs LD*			HDB vs LD*			HDN vs HDB			LD* = LDN+ LDB vs LDB		
	DE	SH	n	DE	SH	n	DE	SH	n	DE	SH	n
<b>B.Dap.</b>	0.008 **	0.019 *	n=109	0.000 **	0.009 **	n=96	0.000 **	0.009 **	n=57	1.000	1.000	n=74
<b>B.BG.</b>	0.237	0.002 *	n=162	0.003 **	0.784	n=135	0.167	0.001 **	n=89	1.000	1.000	n=104
<b>%BG</b>	0.060 *	0.247	n=169	0.015 *	0.298	n=142	0.303	0.045 *	n=89	0.767	1.000	n=111
<b>TP</b>	0.978	0.298	n=134	0.000 **	0.902	n=109	0.000 **	0.256	n=51	1.000	0.694	n=96
<b>TN</b>	0.932	0.050 *	n=116	0.229	0.487	n=88	0.193	0.011 *	n=42	1.000	0.093 *	n=81
<b>TN/TP</b>	0.240	0.505	n=116	0.000 **	0.040 *	n=88	0.000 **	0.829	n=42	1.000	0.951	n=81
<b>Zm</b>	0.464	0.035 *	n=166	0.002 **	0.367	n=142	0.000 **	0.124	n=86	0.060 *	1.000	n=111
<b>Zth</b>	0.751	0.035 *	n=129	0.010 **	0.367	n=123	0.007 *	0.124	n=62	0.759	1.000	n=95
<b>SD</b>	0.781	0.703	n=100	0.999	0.935	n=72	0.916	0.573	n=56	0.945	1.000	n=58
<b>SD/Zth</b>	0.423	0.146	n=80	0.013 *	0.351	n=64	0.168	0.420	n=44	0.575	0.925	n=50

\*\*\* = p < 0.001

\*\* = p < 0.01

\* = p < 0.1

### Relationship between total phosphorus and cyanobacteria:

There was a significant correlation between blue-green algae biomass (BBG) and total phosphorus (TP). The least square regression equation (Fig 2a) was:

$$\text{Log}_{10}\text{BBG} = -2.85 + 1.35\text{log}_{10}\text{TP}; r^2 = 0.57; n = 155 \text{ (Eq1)}$$

The slope of the least square regression equation was greater than one ( $p < 0.0001$ ) and the intercept was less than zero ( $p < 0.001$ ). However, the relationship TP-BBG seemed to be more quadratic (Fig 2a) than linear, as indicated by a significant improvement in  $r^2$ . The equation for the quadratic regression model was:

$$\text{Log}_{10}\text{BBG} = -5.49 + 4.89 \text{log}_{10}\text{TP} - 0.94\text{log}_{10}\text{TP}^2; r^2 = 0.64; n = 155 \text{ (Eq2)}$$

The TP-BBG relationship seemed to indicate the tendency of a sigmoidal pattern as shown by the LOWESS curve (Fig 2b). Under this sigmoid pattern, the BBG seemed to be particularly sensitive between 3 and 9  $\mu\text{gTP/L}$ , as indicated by a steep increase in BBG as a function of TP. For TP ranging between 9 and 20  $\mu\text{gTP/L}$ , the BBG did not vary systematically with total phosphorus. Again, the blue-green biomass seemed to increase rapidly as a function of TP above 20  $\mu\text{gTP/L}$ . The BBG reached average value of 9  $\text{g/m}^3$  at the curve's paroxysm, when TP was about 175  $\mu\text{gTP/L}$ . For TP values above 175  $\mu\text{gTP/L}$ , the BBG seemed to decline. We compared the patterns of our curve with the LOWESS curve of Watson et al. (1992, 1997). Watson observed a significant increase of BBG with TP in oligotrophic systems ( $< 10 \mu\text{gTP/L}$ ). Also, at intermediate level (between 10 and 30  $\mu\text{gTP/L}$ ), there is a small or no change in biomass as a function TP. Above 30  $\mu\text{gTP/L}$ , BBG increased rapidly with increasing TP but at a much slower rate after 100  $\mu\text{gTP/L}$ . The LOWESS pattern for TP-BBG observed in this study thus seemed to correspond to the

pattern observed by Watson for a different set lakes.

### **Impact of *Daphnia* on TP-cyanobacteria relationships:**

Given that *Daphnia* could represent an important variable in determining Cyanobacteria dominance, the TP-BBG relationships were developed for each of the three (HDN, HDB, LD) different ecosystem categories (Fig 3). We tested if the least square regression models for TP-BBG relationships differed for HDN versus LD, HDB versus LD and HDN versus HDB ecosystems. The purpose of these tests was to evaluate the impact of *Daphnia* on the TP-BBG relationships in natural and biomanipulated ecosystems.

With the both deep and shallow lakes together, the HDN ecosystems seem to produce a greater biomass of cyanobacteria as a function of TP than the LD ecosystems. The least square regression equation for the natural ecosystems with high density of *Daphnia* (HDN) is

$$\log_{10}\text{BBG} = -1.52 + 1.27 \log_{10}\text{TP}; r^2 = 0.30; n = 40 \text{ (Eq3)}$$

The equation for the natural and biomanipulated ecosystems with low density of *Daphnia* (LD) is

$$\log_{10}\text{BBG} = -2.82 + 1.76 \log_{10}\text{TP}; r^2 = 0.46; n = 95 \text{ (Eq4)}$$

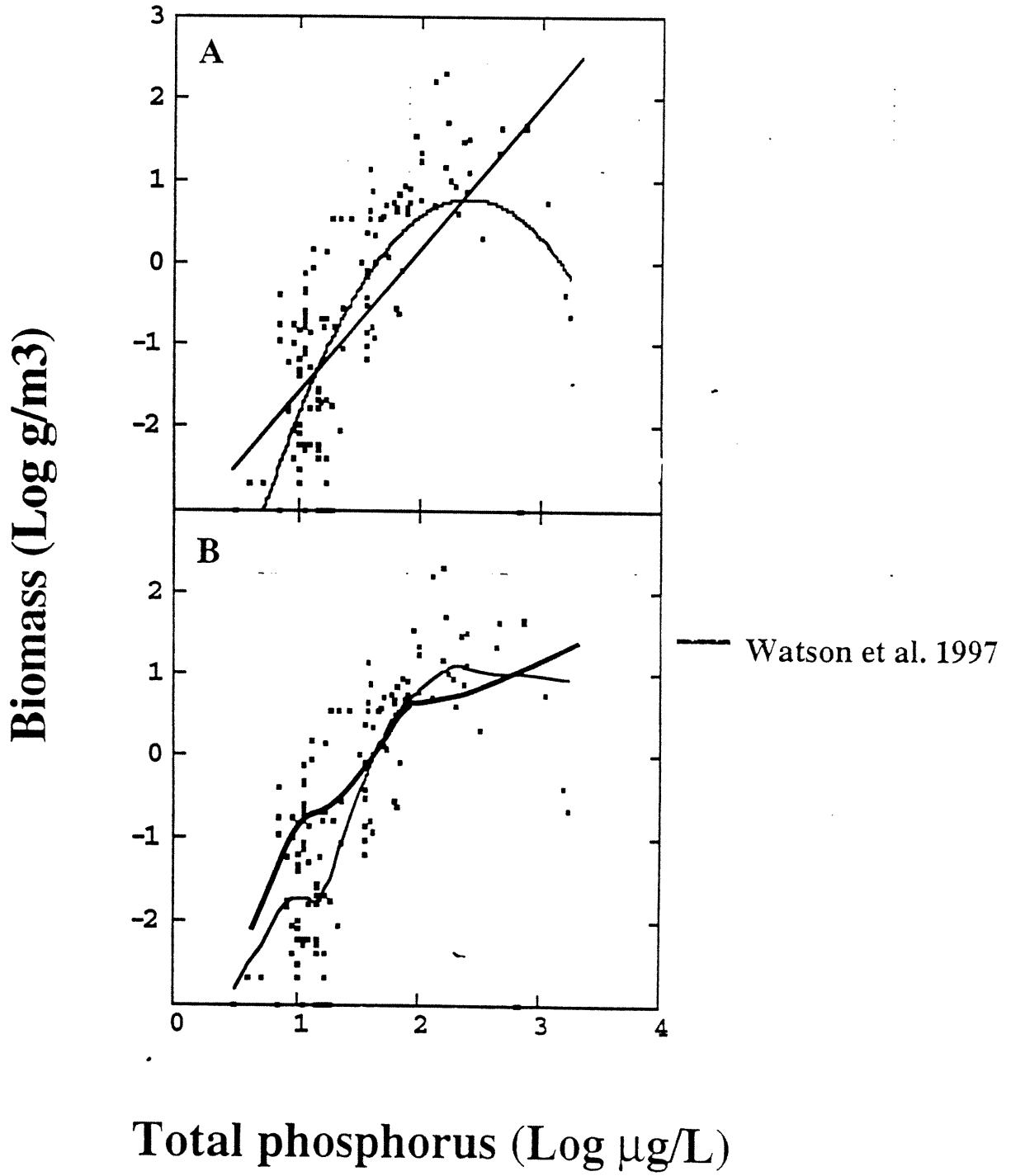
The equation for the biomanipulated ecosystems with high density of *Daphnia* (HDB) is

$$\log_{10}\text{BBG} = -2.08 + 1.18 \log_{10}\text{TP}; r^2 = 0.52; n = 23 \text{ (Eq5)}$$

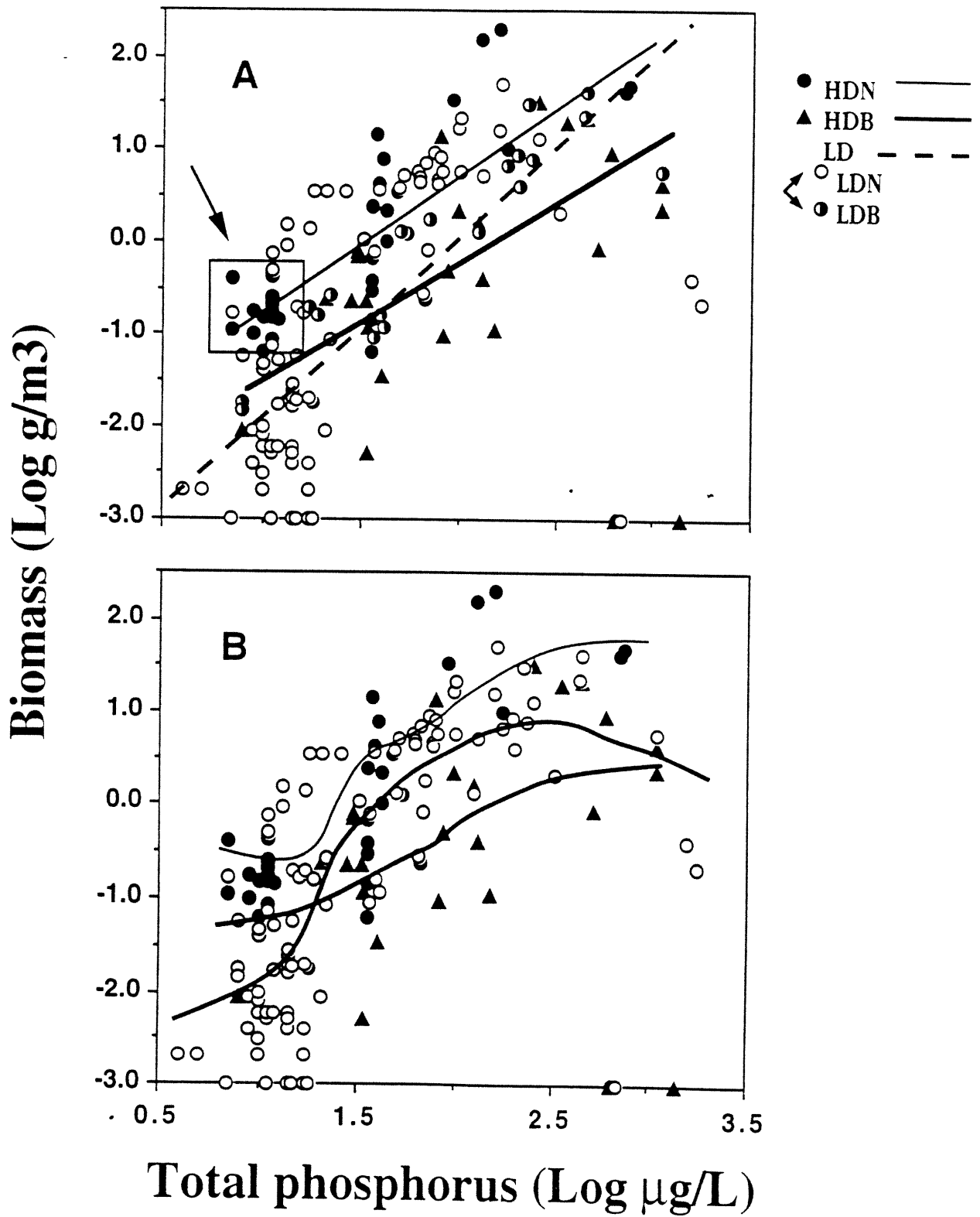
Based on these three least square regression models, the HDN ecosystems (Eq3)

produced an intercept 1.30 and 0.56 log units greater than the LD (Eq4) and HDB (Eq5) ecosystems, respectively. The slope for the HDN ecosystems was similar to that for the HDB ecosystems, but the slope for the LD ecosystems was 0.49 and 0.58 log units steeper than the HDN and HDB ecosystems, respectively. The steeper slope for the LD ecosystems suggests that the high TP or eutrophic ecosystems produce greater biomass of cyanobacteria as a function of TP than the low TP or oligo-mesotrophic ecosystems. The similar slopes for HDN and HDB, but with a greater intercept for HDN than HDB ecosystems suggest that the natural ecosystems with high *Daphnia* consistently produce a greater biomass of cyanobacteria as a function of TP than the biomanipulated ecosystems with high density of *Daphnia*.

**Figure 2.** Relationship between total phosphorus and Cyanobacteria biomass in temperate and natural lakes. **A.** Linear and quadratic regressions. **B.** LOWESS fits based on data set used in this study and for the data used by Watson et al. (1997).



**Figure 3.** Total phosphorus-Cyanobacteria biomass relationship in three different lakes categories. **A.** Linear regression analysis and **B.** a Sigmoid (Lowess) curve technique. We put in evidence some deep HDN lakes (Mjosa, Steinsfjorden, Washington, Bear and Kinneret) which receive high total phosphorus load and have a high renewal time. Description of lake categories: HDN = Natural ecosystems with high *Daphnia* biomass, HDB= Biomanipulated ecosystems with high *Daphnia* biomass, LD= Natural plus biomanipulated ecosystems with low *Daphnia* biomass. Data are log10 transformed.





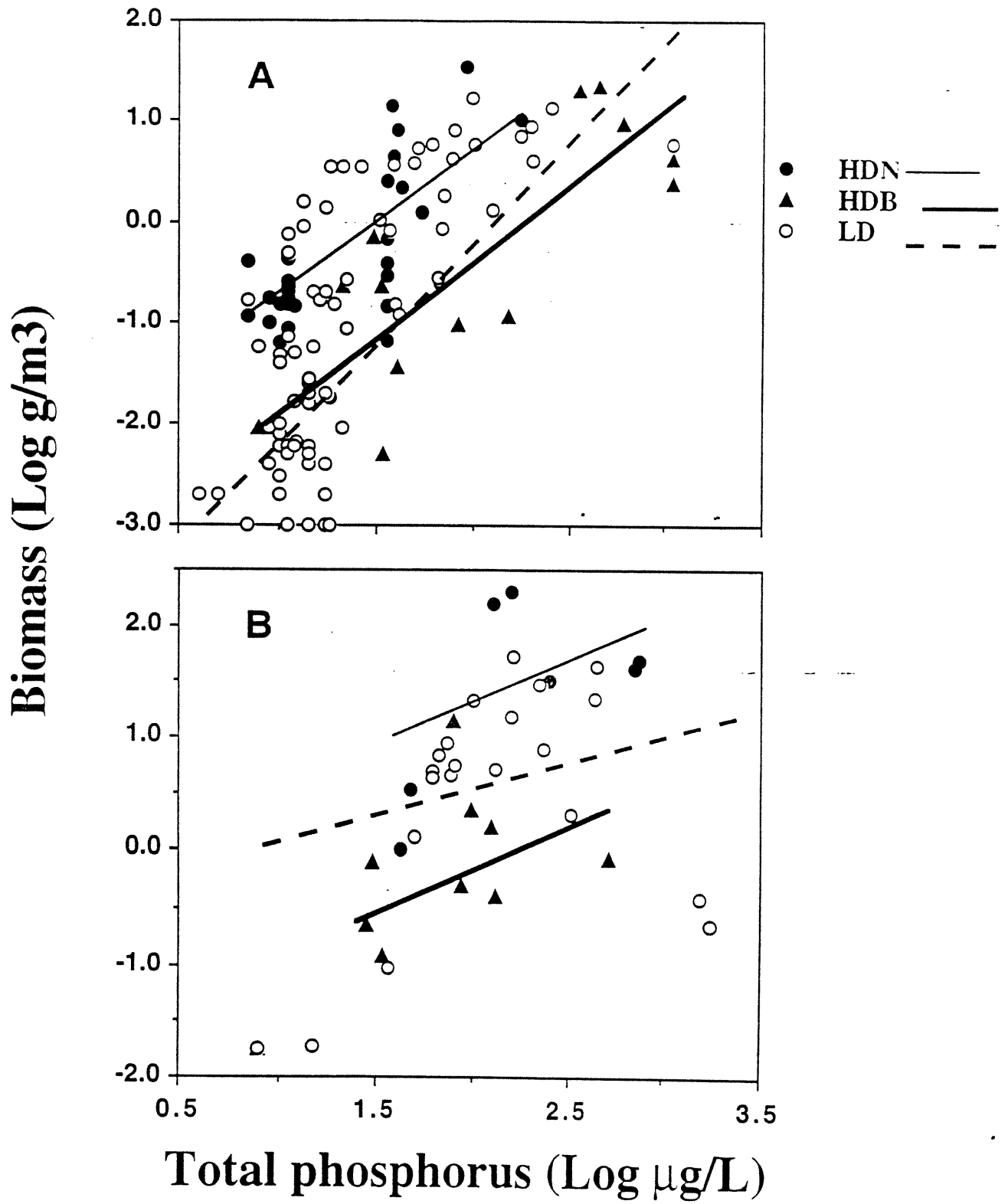
### **Impact of *Daphnia* on TP-cyanobacteria relationships under contrasting depth:**

The TP-Cyanobacteria biomass relationships for the three categories deep lake ecosystem under contrasting densities of large *Daphnia* are presented in Fig 4. The deep systems produced relationships very much like the patterns produced by the entire data set (Fig. 3a) probably because a large percentage of the ecosystems analyzed in this study were represented by the deep water-columns. Mjosa, Steinsfjorden, Washington, Bear and Kinneret have managed to develop a large Cyanobacteria biomass with a high *Daphnia* biomass; these lakes seem to receive exceptionally high phosphorus load in the epilimnion, even though they have a relatively low level of total phosphorus ( $\pm 10 \mu\text{g/L}$ ). Bear lake is a fertilized lake. Also, we denoted impact from human activities such as intensified agriculture, industries, and concentration of population within the drainage area of Mjosa, Steinsfjorden and Washington lakes. Even more, those lakes particularly receive a large source of nutrients by stream or river discharge and have high renewal time; this is the case with Kinneret lake which gets major source of phosphorus load ( $0.4 \text{ à } 1.3/\text{m}^2/\text{year}$ ) from the Jordan river. We isolated these lakes on a gap in figure 3a. We propose that the phosphorus load play a role in the capacity of *Daphnia* to control Cyanobacteria growth.

**Among the deep ecosystems**, the natural ecosystems with a high density of large *Daphnia* (HDN) had more blue-green algae biomass per unit TP than the ecosystems with low densities of large *Daphnia* (LD). The least square regression equations for these two categories of ecosystems were significantly different (Table 3; ANCOVA;  $p < 0.001$ ). Among the shallow ecosystems, there was no difference in the slopes ( $p < 0.463$ ) of the two linear regressions. It seemed that TP barely explained Cyanobacteria biomass in shallow lake ecosystems (Table 3). However, the biomass of blue-green algae was higher in HDN than in LD (Fig. 2; Table 2). This suggested that grazing was far more significant compared to total phosphorus in shallow lakes than in deep lakes. In deep systems with low biomass of

*Daphnia* (LD), biomanipulation had no significant impact on Cyanobacteria biomass. The two regression slopes, HDB and LD, were not significantly different ( $p=0.073$ ). In shallow systems with low biomass of *Daphnia*, biomanipulation seemed to have a negative impact on Cyanobacteria ( $p < 0.05$ ). Cyanobacteria biomass in relation to TP was much higher in natural systems with *Daphnia* (HDN) than in biomanipulated systems with *Daphnia* (HDB) [Table 3; ANCOVA;  $p < 0.01$ , (deep),  $p < 0.05$  (shallow)]. It seemed that *Daphnia* exercises a more negative control on Cyanobacteria in biomanipulated systems (HDB) than in natural lakes (HDN).

**Figure 4.** Total phosphorus-Cyanobacteria biomass relationships in three different lake categories in **A.** Deep systems and **B.** Shallow systems. Description of lake categories: HDN = Natural ecosystems with high *Daphnia* biomass, HDB= Biomanipulated ecosystems with high *Daphnia* biomass, LD= Natural plus biomanipulated ecosystems with low *Daphnia* biomass. Data are log<sub>10</sub> transformed. The three regression equations for **Deep** systems are:  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = -1.4622 + 1.4252 \log_{10}\text{TP}; r^2 = 0.47; n = 33$  (HDN),  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = -2.6432 + 1.3427 \log_{10}\text{TP}; r^2 = 0.62; n = 13$  (HDB) and  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = -3.2342 + 1.9810 \log_{10}\text{TP}; r^2 = 0.54; n = 74$  (LN). The three regression equations for **shallow** systems are:  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = 0.2140 + 1.0119 \log_{10}\text{TP}; r^2 = 0.36; n = 7$  (HDN),  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = -1.3130 + 0.9649 \log_{10}\text{TP}; r^2 = 0.38; n = 10$  (HDB) and  $\text{Log}_{10}\text{BBG} = 0.2604 + 0.6807 \log_{10}\text{TP}; r^2 = 0.15; n = 21$  (LN).



**Table 3.** ANCOVA indicating the effects of biomass of *Daphnia* on Cyanobacteria biomass with total phosphorus (Log<sub>10</sub> TP) as a covariate. R<sup>2</sup> is the coefficient of determination of multivariate model with TP and *Daphnia*.

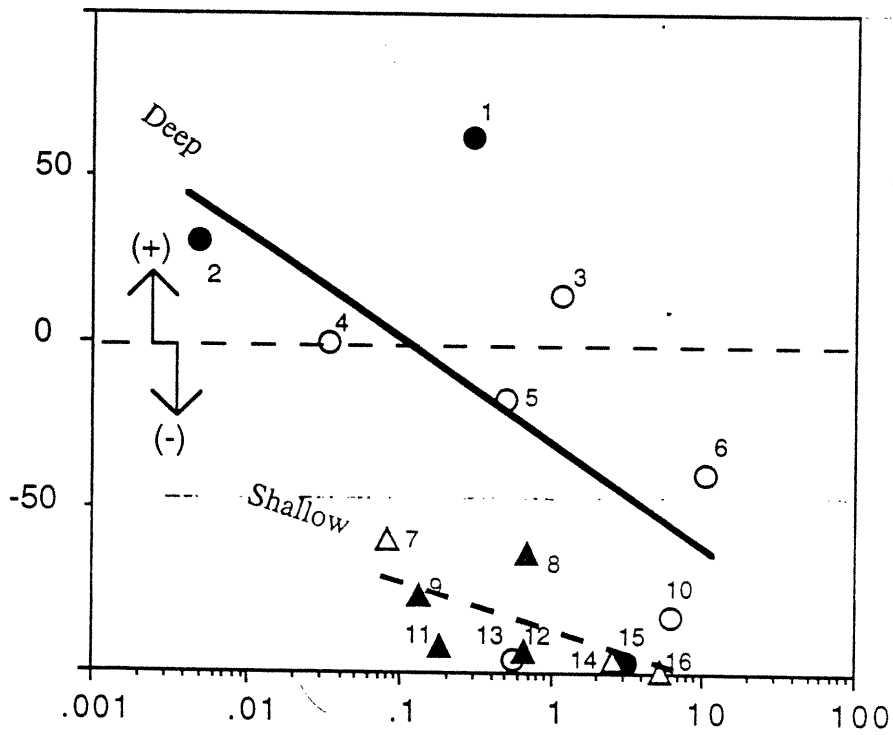
Model	df	F(partial)	P(partial)	R <sup>2</sup>
<b>DEEP</b>				
<b>A HDN X LD</b>				
<i>Daphnia</i>	1	14.437	<0.0001	0.73
Log TP	1	129.782	<0.0001	
Error	119			
n= 122				
<b>B HDB X LD</b>				
<i>Daphnia</i>	1	3.294	0.073	0.75
Log TP	1	107.53	<0.0001	
Error	98			
n= 101				
<b>C HDN X HDB</b>				
<i>Daphnia</i>	1	9.448	<0.01	0.69
Log TP	1	38.328	<0.0001	
Error	44			
n= 47				
<b>SHALLOW</b>				
<b>D HDN X LD</b>				
<i>Daphnia</i>	1	0.553	0.463	0.25
Log TP	1	1.25	0.273	
Error	28			
n= 31				
<b>E HDB X LD</b>				
<i>Daphnia</i>	1	4.85	<0.05	0.37
Log TP	1	0.03	0.863	
Error	32			
n= 35				
<b>F HDN X HDB</b>				
<i>Daphnia</i>	1	6.296	<0.05	0.53
Log TP	1	0.602	0.448	
Error	17			
n=20				

## Grazing intensity, phosphorus loads and depth

Biomanipulation can often control Cyanobacteria biomass in lake ecosystems. But in some instances it has failed. We wanted to know in which situations biomanipulation have been successful and in which situations they failed, and to evaluate reasons behind each of the successful and failed experiments. We calculated the percentages of the cases where blue-green algae increased versus blue-green algae decreased after a biomanipulation. It seemed that the success (decrease in blue-green algae biomass) of biomanipulation depended, in part, on grazing intensity, depth and on phosphorus load (Fig. 5). The intensity of grazing (*Daphnia* biomass/phytoplankton biomass) was a factor that seemed to limit Cyanobacteria biomass. Also, *Daphnia* were more successful in controlling Cyanobacteria in shallow lakes (< 3 meters). Finally, in lakes receiving a phosphorus load less than 0.6 gP/m<sup>2</sup>/Y, *Daphnia* could limit more undesirable algae growth than in lakes receiving a higher phosphorus load (> 0.6 gP/m<sup>2</sup>/Y).

**Figure 5.** Percentage of increase or decrease of Cyanobacteria biomass as a function of grazing intensity [*Daphnia* biomass/ phytoplankton biomass], mean depth and total phosphorus load. We presented points in a linear regression for deep and shallow biomanipulated systems. Systems are: Bautzen Reservoir (1), Flooded quarry (5), Haugatjern (13), Frederiksborg E. (10), Croche E. (2, 4, 6, 15), Laacher E. (3), Helgetjern E. (9), Mosvatn E. (8), Wolderwidj (11), Vaeng (12), Crystal E. (7), Bysjon E. (14), Trummen E. (16). Description of system categories: Deep ( $Z_m > 3$  meters) or shallow ( $Z_m < 3$  meters) systems, with a high ( $TP > 0.6$  gP/m<sup>2</sup>/Y) or low ( $TP < 0.6$  gP/m<sup>2</sup>/Y) TP load.

Percentage of increase or decrease  
in biomass



[Daphnia/Phytoplankton]



## Discussion

Similar to previous studies (Watson et al. 1997), we observed that TP is a strong determinant of cyanobacteria biomass among north temperate lakes. However, our unique approach of analyzing TP-cyanobacteria relationships under contrasting depth and *Daphnia* biomass revealed that the response patterns of cyanobacteria to TP are consistently different in low versus high *Daphnia* as well as in deep versus shallow ecosystems. We also show that the impact of *Daphnia* on TP-cyanobacteria relationships is much stronger in biomanipulated ecosystems than in natural ecosystems. It was also interesting to observe that the impact of *Daphnia* on cyanobacteria was significantly stronger in shallow ecosystems than in deep ecosystems and that it was stronger in ecosystems receiving high phosphorus loading.

It has been suggested that the sigmoid pattern in the relationship between TP and chlorophyll a or biomass of phytoplankton is caused by a disproportionate increase in algal growth in relation to mortality, changes in TN/TP loading rates, average lake depth, changes in lake stratification patterns, morphological diversity of species and the differential herbivory (Mazumder 1994; Watson et al. 1997). However, the sigmoid relationship between TP and phytoplankton could also be partly due to a sudden development of undesirable algae like Cyanobacteria (Watson et al. 1992). In this study, we have shown that Cyanobacteria varies nonlinearly (sigmoid pattern) with total phosphorus as the TP-phytoplankton relationship (Fig. 1b). Watson et al. (1997) have shown the same kind of sigmoid pattern with increasing phosphorus.

Phosphorus alone explains 57% of the variance associated with Cyanobacteria biomass. Our analysis clearly indicates that total phosphorus (TP) level is the best variable for

predicting the Cyanobacteria biomass in Northern temperate lakes. It could be that the phosphorus loading level is a more reliable variable than the concentration of total phosphorus in explaining the biomass of blue-green algae and the impact of *Daphnia* on blue-greens (Fig. 3a, 5). However, Mjosa, Steinsfjorden, Washington, Bear and Kinneret (five lakes having high total phosphorus loads) have managed to develop a large Cyanobacteria biomass even though these lakes had a low concentrations of total phosphorus. High nutrient loading enhances algal development, but our results show that under high *Daphnia* density, green algae rather than blue-green algae dominate in ecosystems receiving high phosphorus loading. Even though the size and eventual toxicity of blue-greens allow them to escape grazing (DeBernardi and Giussani 1990), *Daphnia* nonetheless has the capacity to feed on Cyanobacteria and seem to have a regulatory affect on blue-green algae, especially in the shallow ecosystems.

Cyanobacteria biomass increases rapidly as a function of TP above the phosphorus levels of  $20 \mu\text{g/L}$ . The flat pattern for TP less than  $20 \mu\text{g/L}$  could reflect a transition between stratified and mixed lakes; mixing regime can play an important role in biomass and distribution of phytoplankton (Watson et al. 1997). Also, the biomass of Cyanobacteria reaches a paroxysm, when total phosphorus is about  $175 \mu\text{g/L}$ . This paroxysm could be associated with a shift from cyanobacteria to green algal dominance in shallow and hypereutrophic systems (Jensen et al. 1994). The depth (stratification pattern) in lakes increases the strength of this sigmoid relationship but doesn't seem to be related to the differential herbivory, contrary to the suggestion of Watson et al. (1997) (Fig. 3B).

Classification lake ecosystems by the contrasts in grazers and depth has permitted an increased ability to predict the blue-green algae biomass in north temperate lake ecosystems (Table 3). The ANCOVA with categories for HDN versus LD in deep lakes has demonstrated that *Daphnia* and the total phosphorus account for 73% of the variances in

cyanobacteria biomass. However, cyanobacteria biomass does not seem to be significantly lower in the shallow HDN than in shallow LD ecosystems, an observation inconsistent with previous observation for total algal biomass (Mazumder 1994).

Among the shallow ecosystems, variables other than phosphorus and *Daphnia* could explain the blue-green algae biomass in shallow lakes. However, the data set we analyzed from the shallow ecosystems is rather small to generate solid patterns. Depth of water-column, presence of macrophytes, bioturbation and turbulence could also be important in determining cyanobacteria biomass in the shallow ecosystems. The cyanobacteria biomass is nevertheless significantly greater in the presence of a high *Daphnia* biomass (Table 2:  $p = 0.002$ ). Intense grazing in shallow ecosystems tends to increase the formation of colonial blue-green algae.

### **Fish biomanipulation effect**

Fish biomanipulation tend to produce a decline of blue-green algae, especially in shallow ecosystems (Fig. 4 and 5). However, a high phosphorus loading seem to be partly responsible for cyanobacteria dominance following biomanipulation. The failure of a few biomanipulation experiments to reduce Cyanobacteria biomass seem to occur when phosphorus loading rates are high, especially in deep lakes. Direct grazing on blue-green algae in shallow lakes is responsible for this diminution. Indeed, it is difficult for *Daphnia* to avoid the contact with Cyanobacteria in such conditions. In the biomanipulated ecosystems, in contrast to the natural lake ecosystems, grazing intensity seems to be greater, and moreover, the algal communities do get the opportunity to adapt to sustained high grazing. *Daphnia* encourages blue green algae more in natural lakes than in biomanipulated systems, probably because natural and stable conditions allow the algal communities to develop strategies against sustained grazing by increasing their size and toxicity.

The significant greater impact of *Daphnia* in natural versus biomanipulated ecosystems is more evident in shallow ecosystems (Fig. 4). Four mechanisms could explain the difference: 1) Biomanipulation encourages a greater *Daphnia* biomass than under natural conditions (Crowder et al. 1988), which may intense enough to exploit cyanobacteria as a potential food source. 2) The average depth is lower in biomanipulated ecosystems than natural ecosystems we analyzed in this study (Fig. 2). Thus, *Daphnia* cannot easily avoid contact with cyanobacteria. 3) Increased phosphorus loads encourage selective grazing on non-Cyanobacteria algae. Large Cyanobacteria can then more readily exploit nutritional resources (Benndorf 1990). Note that many enclosures do not receive a continual phosphorus load to maintain the growth of non-Cyanobacteria algae. 4) Adaptation to grazing (increase in size, formation of colonies, increase in toxins) could take some years (Frost et al. 1988). This hypothesis can explain why biomanipulation are successful on the short-term.

In conclusion, the development of cyanobacteria in north temperate lake ecosystems is much more complicated than previously suggested. Although TN and TN:TP ratio have been suggested as the important determinant of cyanobacteria by several previous studies, our results seem to suggest TP as the most important variable. It is consistent with the suggestion of Watson et al. (1997). However, the most important contribution of this study is that 1) the responses of cyanobacteria to nutrients are significantly dependent on the intensity of grazing by *Daphnia* and on the mean depth of the ecosystems. Most interestingly, in biomanipulated ecosystems, which have been conducted mostly in shallow ecosystems with high nutrient loading, *Daphnia* seem to be most effecting in regulating cyanobacteria biomass. In the natural lake ecosystems, cyanobacteria seem to coexist with the high density of large *Daphnia*, probably because the natural and stable environment allow blue greens to develop strategies to avoid exploitation by *Daphnia*.

## References

- Aasa, R. 1970. Plankton I Lilla Ullevifjorden. Akademisk avhandling. 61 p.
- Andersson, G., H. Berggren, G. Cronberg, and C. Gelin. 1978. Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. *Hydrobiologia*. 59: 9-15.
- Benndorf, J. 1990. Conditions for effective biomanipulation; conclusions derived from whole-lake experiments in Europe. *Hydrobiologia* 200-201: 187-203.
- Benndorf, J., H. Kneschke, K. Kossatz, and E. Penz. 1984. Manipulation of the pelagic food web by stocking with predacious fishes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 69: 407-428.
- Benndorf, J., H. Schultz, A. Benndorf, R. Unger, E. Penz, H. Kneschke, K. Kossatz, R. Dumke, U. Hornig, R. Kruspe, and S. Reichel. 1991. Food-web Manipulation by Enhancement of Piscivorous Fish Stocks: Long-term Effects in the Hypertrophic Bautzen Reservoir. *Limnologica* (Berlin).
- Bjork, S. 1979. Lake management studies and results at the Institute of Limnology in Lund. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 13: 31-55.
- Boers, P., L.V. Ballegooijen, and J. Uunk. 1991. Changes in phosphorus cycling in a shallow lake due to food web manipulations. *Freshwater Biology*. 25: 9-20.
- Brooks, J.L. 1957. The systematics of North American *Daphnia*. *Mem. Conn. Acad. Arts. Sci.* 13: 1-180.
- Burns, C. W. 1968. The relationship between bodysize of filter feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnol. Oceanogr.* 13: 675-678.
- Cameron, W.A., and G.L. Larson. 1993. Limnology of a caldera lake influenced by hydrothermal processes. *Arch. Hydrobiol.* 128 (1): 13-38.
- Carpenter, S.R., D.L. Christensen, J.J. Cole, K.L. Cottingham, X. He, J.R. Hodgson, J.F. Kitchell, S.E. Knight, M.L. Pace, D.M. Post, D.E. Schindler, and N. Voichick. 1995.

- Biological control of eutrophication in lakes. *Environ. Sci. Technol.* 29: 784-786.
- Carpenter, S.R., J.F. Kitchel, J.R. Hodgson, P.A. Cochran, J.J. Elser, M.M. Elser, D.M. Lodge, D. Kretchmer and X. He. 1987. Regulation of lake primary production by food web structure. *Ecology*, 68 (6): 1863-1876.
- Carter, J.C.H., W.D. Taylor, and C. Tudorancea. 1995. A horizontal gradient in zooplankton community structure, and its implications for the relationships among mesozooplankton, microzooplankton, and phytoplankton. *Arch. Hydrobiol.* 133 (2): 197-222.
- Christoffersen, K., B. Riemann, A. Klysner, and M. Sondergaard. 1993. Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water. *Limnol. Oceanogr.* 38 (3): 561-573.
- Crowder, L.B., R.W. Drenner, W.C. Kerfoot, D.J. McQueen, E.D. Mills, U. Sommer, C.N. Spencer, and M.J. Vanni. 1988. Food web interactions in lakes. Chapter 10 *in*: Complex interactions in lake communities. Carpenter, S.R. (ed.). Springer-Verlag. New York: 141-160.
- De Bernardi, R., P. Guilizzoni, A. M. Nocentini, D. Ruggiu, and C. Saraceni. 1974. Caratteristiche biologiche. Chapter 3 *in* : Popolamento (Lago d'endine ): 150-252.
- De Bernardi, R., and G. Guissani. 1990. Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? An overview. *Hydrobiologia* 200/201: 29-41.
- Dillon, P.J., K.H. Nicholls, and G.W. Robinson. 1978. Phosphorus removal at Gravenhurst Bay, Ontario: an 8 year study on water quality changes. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.* 20: 263-271.
- Downing, J.A., and F.H. Rigler. 1984. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. IBP Handbook 17. 2nd edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford, xxiv + 501 p.
- Dumont, H.J., I.V. De Velde, and S. Dumont. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda, and Rotifera from the plankton, periphyton, and

- benthos of continental waters. *Oecologia*. 19: 75-97.
- Eckartz-Nolden, G., and M. Nolden. 1992. Food web control: an enclosure experiment. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 38: 329-348.
- Faafeng, B.A., and A. Brabrand. 1990. Biomanipulation of a small, urban lake- removal of fish exclude bluegreen blooms. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 597-602.
- Faafeng, B.A, D.O. Hessen, A. Braband, and J.P. Nilssen. 1990. Biomanipulation and food-web dynamics- the importance of seasonal stability. *Hydrobiologia*. 200/201: 119-128.
- Faafeng, B.A., and J.P. Nilssen. 1981. A twenty year study of eutrophication in a deep, soft-water lake. *Verh. int. Ver. Limnol.* 21: 412-424.
- Ferrari, I., and O. Rossi. 1976. Composition and seasonal succession of the zooplankton in lake Mergozzo (Northern Italy). *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 33: 85-104.
- Frost, T.M., D.L. DeAngelis, S.M. Bartell, D.J. Hall, and S.H. Hurlbert. 1988. Scale in the design and interpretation of aquatic community research. In: *Complex Interactions in Lake Communities*. S.R. Carpenter (ed), Springer-Verlag, New-York: 229-260.
- Gliwicz, Z.M. 1990. Why do cladocerans fail to control algal blooms. *Hydrobiologia*. 200/201: 83-97.
- Gliwicz, Z. M., and W. Lampert. 1990. Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of blue-green filaments. *Ecology*. 71 (2): 691-702.
- Goldman, C.R., M. Gerletti, P. Javornicky, U. Melchiorri-Santolini, and E. De Amezaga. 1968. Primary productivity, bacteria, phyto- and zooplankton in lake Maggiore: correlations and relationships with ecological factors. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 23: 49-127.
- Granberg, K. 1970. Seasonal fluctuations in numbers and biomass of the plankton of Lake Paajarvi, southern Finland. *Ann. Zool. Fennici.* 7: 1-24.
- Gulati, R.D. 1990. Zooplankton structure in the Loosdrecht lakes in relation to trophic status and recent restoration measures. *Hydrobiologia*. 191: 172-188.
- Hanson, M.A., and G.B. Butler. 1990. Early responses of plankton and turbidity to biomanipulation in a shallow prairie lake. *Hydrobiologie*. 200/201: 317-

327.

- Hillbricht-Ilkowska, A., I. Spodniewska, T. Weglenska, and A. Karabin. 1972. The seasonal variation of some ecological efficiencies and production rates in the plankton community of several Polish lakes of different trophic. Productivity problems of freshwaters- Warszawa- Krakow. 1-127.
- Holtan, H. 1979. The Lake Mjosa story. Arch. Hydrobiol. Beih. 13: 242-258.
- Hootsmans, M.J.M., and J.E. Vermatt. 1991. Macrophytes, a key to understanding changes caused by eutrophication in shallow freshwater ecosystems. International Institute for Hydraulic and Environmental Engineering, Delft (The Netherlands). IHE Report Series 21. 412 p.
- Horn, W., and H. Horn. 1995. Interrelationships between crustacean zooplankton and phytoplankton. Hydrobiologia 307: 231-238.
- Hrbacek, J. 1964. Contribution to ecology of water-bloom-forming-blue-green algae. *Aphanizomenon flos aquae* and *Microcystis aeruginosa*. Verh. Internat. Verein. Limnol. Stuttgart. Feb. vol-xv, p.837-846.
- Jensen, J.P., E. Jeppesen, K. Orlík, and P. Kristensen. 1994. Impacts of nutrients and physical factors on the trophic shift from cyanobacterial to chlorococcal green algal dominance in Shallow Danish lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51: 1692-1699.
- Jeppesen, E., M. Sondergaard, E. Mortensen, P. Kristensen, B. Riemann, H.J. Jensen, J.P. Muller, O. Sortkjaer, J.P. Jensen, K. Christoffersen, S. Bosselmann, and E. Dall. 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic temperate lakes 1: cross-analysis of three Danish case-studies. Hydrobiologia. 200/201: 205-218.
- Jumppanen, K. 1976. Effects of waste waters on a lake ecosystem. Ann. Zool. Fennici. 13: 85-138.
- Kasprzak, P., L. Krienitz, and R. Koschel. 1993. Changes in the plankton of lake Feldberger Haussee (Germany, Mecklenburg-Vorpommern) in response to biomanipulation. Arch. Hydrobiol. 128 (2): 149-168.



- Kerfoot, W.C., and A. Sih.,(eds). 1987. Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. Univ. Press of New England, Hanover and London: 386p.
- Lammens, E.H.R.R., N. Boesewinkel-De Bruyn, H. Hoogveld, and E. Van Donk. 1992. P-load, phytoplankton, zooplankton and fish stock in Loosdrecht lake and Tjeukemeer: confounding effects of predation and food availability. *Hydrobiologia*. 233: 87-94.
- Langeland, A., J. Koksvik, Y. Olsen, and H. Reinertsen. 1987. Limnocorral experiments in a eutrophic lake- effects of fish on the planktonic and chemical conditions. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 34 (1): 51-65.
- Leah, R.T., B. Moss, and D.E. Forrest. 1980. The role of predation in causing major changes in the limnology of a hyper-eutrophic lake. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 65(2): 223-247.
- Lyche, A., B.A. Faafeng, and A. Brabrand. 1990. Predictability and possible mechanisms of plankton response to reduction of planktivorous fish. *Hydrobiologia*. 200/201: 251-261.
- Lynch, M. 1980: *Aphanizomenon* blooms: Alternate control and cultivation by *Daphnia pulex*. In: Kerfoot, W. D. ed., *Evolution and ecology of zooplankton communities*. Hanover, University Press of New England: 299-304.
- Mazumder, A. 1994. Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting herbivory and thermal stratification: predictions and patterns. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 390-400.
- Mazumder, A., W.D. Taylor, D.J. McQueen, and D.R.S. Lean. 1990. Effects of Fish and Plankton on Lake temperature and Mixing Depth. *Science*. 247: 312-315.
- McQueen, D.J., and D.R.S. Lean. 1987. Influence of water temperature and nitrogen to phosphorus ratios on the dominance of blue-green algae in lake St-George, Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 598-604.
- McQueen, D.J., and J.R. Post. 1988. Cascading trophic interactions: uncoupling at zooplankton-phytoplankton link. *Hydrobiologia*. 159: 277-296.
- Meijer, M.-L., E.H. van Nes, E.H.R.R. Lammens, R.D. Gulati, M.P. Grimm, J. Backx, P.

- Hollebeek, E.M. Blaauw, and A.W. Breukelaar. 1994. The consequences of a drastic fish stock mreduction in the large and shallow Lake Wolderwijd. The Netherlands. Can we understand what happened? *Hydrobiologia*. 275/276: 31-42.
- Nauwerck, A. 1963. Die Beziehungen zwischen zooplankton and phytoplankton im See Erken. *Symb. Bot. Ups.* XVII: 5.
- NIVA. Norwegian Institute for Water Research, Reports No 1117, 1283, 1498, 1879, 2132 (in Norwegian).
- Nost, T. and J.I. Koksvik. 1981. Ferskvannsbiologiske og hydrografiske undersokelser i Snasavatnet 1980 (in Norwegian). Det Kongelige Videnskabers Selskap. Museet. Rapport Zoologisk serie 1981-19.
- Porter, K.G. 1977. The plant-animal interface in fresh-water ecosystems. *American scientist*. 65: 159-170.
- Proulx, M., F.R. Pick, A. Mazumder, P.B. Hamilton, and D.R.S. Lean. 1996. Effects of nutrients and planktivorous fish on the phytoplankton of Shallow and Deep aquatic systems. *Ecology*. 77(5): 1556-1572.
- Ramberg, L. 1979. Relations between Phytoplankton and Light Climate in two Swedish Forest Lakes. *Int Revue ges. Hydrobiol.* 64 (6): 749-782.
- Reinertsen, H., A. Jensen, J.I. Koksvik, A. Langeland, and Y. Olsen. 1990. Effects of fish removal on the limnetic ecosystem of a eutrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 166-173.
- Reinertsen, H., and Y. Olsen. 1984. Effects of fish elimination on the phytoplankton community of an eutrophic lake. *Verh. int. Ver. Limnol.* 22: 649-657.
- Reynolds, C.S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge, 384 p.
- Reynolds, C.S., and A.E. Walsby. 1975. Water blooms. *Biol. Rev.* 50: 437-481.
- Rognerud, S, and G. Kjellberg. 1990. Long-term dynamics of the zooplankton community in Lake Mjosa, the largest lake in Norway. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 580-585.

- Ruggiu, D., and C. Saraceni. 1974. Popolamento fitoplanctonico e produzione primaria. In: L. Barbanti et al. ed. Indagini ecologiche sul Lago D'Endine. Ed. Ist. Ital. Idrobiol. p. 151-163.
- Sanni, S., and S.B. Waervagen. 1990. Oligotrophication as a result of planktivorous fish removal with rotenone in the small, eutrophic lake Mosvatn, Norway. *Hydrobiologia*. 200/201: 263-274.
- Schindler, D.W. 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science (Wash.,DC)*. 195: 260-262.
- Schoenberg, S.A., and R.E. Carlson. 1984. Direct and indirect effects of zooplankton grazing on phytoplankton in a hypereutrophic lake. *Oikos* 42: 291-302.
- Seyb, L., and K. Randolph. 1977. North American project-a study of U.S. water bodies. Environmental Research Laboratory- Corvalis. p. 464-480.
- Shapiro, J. 1984. Current beliefs regarding dominance by blue-green: The case for the importance of CO<sub>2</sub> and pH. p. 212-217.
- Shapiro, J. and D.I. Wright. 1984. Lake restoration by biomanipulation Round Lake. Minnesota, the first two years. *Freshwater Biology* (1984) 14, 371-383.
- Skogheim, O.K., and S. Rognerud. 1978. Recent changes in plankton communities and present trophic state of lake Steinsfjord. *Arch. Hydrobiol.* 83 (2). 179-199.
- Smith, V.S. 1983. Low Nitrogen to phosphorus Ratios Favor Dominance by Blue-green Algae in lake Phytoplankton. *Science* 221: 669-671.
- Smith, V. H. 1986. Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in Lake Phytoplankton. *Can.J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 148-152.
- Sondergaard, M., E. Jeppesen, E. Mortensen, E. Dall, P. Kristensen, and O. Sortkjaer. 1990. Phytoplankton biomass reduction after planktivorous fish reduction in a shallow, eutrophic lake: a combined effect of reduced internal P-loading and increased zooplankton grazing. *Hydrobiologia*. 200/201: 229-240.
- Sterner, R.W., and D.O. Hessen. 1994. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic

- herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 1-29.
- Sze, P. 1980. Seasonal succession of phytoplankton in Onondaga Lake, New York (USA). *Phycologia* 19: 54-59.
- Taguchi, S., and M. Fukuchi. 1975. Filtration rate of zooplankton community during spring bloom in Akkeshi Bay. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 19: 145-164.
- Trimbee, M., and E. Prepas. 1987. Evaluation of total phosphorus as a predictor of the Relative Biomass of Blue-green Algae with Emphasis on Alberta Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 332-306.
- Van Donk, M.P. Grimm, R.D. Gulati, and J.P.G. Klein Breteler. 1990a. Whole-lake food-web manipulation as a means to study community interactions in a small ecosystem. *Hydrobiologia.* 200/201:275-289.
- Van Donk, E., R.D. Gulati, and M.P. Grimm. 1990b. Restoration by biomanipulation in a small hypertrophic lake: first-year results. *Hydrobiologia* 191: 285- 295.
- Van Liere, L., R.D. Gulati, E.H.R.R. Lammens, and R.G. Wortelboer. 1990. Phosphorus dynamics following restoration measures in Loosdrecht lakes. *Hydrobiologia.* 191: 89-96.
- Vanni, M.J. 1987. Effects of nutrients and zooplankton size on the structure of a phytoplankton community. *Ecology.* 68(3): 624-635.
- Vanni, M.T., and D. Findlay. 1990. Trophic cascades and phytoplankton community structure. *Ecology.* 71: 921-937.
- Varis, O., 1993. Cyanobacteria dynamics in a restored Finnish lake: a long term simulation study. *Hydrobiologia.* 268: 129-145.
- Watson, S., E. McCauley, and J.A. Downing. 1992. Sigmoid relationships between phosphorus, algal biomass, and algal community structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 2605-2610.
- Watson, S., E. McCauley, and J.A. Downing. 1997. Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status. *Limnol. Oceanogr.*

42(3): 487-495.

Wilkinson, L. 1991. SYSTAT: the system for statistics. Systat Inc., Evanston, Ill.

Yan, N.D., and C. Lafrance. 1984. Responses of acidic and neutralized lakes near Sudbury, Ontario, to nutrient enrichment. 459-521.

Yan, N.D., and G.E. Miller. 1984. Effects of deposition of acids and metals on chemistry and biology of lakes near Sudbury, Ontario. Edited by Jerome Nriagu. 243- 282.

Zutshi, D.P. 1976. Phytoplankton productivity algal dynamics and trophic status of lake Mergozzo (Northern Italy). Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 33: 221-256.

### **Chapitre 3:**

Distribution of four major blue-green taxa in north temperate lakes:  
Relative importance of physical, chemical and biological factors.

Distribution of four major blue-green taxa in north temperate lakes:  
Relative importance of physical, chemical and biological factors.

Jean-Martin Fréchette, A. Mazumder and V. Smith<sup>1</sup>

Sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succursale "Centre Ville",  
Montréal, Québec H3C 3J7, Canada

<sup>1</sup>Department of Systematics and Ecology, 6007 Haworth Hall, University of Kansas,  
Lawrence, KS 66045, USA

## Abstract

We examined the impact of physical, chemical and biological factors on the distribution patterns of four important blue-green algae among north temperate lake ecosystems. Specifically, we analysed the distribution of *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Microcystis* and *Oscillatoria* because these four taxa are considered to be the most common bloom forming nuisance blue-green algae. The canonical analysis by correspondence was used to describe the association of each of the four blue-green taxa with environmental variables. Our results showed that the physical variables are mostly the ones which better explained the distribution of Cyanobacteria. The four most explanatory variables were: (1) the average depth (17%), (2) lake stability (16%), (3) total phosphorus (14%), and (4) the presence of *Daphnia* (9%). *Aphanizomenon* seemed to be associated with the high density of large *Daphnia*. *Microcystis* seemed to be found mostly in lakes which have high concentrations of total phosphorus. *Microcystis* biomass was also significantly higher with presence of *Daphnia* in deep ecosystems but not in shallow ecosystems. *Anabaena* responds very little to the density of large *Daphnia*; *Anabaena* seemed to be associated mostly with the stable and transparent lake ecosystems. *Oscillatoria* biomass was significantly lower in the presence of *Daphnia* in both deep and shallow ecosystems. They were also dominant in deep lake ecosystems having deep thermocline. The ease with which *Aphanizomenon* and *Microcystis* were able to develop big colonies along with *Daphnia*, suggests that fish biomanipulation may not be the most efficient technique to eliminate or to reduce the density of these two taxa.



## Résumé

Nous avons examiné l'impact de *Daphnia* et de certaines variables chimiques et physiques sur la distribution générique des Cyanobactéries. L'analyse s'est penchée sur la distribution de quatre genres de Cyanobactéries considérés comme étant grandement responsables de l'effervescence de fleurs d'eau dans les lacs: *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Microcystis* et *Oscillatoria*. L'analyse canonique par correspondance a été utilisée pour décrire l'association entre les quatre genres et les variables environnementaux. Nous avons trouvé que ce sont surtout les variables physiques qui expliqueraient davantage la distribution des Cyanobactéries. Les quatre variables les plus explicatives de la distribution générique des Cyanobactéries sont respectivement: la profondeur moyenne (17%), la stabilité du lac (16%), le phosphore total (14%) et la présence de *Daphnia* (9%). *Aphanizomenon* tirerait un avantage certain de croître en présence de *Daphnia*. *Microcystis* semble se retrouver surtout dans les lacs qui ont des concentrations élevées en phosphore total. Aussi, la biomasse de *Microcystis* a été trouvée significativement plus élevée en présence de *Daphnia* dans les systèmes profonds mais pas dans les systèmes plats. La distribution d' *Anabaena* dépendrait peu de la présence de *Daphnia*; ce genre serait plutôt associé aux lacs stables et transparents à la lumière. Enfin, on a tendance à retrouver *Oscillatoria* en absence de *Daphnia* dans les systèmes profonds et plats. Aussi, la biomasse d' *Oscillatoria* est significativement plus élevée dans les lacs profonds et stratifiés en profondeur. La capacité qu'ont *Aphanizomenon* et *Microcystis* de former facilement de grosses colonies en présence de *Daphnia* pourrait bien expliquer leur capacité de se retrouver avec *Daphnia*. Favoriser *Daphnia* dans des exercices de biomanipulation des poissons n'est certainement pas la meilleure technique pour réduire le développement de ces deux genres.

## Introduction

Blue green algae cause significant esthetic damage to lake ecosystems. Some species are potentially toxic to fish and humans and cause taste and odor problems in drinking supply (Reynolds and Walsby 1975; Carmichael 1981; Thomann and Maeller 1987). Also, when blue-green algae decompose, water deoxygenation can lead to the death of fish (Barica 1975). The impact of blue-green algae on water quality and toxicity are frequently dependent upon the specific taxa. Moreover, the blue green algal blooms are often caused by the excessive growth of an individual taxa, and specific bloom forming taxa vary from lake to lake. Some of the important bloom forming blue green algal taxa are *Anabaena* and *Aphanizomenon*. *Microcystis* and *Oscillatoria*. The types of temperate lakes that support these blue green taxa are not well defined and the factors that regulate their distribution among temperate lakes are not entirely predictable (Watson et al. 1992, 1997). The capacity to understand the mechanisms and to predict the distribution of these important bluegreen taxa among temperate lakes will allow us to develop better management practices towards controlling of the development of these harmful and nuisance algae.

Blue-green algae develop different adaptation mechanisms to exploit limited resources and to form blooms. They are generally large in size and dominate lakes that receive high loading of nutrients. However, the proliferation of algae in more enriched settings limits the penetration of light. Some species have particular morphological or physiological adaptations in order to be competitive in nutrient limited or light limited systems. For example, some blue-green taxa have developed the ability to migrate in order to obtain direct access to light and nutrients (Harris 1978; Smith 1986; Sommer et al. 1986). Water column stability allows these migratory species to position themselves in the water column. According to Reynolds (1984), the water-column stability and the availability

of nutrients are important factors in explaining the succession and distribution of algal species in lakes. It seems that under specific conditions of water-column stability (mixing depth/ mean depth  $< 1$ ) and the availability of nutrients, *Anabaena* and *Aphanizomenon* dominances are encouraged. *Microcystis* seems to be dominant in lakes having intermediate to high nutrient availability, while a mixed water column seems to encourage *Oscillatoria*.

There are also evidence that the low nitrogen/phosphorus ratio (TN/TP) encourage *Aphanizomenon* and *Anabaena* mainly because of their ability to fix nitrogen (Pick and Lean 1987; Sommer 1989). They also seem to take advantage of situations of low inorganic nitrogen concentrations (Schindler 1977; Flett et al. 1980; Smith 1983). However, it is not clearly demonstrated if low concentration of nitrogen and low TN/TP ratio would encourage these blue-green taxa in a similar manner under contrasting conditions of *Daphnia* grazing.

*Daphnia* also developed defense mechanisms against grazing. Although *Daphnia* can graze on certain blue-green taxa, most frequently *Daphnia* tend to avoid blue-greens as a food resource. Three mechanisms may explain why *Daphnia* do not coexist well with certain blue-greens: (1) Blue-green filaments mechanically interfere with the filtration process of *Daphnia*. Food lost by post-abdominal rejection entails large energy losses (De Bernardi and Giussani 1990; Gliwicz and Lampert 1990). (2) Several species of blue-greens seem to have lethal effects on *Daphnia* (Gliwicz and Lampert 1990; Matveev et al. 1994; Smith and Gilbert 1995). The degree of toxicity seems to vary among species and among individuals of the same species. (3) While some filaments and small colonies can be ingested by *Daphnia* directly or through sloppy feeding, these algae are nutritionally poor (Porter and Orcutt 1980).

However, large colonies of *Microcystis* and *Aphanizomenon* flakes can exist in association with *Daphnia*, probably because the very large size of these taxa do not allow

mechanical contact with the filtering apparatus of *Daphnia* (Hrbacek 1964; Lynch and Shapiro 1981). Under this condition, grazing may especially be exerted on small-sized algae, while large-sized taxa of blue-greens may be able to exploit the available nutrients (Reinertson and Olsen 1984). Nevertheless, *Daphnia* has the ability to feed on large species directly or through sloppy feeding (Carpenter et al. 1987; Faafeng and Braband 1990; Vanni and Findlay 1990). We hypothesize that the direct grazing of *Daphnia* on blue-greens may be stronger in shallow lakes as opposed to deep lakes. In shallow lakes, the inability of *Daphnia* to undergo migration may amplify grazing on the algae, and because the alternative space and food may not be readily available.

Although there is an extensive literature documenting the high biomass of blue-green algae taxa in individual lakes, these observations from individual lakes have not been synthesized towards developing the taxonomic distribution patterns of blue-greens among temperate lakes. In addition, previous studies have only succeeded in predicting blue-green algae as a general group but not in terms of their taxonomic distribution (Smith 1985; Watson et al. 1997). In this paper, we evaluate the relative importance of the physical, chemical and biological factors (*Daphnia*) associated with the distribution of the four major blue-green taxa (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Oscillatoria*, *Microcystis*) among a large number of temperate lakes. Specifically, we show which physical, chemical and biological characteristics best explain the distribution of each of the four blue-green taxa. We use the canonical correspondence analysis to link the taxonomic distribution of blue-greens to complex interactions among physical, chemical and biological characteristics. To our knowledge, this is the first attempt to characterize the types of temperate lakes that support the blooms of each of these four blue-green taxa.

## Methods

Average seasonal means (May -September) from studies over 152 lake-years of data from 43 different systems were collected from the literature. Among them, 23 were natural lakes, 12 were biomanipulated lakes, 8 were enclosures. Although there are many studies documenting the biomass of algal groups, there is a huge lack of taxonomic or environmental details from ecosystem-level studies of temperate lakes. Consequently, the number of lakes that could be used for the synthesis of the taxonomic distribution of blue-green algae is much smaller than the larger data set we used in the previous paper (Frechette et al. submitted). Lakes used in this study are listed in table 1.

Lakes meeting the following four criteria were chosen for this study: **(1)** located in the Northern temperate zone, **(2)** biomass of Cyanobacteria more than 1% of the total phytoplankton biomass, **(3)** at least three samplings between May - September and **(4)** covering the entire summer period. We attempted to predict the distribution of the four most important taxa of Cyanobacteria (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Oscillatoria*, *Microcystis*) = (gww/m<sup>3</sup>). The predictive variables were *Daphnia* biomass = (gww/m<sup>3</sup>), presence or absence of large *Daphnia*, average depth (Z, meter), Secchi depth (SD, meter), thermocline depth (Zth, meter), stability of water (SD/Zth), total phosphorus (TP, µg/L), total nitrogen (TN, µg/L) and total nitrogen/total phosphorus (TN:TP) ratio.

When the actual thermocline depth of an ecosystem was not reported in the paper, the average depth of the thermocline (Zth) was calculated from the temperature profile. The mixed zone was equivalent to the average depth in lakes having no stratification. Chemical and phytoplanktonic variables were derived from the epilimnetic zone. The *Daphnia* biomass was derived from volumetric data on the water column sampled.

Collected data were transformed as required before being used for statistical analysis. A great deal of graphical data from the published literature were transformed into numerical data. For each *Daphnia* species, the density data were transformed into biomass using allometric relationships from Dumont et al. (1975). Dry weight for *Daphnia* was converted to fresh weight using the ratio of 1:12 (Taguchi and Fukuchi 1975). Volumetric data for phytoplankton and zooplankton were transformed into biomass using the equation  $10^3 \text{ mm}^3/\text{m}^3 = 1 \text{ gww}/\text{m}^3$  or  $1 \text{ mgww}/\text{L}$ .

Lakes and enclosures were divided into four categories. **(1)** deep ecosystems (maximum depth > 3 meters) with high *Daphnia* biomass; **(2)** shallow ecosystems (maximum depth < 3 meters) with high *Daphnia* biomass, **(3)** deep ecosystems (maximum depth > 3 meters) with low *Daphnia* biomass, and **(4)** shallow ecosystems (maximum depth < 3 meters) with low *Daphnia* biomass.

Ecosystems were classified as having high *Daphnia* biomass if large *Daphnia* made up more than 20% of total zooplankton biomass, or if the biomass of planktivorous fish was < 20 kg/ha (McQueen and Post 1988; Jeppesen et al. 1990). We considered the ecosystems with low *Daphnia* biomass when large *Daphnia* contributed less than 20% of total zooplankton biomass or when the biomass of planktivorous fish was > 20 kg/ha (Gulati 1990; Lyche et al. 1990). Further information on the size classification used for this study is given in Frechette et al. (submitted).

**Table 1.** Natural lakes, biomanipulated lakes and enclosures collected from the literature and separated into categories. DE= Deep, SH= Shallow, HD = With high *Daphnia* biomass. LD = With low *Daphnia* biomass.

Lakes	DE/SH	Dap	References
Natural lakes:			
Bear	DE	+D	(Pers. comm.)
Snasavatn	DE	-D	(Nost and Koksvik 1981; NIVA 2132)
Finnish	DE	-D	(Jumppanen 1976; Varis 1993)
Middle	DE	-D	(Yan and Lafrance 1984; Yan and Miller 1984)
Labelle	DE	-D	(Yan and Lafrance 1984; Yan and Miller 1984)
Lilla Ullevifjorden	DE	-D	(Aasa 1970)
Mergozzo	DE	-D	(Ferrari and Rossi 1976; Zutshi 1976)
Popolamento	DE	+D -D	(de Bernardi et al. 1974; Ruggin and Saraceni 1974)
Moon River	DE	+D -D	(Carter et al. 1995)
Saidenbach Reservoir	DE	+D -D	(Horn and Horn 1995)
Mjosa	DE	+D -D	(NIVA 1117; Holtan 1979; Rognerud and Kjellberg 1990)
Steinsfjorden	DE	+D -D	(NIVA 1879; Skogheim and Rognerud 1978)
Inner broad	SH	+D -D	(Leah et al. 1980)
Outer broad	SH	-D	(Leah et al. 1980)
Crystal	SH	-D	(Schoenberg and Carlson 1984)
Kinneret	DE	+D -D	(Smith 1983)
Washington	DE	+D -D	(Smith 1983)
Leven	DE	+D -D	(Smith 1983)
Heart	DE	+D	(Smith 1986)
Tahoe	DE	-D	(Smith 1986)
Trummen	SH	+D -D	(Smith 1986)
Slapy reservoir	DE	+D	(Smith 1986)
Gjersjoen	DE	+D -D	(Faafeng and Nilssen 1981; Lyche et al. 1990)
Biomanipulated lakes:			
Peter	DE	+D	(Carpenter et al. 1987; Carpenter et al. 1995)
West long	DE	+D	(Carpenter et al. 1987; Carpenter et al. 1995)
Round	DE	+D -D	(Shapiro and Wright 1984)
Helgetjern	DE	+D -D	(Faafeng and Braband 1990)
Christina	SH	+D -D	(Hanson and Butler 1990)
Mosvatn	SH	+D	(Sanni and Waervagen 1990)
Haussee	DE	+D -D	(Kasprzak et al. 1993)
Haugatjern	DE	+D	(Reinertsen and Olsen 1984; Reinertsen et al. 1990)
Vaeng	SH	+D -D	(Jeppesen et al. 1990; Sondergaard et al. 1990)
Wolderwijd	SH	+D	(Boers et al. 1991; Meijer et al. 1994)
Zwembust	SH	+D -D	(van Donk et al. 1990a, b)
Bautzen reservoir	DE	+D -D	(Benndorf et al. 1984; Benndorf et al. 1991)

## Enclosures:

Gjersjoen	DE	+D -D	(Faafeng et al. 1990)
Crystal	SH	+D -D	(Schoenberg and Carlson 1984)
Frederiksborg	SH	+D -D	(Christoffersen et al. 1993)
Croche	SH	+D -D	(Proulx et al. 1996)
Bysjon	SH	+D -D	(Andersson et al. 1978)
Trummen	SH	+D -D	(Andersson et al. 1978)
Haugatjern	DE	+D -D	(Langeland et al. 1987)
Laacher	DE	+D -D	(Eckarty-Nolden and Nolden 1992)



## Statistical analysis

Systat (Wilkinson 1991) and Canoco (ter Braak 1990) software were used for the statistical analyses. When several years of data were available from a single ecosystem, each year's data was processed as a single data point or one lake-year. The ANOVA for the classification criterion was used to compare variables between two groups distinguished by: the high versus low abundance of large *Daphnia* biomass. The comparison for contrasting ecosystem depth used deep versus shallow ecosystems. Bartlett test was used to test for variance homogeneity, one of the requirement for applying ANOVA. Transformed log variables that had not passed the test for variance homogeneity were submitted to the Mann-Whitney test, a non-parametric equivalent to ANOVA.

Canonical correspondence analysis is a good approximation of a multivariate analysis (ter Braak 1990). First, a correspondence analysis was performed on the species abundance table. Second, the objects were correlated against the environmental descriptor axes. Therefore, the species ordination on the orthogonal axis were not influenced by the independent variables. Canonical correspondence analysis thus allowed us to be aware of the variance associated with the species data matrix attributable to the environmental data. The species data variation explained by environmental variables was applied to the first "x" canonical axis (Borcard and Buttler 1994).

In order to find the variables which explained the taxonomic distribution of each of the four blue-green taxa, a forward selection of variable procedures was called in. This method first allowed the discovery of the parameter best correlated with the distribution variable for each of the four taxa. The parameter best correlated was defined as the first independent variable and the residuals were then correlated with the other variables. The

parameter that correlates most significantly with the first independent residual variable was designated as the second independent variable. This procedure is repeated until the chosen variable no longer significantly correlated with the residuals. The Monte Carlo test (999 permutations) was used for verifying whether canonical axes were significant.

## Results

### Impact of *Daphnia* on the taxonomic distribution of blue-greens

We illustrated the chemical and physical characteristics of the ecosystems under high *Daphnia* biomass (HD) versus low *Daphnia* biomass (LD) in the deep versus shallow lakes (Figure 1). Table 1 showed the significant differences of physico-chemical and biological variables among these four categories of ecosystems. Deep lakes showed smaller mixing depths with high biomass of *Daphnia* (Table 2; ANOVA:  $p < 0.01$ ). The water column stability was significantly greater (SD/Zth;  $p < 0.01$ ) in ecosystems with a high biomass of *Daphnia* (HD). The other chemical and physical parameters did not display significant differences. In the shallow ecosystems, only the TN:TP seemed to be significantly lower ( $p < 0.03$ ) with a high biomass of *Daphnia* ( $p < 0.001$ ), compared to ecosystems with a low biomass of *Daphnia*. It should be noted that there were fewer shallow ecosystems used in the analysis. Also, it is important to mention that we observed no significant differences in total phosphorus levels for the shallow versus deep ecosystems.

*Anabaena* and *Oscillatoria* biomass were almost evenly distributed in deep and shallow ecosystems, while *Aphanizomenon* and *Microcystis* dominated shallow ecosystems (Figure 2). *Daphnia* appeared to be associated with the dominance of *Aphanizomenon* in the shallow ecosystems, but ANOVA did not show a significant difference. We supposed that the small number of ecosystems used in the analysis could be the cause. *Oscillatoria* seemed to avoid *Daphnia* in both deep (Table 2;  $p < 0.02$ ) and shallow ecosystems ( $p < 0.03$ ). *Anabaena* and *Microcystis* dominance were seldom associated with *Daphnia* in shallow ecosystems, but their tolerance for *Daphnia* appeared to increase with depth. *Microcystis* was positively influenced by *Daphnia* in deep lakes ( $p < 0.01$ ).

### Distribution patterns of blue-green taxa

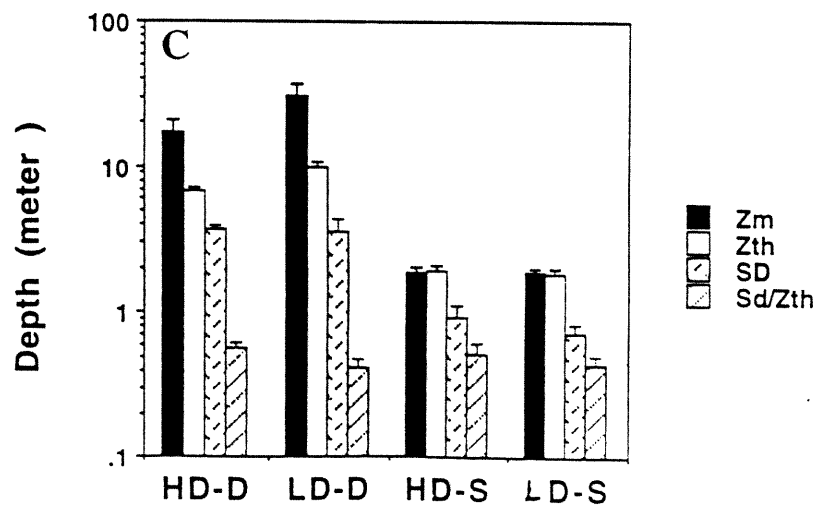
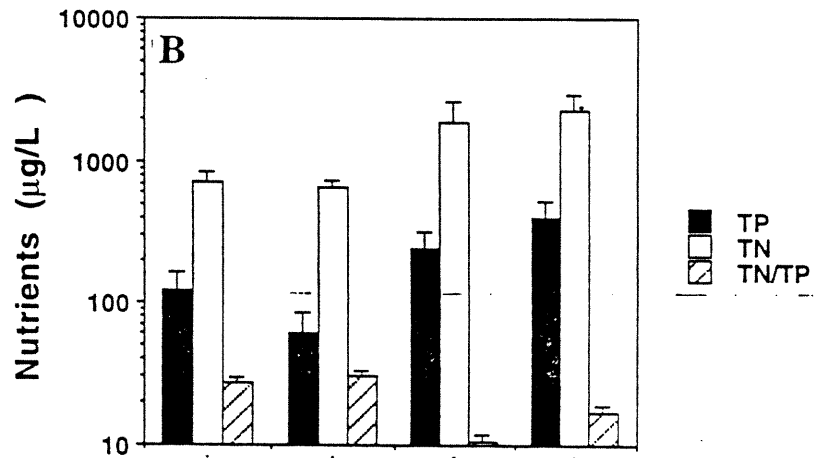
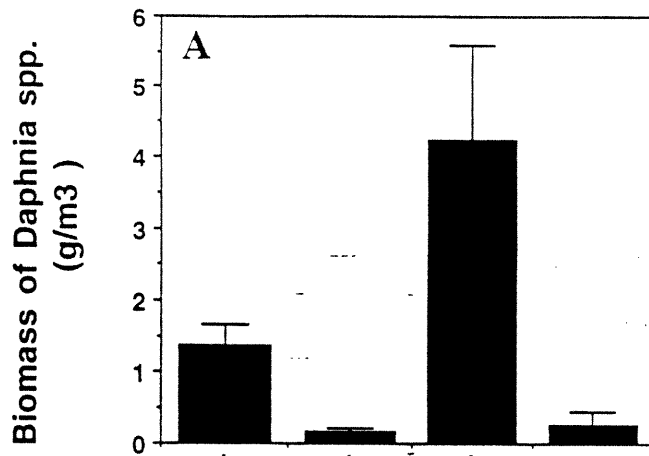
The CCA showed the relative importance of *Daphnia* in regulating the taxonomic distribution of blue-greens in relation with others physical and chemical variables. Among the eight variables used in the study, the following six revealed significant correlation with the distribution of the four blue-green taxa (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Oscillatoria*, *Microcystis*): average depth, Secchi depth/thermocline depth ratio, total phosphorus, *Daphnia* biomass, Secchi depth and thermocline depth (Table 3). This group of six variables explained 61% of the variance associated within the distribution of the four blue-green taxa. Among all the variables, the mean depth expressed the highest percent variance (17%). The TN:TP ratio did not seem to have significant predictive value for the model.

Of the four taxonomic matrix variables, the three first axes were canonical. Three canonical axes seemed to be significant and the percentages of total variation explained by each of these axes were: Axis 1 (27%;  $p < 0.001$ ), Axis 2 (18%;  $p < 0.001$ ) and Axis 3 (16%;  $p < 0.01$ ) (Table 4). The first three axes were the canonical ones and accounted for an overall 61% of the species matrix variation. Figure 3(a et b) showed 1X2 and 1X3 enlargement for the canonical analysis of correspondence. The resemblance between the different variables was indicated by the proximity of points in the three-dimensional space.

*Oscillatoria* developed well in ecosystems with high mean depth. Also, *Oscillatoria* seemed to be associated with ecosystems where light penetration (Secchi depth) were high and where the mixed zone were very deep. However, these three variables exhibited strong correlation among themselves: mean depth and thermocline depth ( $r^2=0.76$ ), thermocline depth and Secchi depth ( $r^2=0.62$ ), and mean depth and Secchi depth ( $r^2=0.52$ ) (Table 5). These factors are certainly directly influenced by the morphometry of the ecosystems. Even if

the mixed zone and Secchi depth seemed linked to the presence of *Oscillatoria*. the water-column stability index (SD/Zth) did not favor *Oscillatoria*. *Microcystis* and *Oscillatoria* seemed to have strong dependence on the concentration of total phosphorus. In addition, *Oscillatoria* seemed to be less tolerant of *Daphnia*'s presence, as indicated by low densities or biomass in the high *Daphnia* ecosystems. Note that the directional arrow for *Oscillatoria* was completely opposite to that of *Daphnia* in the three dimensional space. The dominance of *Microcystis* appeared to be limited greatly by the concentration of total phosphorus. Neither the presence of *Daphnia*, nor the depth nor the water-column stability were associated with the dominance of *Microcystis*. *Anabaena* dominance seemed to be associated with greater water-column stability (SD/Zth). They were also favored in ecosystems with high water transparency, but did not show significant dependence on the concentration of total phosphorus or on the *Daphnia* biomass. *Aphanizomenon* development was greatly encouraged by the presence of *Daphnia*. *Aphanizomenon* did not dominate in deep lakes and appeared to prefer low light conditions.

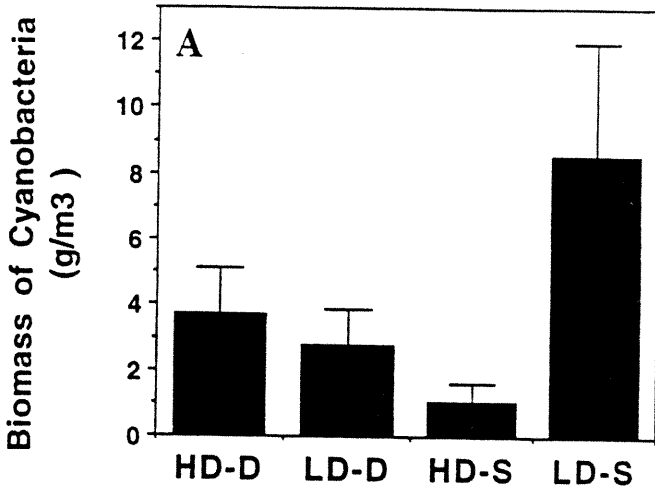
**Figure 1.** Physical, chemical and biological characteristics (mean  $\pm$  SE) among the four different categories of lake ecosystems (HD-D, LD-D, HD-S, and SD-S): **A.** Biological variable: *Daphnia* biomass **B.** Chemical variables: total phosphorus (TP), total nitrogen (TN), TN/TP ratio. **C.** Physical variables: mean depth (Zm), thermocline depth (Zth), Secchi depth (SD), stability (SD/Zth). Description of lake categories: HD-D= Ecosystems with high *Daphnia* biomass, LD-D = Deep ecosystems with low *Daphnia* biomass, HD-S = Shallow ecosystems with high *Daphnia* biomass, LD-S = Shallow ecosystems with low *Daphnia* biomass. Number of data for each histogram is presented in Table 2.



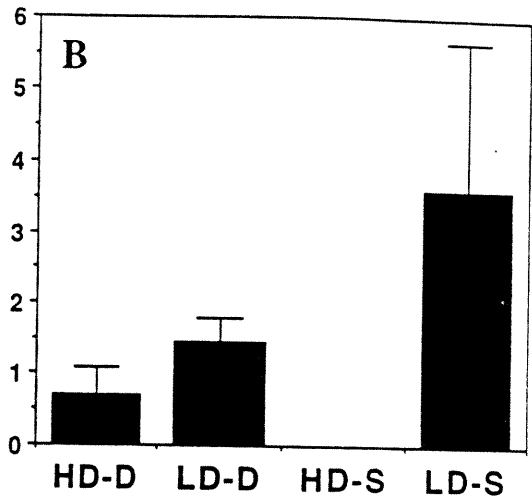
**Figure 2.** Contrast (mean  $\pm$  SE) of summer biomass for the four important taxa of blue-green algae (*Anabaena*, *Oscillatoria*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*) among four categories of lake ecosystems. Description of lake categories and the number of cases used are same as in Figure 1.



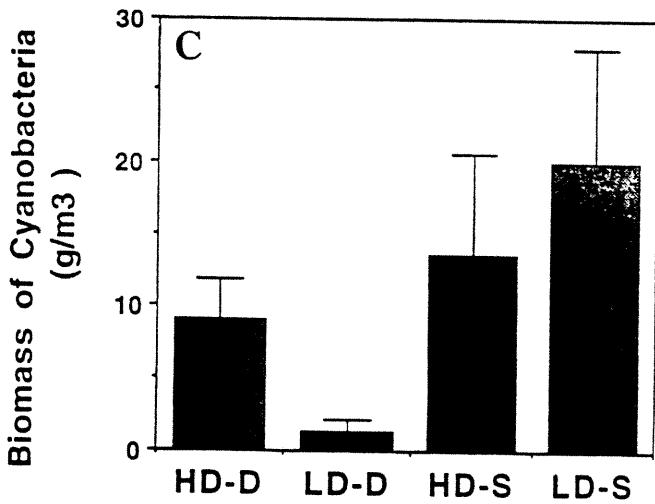
*Anabaena spp.*



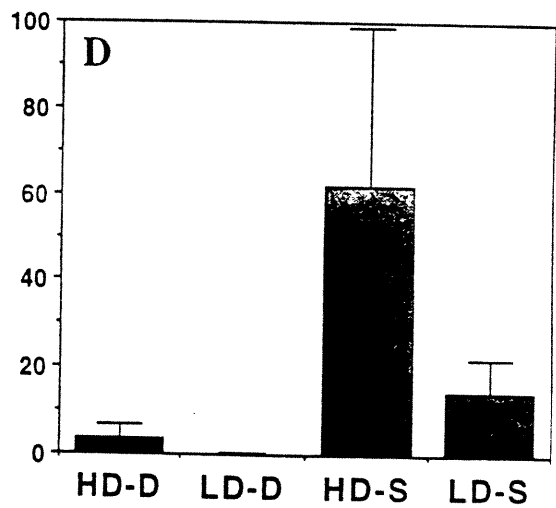
*Oscillatoria spp.*



*Microcystis spp.*



*Aphanizomenon spp.*



**Table 2.** Comparison of physical, chemical and biological variables among ecosystems with high *Daphnia* biomass (HD) versus low *Daphnia* biomass (LD) for deep versus shallow water-column depth.

Variables	in deep lakes (DE)		in shallow lakes (SH)	
<i>Daphnia</i> biom.	<0.001	(n=75)	<0.001	(n=24)
Total phosphorus	ns.	(n=88)	ns.	(n=34)
Total Nitrogen	ns.	(n=67)	ns.	(n=19)
Ratio TN/TP	ns.	(n=67)	<0.03	(n=19)
Zn	ns.	(n=114)	ns.	(n=35)
Zth	<0.01	(n=99)	ns.	(n=35)
SD	ns.	(n=83)	ns.	(n=30)
SD/Zth	<0.01	(n=76)	ns.	(n=30)
<i>Aphanizomenon</i>	ns.	(n=12)	ns.	(n=8)
<i>Microcystis</i>	<0.01	(n=25)	ns.	(n=15)
<i>Anabaena</i>	ns.	(n=30)	ns.	(n=5)
<i>Oscillatoria</i>	<0.02	(n=51)	<0.03	(n=4)

ns = not significant (>0.01)

**Table 3.** Variance explained by the environmental variables retained by the forward selection procedure. Abbreviations are: Zm = mean depth), SD/Zth = water-column stability, TP = total phosphorus, Dap = *Daphnia* biomass, SD = Secchi depth and Zth = thermocline depth.

	Forward selection of variables:	% of variance explained by the selected variables	P-Value
1	Zm	17 %	<0.001
2	SD/Zth	16 %	<0.001
3	TP	14 %	<0.001
4	Dap	9 %	<0.01
5	SD	4 %	<0.02
6	Zth	2 %	<0.05
7	TN	-	ns.
8	TN/TP ratio	-	ns.
	Sum	61%	

ns = non significant

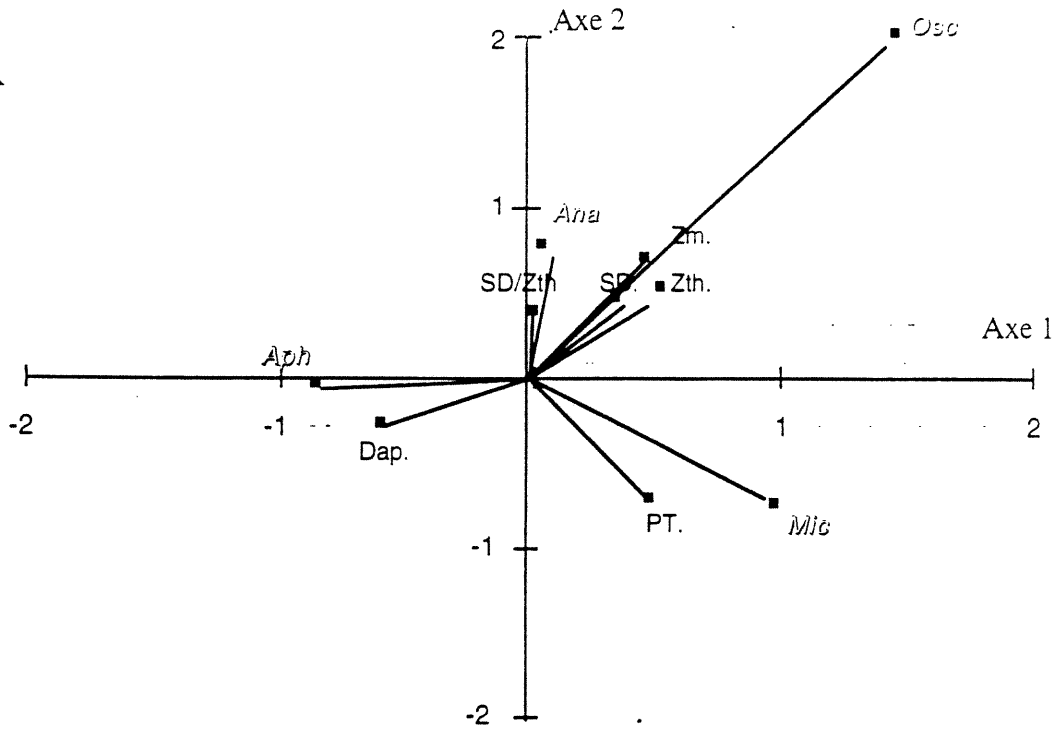
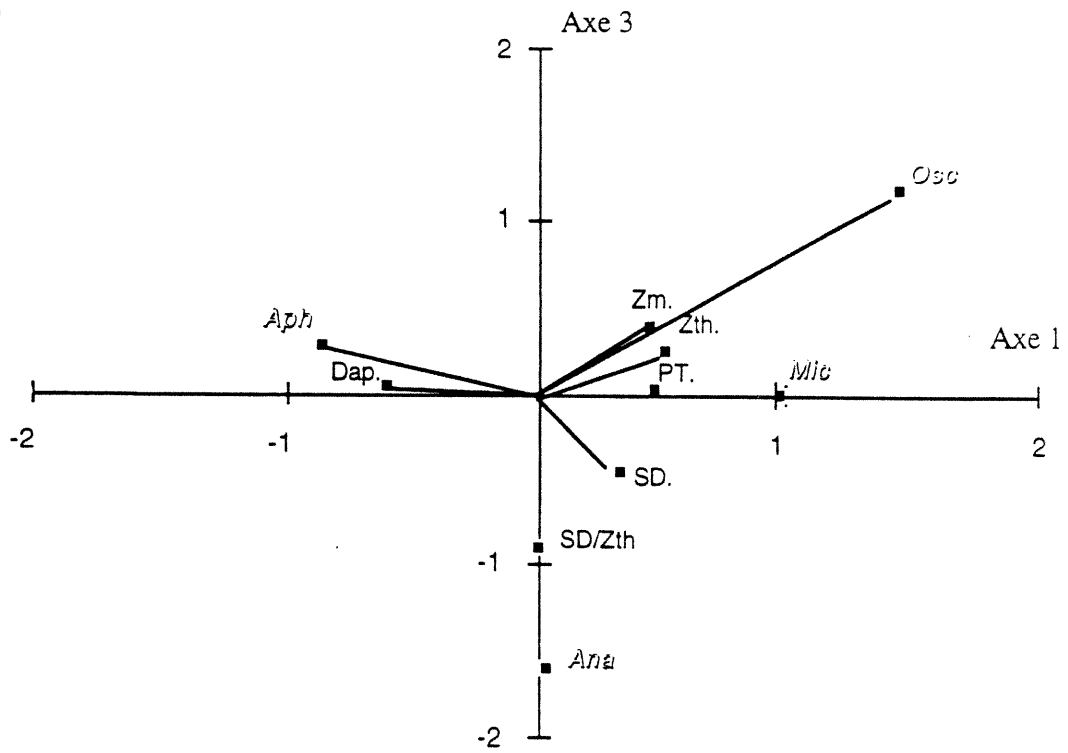
**Table 4.** The eigenvalues for the three canonical axes.

	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Total inertia
Eigenvalues	0.808	0.551	0.475	
Species-environment correlation	0.899	0.742	0.689	
Cumulative percentage variance				
-of species data	26.9	45.3	61.1	
-species-environment relation	44.1	74.1	100	
Total variance explained	26.9%	18.4%	15.8%	
P-value	<0.001	<0.001	<0.01	
Sum of total variance explained by axes				61.1%
Sum of all unconstrained eigenvalues				3
Sum of all canonical eigenvalues				1.833

**Table 5.** Weighted correlation matrices for the variables retained by canonical forward selection procedure. Abbreviations are same as in Table 4.

Zth	1						
Zm	0.76	1					
SD/Zth	-0.05	-0.05	1				
SD	0.62	0.52	0.59	1			
TP	-0.15	-0.21	-0.25	-0.23	1		
Dap	-0.14	-0.24	-0.1	-0.04	0.18	1	
	Zth	Zm	SD/Zth	SD	TP	DAP	

**Figure 3.** Canonical correspondence analysis (CCA) ordination biplots of environmental factors and Cyanobacteria genus. A. Axis 1-2. B. Axis 2-3. The environmental factors that passed the forward selection procedure are used in this analysis. Abbreviations: thermocline depth (Zth), mean depth (Zm), Secchi depth/ thermocline depth ratio (SD/Zth), Secchi depth (SD), total phosphorus (TP), *Daphnia* biomass (Dap).

**A****B**

## Discussion

### Influence of physical factors

Our results show that physical variables were very important in affecting the distribution of blue-green taxa among temperate lake ecosystems. *Oscillatoria* is strongly favored in lakes having a deeper mean depth. Lakes with stratified water columns (transparent to light), but with low SD/Zth ratio (strong turbulence) and with a high phosphorus load tend to promote *Oscillatoria* (Figure 3). Indeed, *Oscillatoria* tends to be found in the metalimnion of turbulent and transparent lakes (Reynolds and Walsby 1975). It seems that *Oscillatoria* could adjust its density of the metalimnion of nutrient rich lakes (Walsby and Reynolds 1980). To grow, *Oscillatoria* adapts relatively better in a setting with little light intensity and low temperatures than the three other types of Cyanobacteria used in our analysis (Reynolds 1990).

As for *Anabaena*, *Microcystis* and *Aphanizomenon*, it has often been mentioned that they are linked with lake stability (Sd/Zth). The stability of the water column is certainly the more important factor to explain the presence of *Anabaena*. They tend to float to the surface of lakes having little wind and strong vertical stability. Their growth at the base of the photic layer in deep lakes allows them an access to nutrients while not drawn to the hypolimnion (Reynolds 1990). *Daphnia* can increase the water column stability (SD/Zth) and thus encourage these three species (Figure 3). *Aphanizomenon* is particularly well adapted to lakes having shallow average depths with shallow euphotic and mixing depths. In conclusion, mean depth and the Secchi depth /thermocline depth ratio (SD/Zth) seem to be associated with the dominance of all four taxa of blue-greens among temperate lakes (Table 3).



## Influence of chemical factors

The concentration of TP seems to be a strong determinant of the biomass of blue-green taxa in temperate lakes. It is interesting to note that neither the total nitrogen/total phosphorus ratio (TN/TP) nor the concentration of total nitrogen (TN) seem to be strong variables determining the taxonomic distribution of blue-greens among the lake ecosystems used in this analysis. Perhaps the overwhelming influence of total phosphorus on blue-greens cancels the effect of TN:TP ratio because the TP and TN:TP are strongly correlated (Downing and McCauley 1992). Some authors suggest that the distribution of blue-greens is encouraged by a low TN:TP ratio, especially the nitrogen fixing taxa like *Aphanizomenon* and *Anabaena* (Pick and Lean 1987; Sommer 1989). In our study, the increase in TP seems to be a more important variable than the decreasing TN:TP ratio in explaining the variation in blue-green taxa among temperate lakes. It also appears that nitrogen fixation is a phenomenon associated with high TP or hypereutrophic lakes (Stewart and Alexander 1971). In the following sections, we discuss if the dominances of nitrogen fixing blue-green taxa in hypereutrophic lakes are simply a function of high TP or if it is also a function of complex interactions among physical, chemical and biological factors.

Results from canonical analysis suggest that *Microcystis* dominate among lakes with stable water column only if they receive regular and high phosphorus loading (Fig. 3). The growth of *Microcystis* appears to depend on large quantities of total phosphorus in the epilimnetic zone; *Oscillatoria* seem equally dependent on large quantities of total phosphorus in the metalimnetic zone. Due to their colonial and round form, a small surface/volume ratio makes *Microcystis* a poor competitor for nutrients (Reynolds 1984).

## Influence of biological factors

Biological variables had less impact on the taxonomic distribution of blue-greens than physical and chemical variables. We found that blue-green algae tend to develop a larger biomass in the presence of *Daphnia* than in the absence of *Daphnia* (Fréchette et al. submitted). Indeed, the grazing intensity on nanoplankton will allow the large and not easily grazed algae to compete more effectively for dissolved nutrients (Mazumder et al. 1988). Because colonial blue-greens have a low surface/volume ratio, their capacity to compete for nutrients is rather weak. However, under a high grazing intensity by *Daphnia* on small algae, colonial and filamentous blue-greens can take advantage of dissolved nutrients, especially in nutrient rich ecosystems. Except for *Oscillatoria*, *Daphnia* has a positive influence on the other three blue-green taxa in deep lakes, particularly on the large colonial forms like *Microcystis* and *Aphanizomenon*. Among the shallow lake ecosystems, *Aphanizomenon* appear to be the only taxa encouraged by *Daphnia*. *Microcystis*, however, tolerates well the presence of *Daphnia*. *Anabaena*, and especially, *Oscillatoria* tend to have significant difficulties in forming blooms in shallow lakes with the high density of large *Daphnia*, probably due to a very high intensity of direct grazing pressure on the blue-greens (Fig. 2).

Algal dimensions seem to be largely responsible for *Daphnia*'s ability to coexist with blue-green algae in shallow lakes. Indeed, *Daphnia* grazing seems to depend on the algal size and form (Burns 1968 a, b; Ferguson et al. 1982). *Aphanizomenon* and *Microcystis* can easily develop huge colonies whereas the mono-filamentous algae as *Anabaena* and *Oscillatoria* have more difficulties to develop colonies. *Aphanizomenon* and *Microcystis* may often have dimensions larger than the labial openings of *Daphnia* (Ferguson et al. 1982). The long rectilinear filaments could be more easily grazed by *Daphnia*, which may make it more difficult for *Daphnia* to use blue-greens as food under the blooms of colonial

forms than under the blooms of filamentous forms. Also, it may be possible that the shape of algae, such as the helicoidal form *Anabaena* blooms, serves as a good defense against *Daphnia* grazing.

Non colonial algae (mono-filamentous algae) present major inconvenience in taking advantage of *Daphnia* because: (1) In the presence of filamentous blue-greens, the congestion of filtration system causes an energy loss linked to the filtration by *Daphnia*. Thus, *Daphnia* does not easily develop in the presence of filamentous algae. (2) The toxicity of certain blue-green taxa has often been suggested to impair the defense mechanism and eventual increase in mortality of *Daphnia* (Lampert 1987). Toxin production varies greatly among the different blue-green taxa, however.

Based on our observation reating *Daphnia* impact in shallow versus deep lakes, it is logical to favor the presence of large grazers such as *Daphnia* in order to control blue-greens in shallow lakes on a short-term basis. Unfortunately, a good number of such experiments have failed in their attempts to reduce blue-green biomass. The failures can be partially explained by the capacity of certain blue-green taxa, such as *Aphanizomenon* and *Microcystis*, to favorably respond to the presence of large *Daphnia*. We anticipate that on a long-term basis, fish biomanipulation will not be an effective method in lake management. We have also demonstrated that the dominance of each of the four major blue-green taxa are determined by a complex interaction of physical, chemical and biological factors, and that each of the four taxa does not respond similarly to the same factor under contrasting ecosystem depth or under contrasting grazer communities. Regardless of the complexity, we have been at least partly successful in describing the association of each of the four blue-green taxa with certain combination of physical, chemical and biological factors.

## References

- Aasa, R. 1970. Plankton I Lilla Ullevifjorden. Akademisk avhandling. 61 p.
- Andersson, G., H. Berggren, G. Cronberg, and C. Gelin. 1978. Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. *Hydrobiologia*. 59: 9-15.
- Barica, J. 1975. Collapses of algal blooms in prairie pothole lakes: their mechanism and ecological impact. *Verhandlungen der internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 19: 606-615.
- Benndorf, J., H. Kneschke, K. Kossatz and E. Penz. 1984. Manipulation of the pelagic food web by stocking with predacious fishes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 69: 407-428.
- Benndorf, J., H. Schultz, A. Benndorf, R. Unger, E. Penz, H. Kneschke, K. Kossatz, R. Dumke, U. Hornig, R. Kruspe, and S. Reichel. 1991. Food-web Manipulation by Enhancement of Piscivorous Fish Stocks: Long-term Effects in the Hypertrophic Bautzen Reservoir. *Limnologica*.
- Boers, P., L.V. Ballegooijen, and J. Uunk. 1991. Changes in phosphorus cycling in a shallow lake due to food web manipulations. *Freshwater Biology*. 25: 9-20.
- Borcard, D., and A. Buttler. 1994. *Ecologie numérique. chap 8 ordination sous contrainte*. Suisse. Institut de biologie. Université de Neuchatel.
- Burns, C. W. 1968. The relationship between bodysize of filter feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnol. Oceanogr.* 13: 675-678.
- Carmichael, W.W. 1981: *The water environment: algal toxins and health*. New York, Plenum Press.
- Carpenter, S.R., J.F. Kitchel, J.R. Hodgson, P.A. Cochran, J.J. Elser, M.M. Elser, D.M. Lodge, D. Kretchmer and X. He. 1987. Regulation of lake primary production by food web structure. *Ecology*, 68 (6): 1863-1876.

- Carpenter, S.R., D.L. Christensen, J.J. Cole, K.L. Cottingham, X. He, J.R. Hodgson, J.F. Kitchell, S.E. Knight, M.L. Pace, D.M. Post, D.E. Schindler, and N. Voichick. 1995. Biological control of eutrophication in lakes. *Environ. Sci. Technol.* 29: 784-786.
- Carter, J.C.H., W.D. Taylor, and C. Tudorancea. 1995. A horizontal gradient in zooplankton community structure, and its implications for the relationships among mesozooplankton, microzooplankton, and phytoplankton. *Arch. Hydrobiol.* 133 (2): 197-222.
- Christoffersen, K., B. Riemann, A. Klynsner, and M. Sondergaard. 1993. Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water. *Limnol. Oceanogr.* 38(3): 561-573.
- De Bernardi, R., and G. Guissani. 1990. Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? An overview. *Hydrobiologia.* 200/201: 29-41.
- De Bernardi, R., P. Guilizzoni, A. M. Nocentini, D. Ruggiu, and C. Saraceni. 1974. Caratteristiche biologiche. Chapter 3 *in* : Popolamento (Lago d'endine ): 150-252.
- Downing, J.A., and E. McCauley. 1992. The nitrogen: phosphorus relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 37(5). 936-945.
- Dumont, H.J., I.V. De Velde, and S. Dumont. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda, and Rotifera from the plankton, periphyton, and benthos of continental waters. *Oecologia* 19: 75-97.
- Eckartz-Nolden, G., and M. Nolden. 1992. Food web control: an enclosure experiment. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 38: 329-348.
- Faafeng, B.A., and A. Brabrand. 1990. Biomanipulation of a small, urban lake- removal of fish exclude bluegreen blooms. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 597-602.
- Faafeng, B. A. and J. P. Nilssen, 1981. A twenty year study of eutrophication in a deep, soft-water lake. *Verh. int. Ver. Limnol.* 21: 412-424.
- Faafeng, B.A, D.O. Hessen, A. Braband, and J.P. Nilssen. 1990. Biomanipulation and food-web dynamics- the importance of seasonal stability. *Hydrobiologia.* 200/201: 119-128.

- Ferguson, A.J.D., J.M. Thompson, and C.S. Reynolds. 1982. Structure and Dynamics of zooplankton communities maintained in closed systems, with special reference to the algal food supply. *Journal of Planktonic Research*. 4: 523-43.
- Ferrari, I., and O. Rossi. 1976. Composition and seasonal succession of the zooplankton in lake Mergozzo (Northern Italy). *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 33: 85-104.
- Flett, R.J., D.W. Schindler, R.D. Hamilton, and N.E.R. Campbell. 1980. Nitrogen Fixation in Canadian Precambrian Shield Lakes. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 37: 494-505.
- Gliwicz, Z. M., and W. Lampert. 1990. Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of blue- green filaments. *Ecology*. 71(2): 691-702.
- Gulati, R.D. 1990. Zooplankton structure in the Loosdrecht lakes in relation to trophic status and recent restoration measures. *Hydrobiologia* 191: 172-188.
- Hanson, M.A., and G.B. Butler. 1990. Early responses of plankton and turbidity to biomanipulation in a shallow prairie lake. *Hydrobiologie*. 200/201: 317-327.
- Harris, G.P., 1978. Photosynthesis, production and growth: the physiological ecology of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. Beih., Ergebn. Limnol.* 10: 1-171.
- Holtan, H. 1979. The Lake Mjosa story. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 13: 242-258.
- Horn, W., and H. Horn. 1995. Interrelationships between crustacean zooplankton and phytoplankton. *Hydrobiologia* 307: 231-238.
- Hrbacek, J. 1964. Contribution to ecology of water-bloom-forming-blue-green algae. *Aphanizomenon flos aquae* and *Microcystis aeruginosa*. *Verh. Internat. Verein. Limnol. Stuttgart. Feb. vol-xv, p.837-846.*
- Jeppesen, E., M. Sondergaard, E. Mortensen, P. Kristensen, B. Riemann, H. J. Jensen, J. P. Muller, O. Sortkjaer, J. P. Jensen, K. Christoffersen, S. Bosselmann, and E. Dall. 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic temperate lakes 1: cross-analysis of three Danish case-studies. *Hydrobiologia* 200/201: 205-218.
- Jumppanen, K. 1976. Effects of waste waters on a lake ecosystem. *Ann. Zool. Fennici.* 13: 85-

138.

- Kasprzak, P., L. Krienitz, and R. Koschel. 1993. Changes in the plankton of lake Feldberger Haussee (Germany, Mecklenburg-Vorpommern) in response to biomanipulation. *Arch. Hydrobiol.* 128 (2): 149-168.
- Langeland, A., J. Koksvik, Y. Olsen, and H. Reinertsen. 1987. Limnocorral experiments in a eutrophic lake- effects of fish on the planktonic and chemical conditions. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 34 (1): 51-65.
- Lampert, W. 1987. Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand J. Mar. Freshwat. Res.* 21: 483-490.
- Leah, R.T., B. Moss, and D.E. Forrest. 1980. The role of predation in causing major changes in the limnology of a hyper-eutrophic lake. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 65(2): 223-247.
- Lyche, A., B.A. Faafeng, and A. Brabrand. 1990. Predictability and possible mechanisms of plankton response to reduction of planktivorous fish. *Hydrobiologia* 200/201: 251-261.
- Lynch, M., and J. Shapiro. 1981. Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 26: 86-102.
- Matveev, V., L. Matveeva, and G.J. Jones. 1994. Study of the Ability of *Daphnia carinata* King to Control Phytoplankton and Resist Cyanobacterial Toxicity: Implications for Biomanipulation in Australia. *Aust. J. Freshwater Res.* 45: 889-904.
- Mazumder, A., D.J. McQueen, W.D. Taylor, and D.R.S. Lean. 1988. Effects of fertilization and planktivorous fish (yellow perch) predation on size-distribution on phosphorus and assimilated phosphate: large enclosure experiments. *Limnology and Oceanography* 33: 421-430.
- McQueen, D.J., and J.R. Post. 1988. Cascading trophic interactions: uncoupling at zooplankton-phytoplankton link. *Hydrobiologia* 159: 277-296.
- Meijer, M.-L., E.H. van Nes, E.H.R.R. Lammens, R.D. Gulati, M.P. Grimm, J. Backx, P.

- Hollebeek, E.M. Blaauw, and A.W. Breukelaar, 1994. The consequences of a drastic fish stock mreduction in the large and shallow Lake Wolderwijd. The Netherlands. Can we understand what happened? *Hydrobiologia* 275/276: 31-42.
- NIVA. Norwegian Institute for Water Research, Reports No 1117, 1879, 2132 (in Norwegian).
- Nost, T., and J.I. Koksvik, 1981. Ferskvannsbiologiske og hydrografiske undersokelser i Snasavatnet 1980 ( in Norwegian ). Det Kongelige Videnskabers Selskap. Museet. Rapport Zoologisk serie 1981-19.
- Pick, R.P., and D.R.S. Lean. 1987. The role of macronutriments (C, N, P) in controlling cyanobacterial dominance in temperate lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* Vol 21: 425-434.
- Porter, K.G., and J.D. Orcutt, jr. 1980. Nutritional adequacy, manageability, and toxicity as factors that determine the food quality of blue-green algae on *Daphnia*. *Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Symp.* 3: 268-281.
- Proulx, M., F.R. Pick, A. Mazumder, P.B. Hamilton, and D.R.S. Lean. 1996. Effects of nutrients and planktivorous fish on the phytoplankton of Shallow and Deep aquatic systems. *Ecology*. 77(5): 1556-1572.
- Reinertsen, H., and Y. Olsen, 1984. Effects of fish elimination on the phytoplankton community of an eutrophic lake. *Verh. int. Ver. Limnol.* 22: 649-657.
- Reinertsen, H., A. Jensen, J.I. Koksvik, A. Langeland, and Y. Olsen. 1990. Effects of fish removal on the limnetic ecosystem of a eutrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 166-173.
- Reynolds, C.S., and A.E. Walsby. 1975. Water blooms. *Biol. Rev.* 50: 437-481.
- Reynolds, C.S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge. 384 p.
- Reynolds, C.S. 1990. Temporal scales of variability in pelagic environments and the response of phytoplankton. *Freshwat. Biol.* 23: 25-53.



- Rognerud, S., and G. Kjellberg. 1990. Long-term dynamics of the zooplankton community in Lake Mjosa, the largest lake in Norway. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 580-585.
- Ruggin, D., and C. Saraceni. 1974. Popolamento fitoplanctonico e produzione primaria. In: L. Barbanti et al. ed. *Indagini ecologiche sul Lago D'Endine*. Ed. Ist. Ital. Idrobiol. p. 151-163.
- Sanni, S., and S.B. Waervagen. 1990. Oligotrophication as a result of planktivorous fish removal with rotenone in the small, eutrophic lake Mosvatn, Norway. *Hydrobiologie* 200/201: 263-274.
- Schindler, D.W. 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science (Wash.,DC)*. 195: 260-262.
- Schoenberg, S.A., and R.E. Carlson. 1984. Direct and indirect effects of zooplankton grazing on phytoplankton in a hypereutrophic lake. *Oikos* 42: 291-302.
- Shapiro, J., and D.I. Wright. 1984. Lake restoration by biomanipulation. Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwater Biology*. 14: 371-383.
- Skogheim, O.K., and S. Rognerud. 1978. Recent changes in plankton communities and present trophic state of lake Steinsfjord. *Arch. Hydrobiol.* 83 (2). 179-199.
- Smith, V.S. 1983. Low Nitrogen to phosphorus Ratios Favor Dominance by Blue-green Algae in lake Phytoplankton. *Science* 221: 669-671.
- Smith, V.H. 1985. Predictive models for the biomass of blue-green algae in lakes. *Water Resour. Bull.* 21: 433-439.
- Smith, V. H. 1986. Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in Lake Phytoplankton. *Can.J. Fish. Aquat.Sci.* 43: 148-152.
- Smith, A.D., and J.J. Gilbert. 1995. Relative susceptibilities of rotifers and cladocerans to *Microcystis aeruginosa*. *Arch. Hydrobiol.* 132 (3). 309-336.
- Sommer, U. 1989. *Plankton ecology: Succession in Plankton Communities*. Brock/ Springer series in contemporary Bioscience. Springer-Verlag, 369p.
- Sommer, U., Z.M. Gliwicz, W. Lampert, and A. Duncan. 1986. The PEG-model of seasonal

- succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106: 432-471.
- Sondergaard, M., E. Jeppesen, E. Mortensen, E. Dall, P. Kristensen, O. Sortkjaer. 1990. Phytoplankton biomass reduction after planktivorous fish reduction in a shallow, eutrophic lake: a combined effect of reduced internal P-loading and increased zooplankton grazing. *Hydrobiologia* 200/201: 229-240.
- Stewart, and G. Alexander. 1971. Phosphorus availability and nitrogenase activity in aquatic blue-green algae. *Freshwat. Biol.* 1971, Volume 1 pp. 389-404.
- Taguchi, S., and M. Fukuchi. 1975. Filtration rate of zooplankton community during spring bloom in Akkeshi Bay. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 19:145-164.
- Ter Braak, C.J.F. 1990. Update notes: CANOCO version 3.10. Agricultural Mathematics Group, Wageningen.
- Thomann, R.V., and J.A. Mueller. 1987. Principle of surface water quality modeling and control. Harper and Row publisher. NY, 644 p.
- Van Donk, M.P. Grimm, R.D. Gulati, and J.P.G. Klein Breteler. 1990a. Whole-lake food-web manipulation as a means to study community interactions in a small ecosystem. *Hydrobiologia.* 200/201:275-289.
- Van Donk, E., R.D. Gulati, and M.P. Grimm. 1990b. Restoration by biomanipulation in a small hypertrophic lake: first-year results. *Hydrobiologia* 191: 285- 295.
- Vanni, M.T., and D. Findlay. 1990. Trophic cascades and phytoplankton community structure. *Ecology.* 71: 921-937.
- Varis, O., 1993. Cyanobacteria dynamics in a restored Finnish lake: a long term simulation study. *Hydrobiologia.* 268: 129-145.
- Walsby, A.E., and C.S. Reynolds. 1980. Sinking and floating. In: *Physiological ecology of phytoplankton.* Morris I. (ed), *Studies in Ecology* 7. Blackwell Oxford: 371-412.
- Watson, S., E. McCauley, et J.A. Downing. 1992. Sigmoid relationships between phosphorus, algal biomass, and algal community structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 2605-2610.
- Watson, S., E. McCauley, et J.A. Downing. 1997. Patterns in phytoplankton taxonomic

composition across temperate lakes of differing nutrient status. *Limnol. Oceanogr.* 42(3): 487-495.

Wilkinson, L. 1991. SYSTAT: the system for statistics. Systat Inc., Evanston, Ill.

Yan, N.D., and C. Lafrance. 1984. Responses of acidic and neutralized lakes near Sudbury, Ontario, to nutrient enrichment. 459-521.

Yan, N.D., and G.E. Miller. 1984. Effects of deposition of acids and metals on chemistry and biology of lakes near Sudbury, Ontario. Edited by Jerome Nriagu. 243- 282.

Zutshi, D.P. 1976. Phytoplankton productivity algal dynamics and trophic status of lake Mergozzo (Northern Italy). *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 33: 221-256.

## **Discussion générale**

## Discussion

### - 1 -

Cette étude a permis de mieux comprendre l'influence de l'intensité de broutage, du phosphore et de la profondeur sur la relation entre *Daphnia* et la biomasse de Cyanobactéries (algues bleues) dans les lacs. Ces trois variables joueraient un rôle important dans le contrôle par *Daphnia* sur le développement de ces algues indésirables et le succès éventuel d'une biomanipulation.

#### 1- L'intensité de broutage

Les lacs naturels qui ont supporté une forte biomasse de *Daphnia*, ont favorisé la croissance des Cyanobactéries comparativement aux lacs ou enclos qui n'ont pas supporté une forte biomasse de *Daphnia* (Figure 3; Tableau 3). Dans les lacs naturels, la variable "présence ou absence de brouteurs" a permis d'améliorer le pouvoir de prédiction sur la biomasse d'algues bleues. *Daphnia* et le phosphore total ont expliqué 73% de la variance inhérente associée à la biomasse de Cyanobactéries dans les lacs profonds (Figure 4; Tableau 3). Il est intéressant de mentionner que, dans les lacs plats, le phosphore et la présence ou non de *Daphnia* n'ont expliqué que 25% de la biomasse des Cyanobactéries.

Ce patron suggère que les petites algues diminueraient avec l'augmentation du broutage par *Daphnia*, ce qui pourrait accélérer l'effervescence des grandes algues non-broutées comme les Cyanobactéries, ces dernières pouvant alors mieux compétitionner pour les nutriments (Hrbacek 1964; Porter 1977; Lynch 1980; Reinertsen et Olsen 1984; De Bernardi et Giussani 1990; Van Donk et al. 1990). Il serait préférable pour *Daphnia* d'éviter les Cyanobactéries qui ne constituent pas une source intéressante de nourriture. La capacité

qu'ont les Cyanobactéries de former de grosses colonies ou de longs filaments les rendrait très réfractaires au broutage. En plus de résister mécaniquement au broutage par *Daphnia*, les Cyanobactéries ont une faible valeur nutritive et peuvent développer des toxines (Gliwicz 1990; Gliwicz et Lampert 1990).

Les systèmes biomanipulés (dans lesquels on a provoqué le développement d'une forte biomasse de *Daphnia*) auraient une biomasse de Cyanobactéries plus faible que les systèmes qui ne supportent pas une forte biomasse de *Daphnia* (Figure 3: Tableau 3). Comme dans les lacs naturels, la variable "présence ou absence de brouteurs" a permis d'améliorer le pouvoir de prédiction sur la biomasse d'algues bleues (Figure 4 et 5: Tableau 3). *Daphnia* et le phosphore total expliqueraient 75% de la variance inhérente reliée à la biomasse de Cyanobactéries dans les systèmes profonds. Dans les systèmes plats, le phosphore et la présence ou l'absence de *Daphnia* n'expliqueraient que 37% de la biomasse des Cyanobactéries.

Ce patron suggère que *Daphnia*, dans certaines conditions, peut réduire la croissance des Cyanobactéries par son pouvoir de filtration accru sur le phytoplancton de grande taille comme les Cyanobactéries (Shapiro and Wright 1984; Carpenter et al. 1987; Faafeng et Braband 1990; Vanni et Findlay 1990; Vanni et al. 1990). Les systèmes (lacs ou enclos) qui ont subi des biomanipulations présenteraient des conditions favorables au broutage direct par *Daphnia* sur les Cyanobactéries, conditions que l'on ne retrouve jamais en situation naturelle. La biomanipulation favorise une biomasse de *Daphnia* plus grande que ce que l'on retrouve en conditions naturelles, surtout dans les systèmes profonds (Tableau 2: ANOVA:  $p < 0.000$ ). Si la biomasse de *Daphnia* est supérieure à la capacité de support du milieu, les Cyanobactéries pourraient alors devenir une source potentielle inévitable de nourriture (Crowder et al 1988). Un rapport élevé entre la biomasse de *Daphnia* et la biomasse de phytoplancton améliorerait ainsi le succès d'une biomanipulation

(Fig. 6). Cependant, les interactions complexes entre le zooplancton et le phytoplancton peuvent prendre plusieurs années avant de s'établir (Frost et al. 1988). En effet, différents mécanismes adaptatifs pourraient intervenir pour contrecarrer les effets antagonistes du broutage (augmentation de la taille, formation de colonies, augmentation de toxines). En lac, le temps pourrait permettre à *Daphnia* et aux Cyanobactéries de développer des mécanismes d'évitement pour que chacun puisse tirer un maximum de profit des ressources disponibles. Nous croyons qu'à long terme, la formation de grosses colonies par *Aphanizomenon* et *Microcystis* pourrait être un moyen efficace pour les algues bleues de proliférer dans les lacs où vit *Daphnia*. (Fréchette et al. discussion 2).

## 2- Le phosphore total

Les Cyanobactéries seraient surtout fortement reliées à la quantité de phosphore dans les lacs tempérés nordiques (Figure 1:  $R^2=0.574$ ,  $n=194$ ). Le phosphore a expliqué à lui seul 57% de la variance inhérente à la biomasse de Cyanobactéries. L'équation de la régression linéaire est:

$$\mathbf{-2.852 \pm 0.02 + (1.35 \pm 0.01) \log TP}$$

Les grosses algues, comme les Cyanobactéries, ont des exigences élevées en phosphore, afin d'assurer les besoins énergétiques liés au maintien de leur taille. Elles ont également un faible rapport surface/ volume, ce qui les rendrait de moins bons compétiteurs que les petites algues quand le phosphore est limitant dans les lacs (Grover 1989). Mais le phosphore ne semble pas une variable explicative de la biomasse en algues bleues dans les lacs plats (Tableau 3). La profondeur, la présence de macrophytes, la bioturbation, la turbulence, sont tous des facteurs qui pourraient agir sur les Cyanobactéries et sur la

linéarité de la relation (Jeppesen et al. 1990).

Aussi, il se pourrait que le taux d'apport en phosphore soit une variable plus importante que le phosphore total pour expliquer la relation entre *Daphnia* et la biomasse de Cyanobactéries. Les apports en phosphore joueraient un rôle important dans la capacité qu'a *Daphnia* de cohabiter avec les Cyanobactéries. D'ailleurs, certains lacs aux apports relativement élevés en phosphore, et ayant un taux de renouvellement des eaux particulièrement rapide, ont réussi à développer une biomasse élevée de Cyanobactéries en présence d'une forte biomasse de *Daphnia*. Ces lacs ont été mis en évidence par un encadré à la figure 3. Des apports élevés en phosphore favoriseraient la biomasse des petites algues qui sont de bonnes compétitrices pour le phosphore dans les lacs (Grover 1989). Ce milieu riche en algues supporterait la croissance de grosses *Daphnia* au taux de broutage élevé. À leur tour, les espèces de grande taille comme les Cyanobactéries profiteraient plus facilement des ressources nutritives disponibles, non assimilées par le petit phytoplancton. La présence d'une forte biomasse de *Daphnia* permettrait donc aux Cyanobactéries de mieux compétitionner pour le phosphore (Hrbacek 1964; Porter 1977; Lynch 1980; Reinertsen et Olsen 1984; Van Donk et al. 1990; De Bernardi et Giussani 1990). Ainsi, la cohabitation entre *Daphnia* et les Cyanobactéries serait difficile dans les lacs qui reçoivent des apports faibles en phosphore.

Les faibles apports en phosphore que reçoivent généralement les enclos dans les expériences de biomanipulation, pourraient expliquer les différences d'intensité dans les relations entre les lacs naturels et les systèmes biomanipulés. Advenant que *Daphnia* ne puisse choisir les petites algues pour son alimentation, ce cladocère n'aurait d'autres choix que de s'alimenter des grosses Cyanobactéries pour subvenir à ses besoins.

Il se pourrait que la relation phosphore total- biomasse de Cyanobactéries soit de



type quadratique (Figure 1a). Mais la courbe Lowess indiquerait plutôt une relation sigmoïde comme celle trouvée par Watson et al. (1997) (Figure 1b). Les Cyanobactéries seraient particulièrement sensibles à des valeurs de phosphore se situant entre 20 et 40  $\mu\text{g/L}$  (pente maximale). La biomasse en algues bleues pourrait atteindre des valeurs moyennes de 9  $\text{g/m}^3$  au paroxysme de la courbe, quand le TP est d'environ 175  $\mu\text{g/L}$ . Pour des valeurs supérieures à 175  $\mu\text{g/L}$ , une augmentation de TP entraînerait une diminution de la biomasse des Cyanobactéries.

Or, plusieurs auteurs ont tenté d'expliquer la relation sigmoïde trouvée entre le phosphore total et la biomasse de Phytoplancton (McCauley et al 1989; Prairie et al. 1989; Watson et al. 1992). Le caractère sigmoïde de cette courbe pourrait, entre autres, correspondre au développement massif des Cyanobactéries associé à l'enrichissement. La forme plate de la courbe TP-Cyanobactéries dans la zone mésotrophique (20 à 30  $\mu\text{g/L}$ ) pourrait refléter une transition entre les lacs stratifiés et les lacs mélangés. Le régime de brassage jouerait un rôle important dans le développement des algues bleues et sa composition taxonomique (Jensen et al. 1994; Oliver 1994). Cette hypothèse rejoint les idées de Watson et al. (1992, 1997). Le zooplancton ne semble pas affecter la curvilinéarité de la relation (Figure 3B).

### 3- La profondeur

Les systèmes naturels ayant développé une grande biomasse de *Daphnia* ont supporté une biomasse de cyanobactéries significativement plus élevée dans les lacs profonds (Tableau 3:  $p < 0.0001$ ). Cependant, *Daphnia* n'affecte pas significativement la biomasse des cyanobactéries dans les lacs naturels peu profonds (Tableau 3:  $p = 0.463$ ). Grâce aux capacités qu'ont *Daphnia* et les Cyanobactéries de se mouvoir dans la colonne d'eau ou

par d'autres mécanismes d'exclusion, *Daphnia* éviterait peut-être plus facilement le contact direct avec les Cyanobactéries (moins comestibles) dans les lacs profonds, au profit des petites algues (plus comestibles).

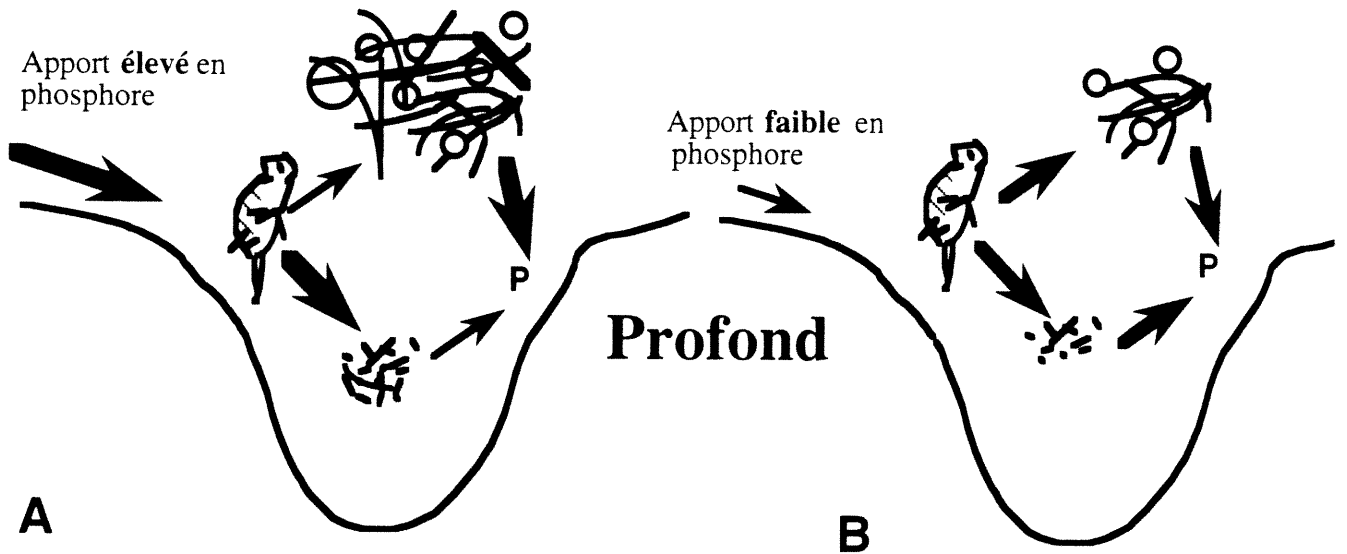
Les systèmes biomanipulés où l'on a favorisé *Daphnia* n'ont pas supporté une biomasse de Cyanobactéries significativement plus élevée dans les lacs profonds. En effet, la comparaison des droites de régression des deux catégories (forte biomasse de *Daphnia* vs faible biomasse de *Daphnia*) n'a pas démontré de différences significatives pour les systèmes profonds (Tableau 3: Ancova:  $p < 0.073$ ). Cependant, ce genre de biomanipulation serait une méthode efficace à court terme pour diminuer la biomasse des Cyanobactéries dans les lacs peu profonds (Tableau 3:  $p < 0.051$ ). Le succès d'une biomanipulation serait donc fortement relié à la profondeur du système (figures 4,5). Les mécanismes de migration verticale permettraient à *Daphnia* d'éviter le contact avec les Cyanobactéries, ce qui freineraient les effets du broutage direct par *Daphnia* sur les Cyanobactéries. Donc, dans des conditions où le contact direct entre ces deux taxons est obligé, le taux de broutage sur les Cyanobactéries pourrait être facilité (Shapiro and Wright 1984; Carpenter et al. 1987; Faafeng et Braband 1990; Vanni et Findlay 1990; Vanni et al. 1990).

La faible profondeur des enclos et des lacs dans lesquels les exercices de biomanipulation ont habituellement lieu expliquerait également les différences d'intensité dans les relations entre les lacs naturels et les systèmes biomanipulés. La profondeur moyenne est "moyennement" moins élevée dans les systèmes biomanipulés profonds (Tableau 2: ANOVA:  $p < 0.000$ ). Ainsi, *Daphnia* pourrait plus difficilement éviter le contact avec les Cyanobactéries par différents mécanismes d'exclusion en systèmes biomanipulés.

\*\*\*\*\*

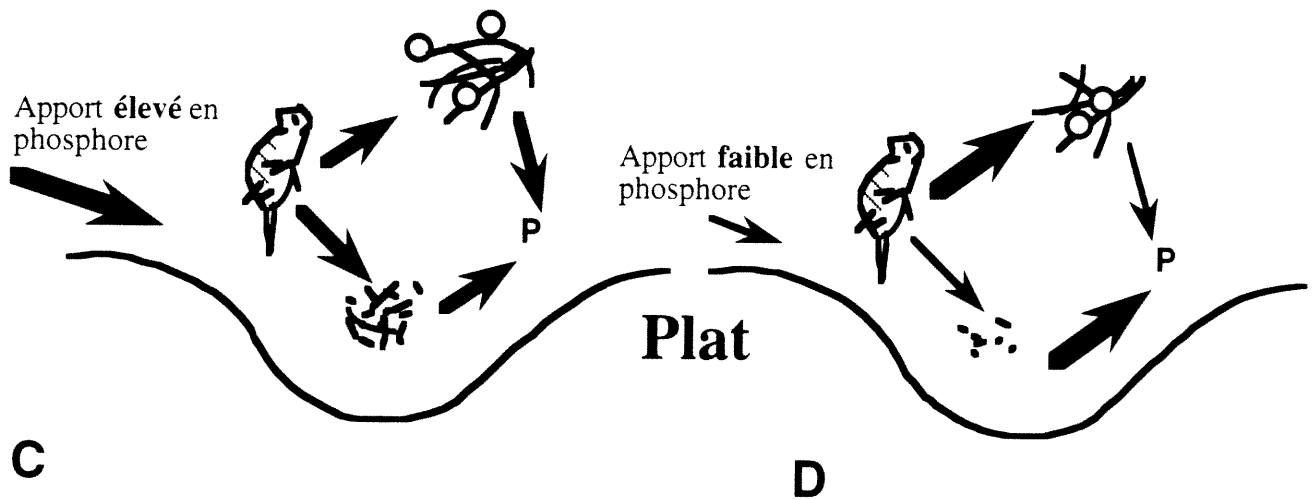
Nous avons voulu schématiser (Figure 1.1) l'influence relative de l'intensité de broutage, des apports en phosphore et de la profondeur sur la relation entre *Daphnia* et la biomasse de Cyanobactéries (algues bleues) dans les lacs. Les flèches marquent l'intensité des relations entre *Daphnia*, le petit et le gros phytoplancton ainsi que le phosphore dissous. La capacité de *Daphnia* de dominer certains lacs devrait être régulée en fonction de la quantité d'algues comestibles disponibles (en occurrence les petites algues) et de sa capacité à éviter les algues moins comestibles (les Cyanobactéries). Si *Daphnia* ne peut choisir les petites algues pour son alimentation, elle n'aurait alors aucun autre choix que de s'alimenter de Cyanobactéries. Comme le démontre le schéma, le développement des Cyanobactéries serait de plus en plus favorisé en présence de *Daphnia* à mesure que la profondeur des lacs et les apports en phosphore augmentent. Ces conditions limiteraient les interactions possibles entre *Daphnia* et les Cyanobactéries, et diminueraient au maximum les effets antagonistes du broutage. Les algues bleues tireraient alors avantage du phosphore disponible dans le milieu.

Figure 1.1. Intensité des relations trophiques entre *Daphnia*, les petites algues (+ comestibles), les grosses Cyanobactéries (- comestibles) et le phosphore dissout (p). Le modèle présente une schématisation du rôle joué par la profondeur et les apports en phosphore au niveau de la relation *Daphnia*-Cyanobactéries.



Interraction **faible** entre *Daphnia* et les Cyanobactéries

**Forte** assimilation du phosphore par les Cyanobactéries



Interraction **forte** entre *Daphnia* et les Cyanobactéries

**Faible** assimilation du phosphore par les Cyanobactéries

## Discussion

### - 2 -

Cette étude a permis de mieux comprendre comment *Daphnia* et certaines variables physiques et chimiques agissent sur la distribution de ses quatre principaux genres: *Anabaena* spp, *Aphanizomenon* spp, *Microcystis* spp, *Oscillatoria* spp.

Une analyse canonique par correspondance a été effectuée sur un ensemble de variables afin de mieux évaluer les facteurs responsables de la distribution des Cyanobactéries et de mieux comprendre leurs rôles. Nous avons placé sur trois axes canoniques significatifs, les points représentant les variables espèces et environnementales. Les trois premiers axes ont permis d'expliquer en tout 61 % de la variation de la matrice espèce (Tableau 3). Six variables environnementales ont été retenues par la procédure de sélection par étape pour expliquer la variance de la distribution des quatre genres de Cyanobactéries: la profondeur moyenne (Zm), le rapport profondeur de Secchi/ profondeur de mélange (DS/Zth), le phosphore total (PT), la forte biomasse de *Daphnia* (Dap), la profondeur de Secchi (DS) et la profondeur de mélange (Zth) (Tableau 2).

Les variables physiques, telles que la profondeur moyenne, la stabilité de la colonne d'eau (DS/Zth) et la profondeur de la thermocline, ont expliqué plus du tiers (35%) de la variance de la distribution de la matrice espèce (Tableau 2). Pour ce qui est des variables chimiques, seul le phosphore total s'est manifesté dans l'analyse canonique en expliquant 14% de la variance. Il est intéressant de mentionner que ni l'azote total, ni le rapport entre l'azote total et le phosphore total, ne se sont exprimés comme variable explicative de la distribution des Cyanobactéries dans les lacs. Le phosphore total (PT) camoufle peut-être les effets du rapport entre l'azote total et le phosphore total (NT:PT) à cause de la forte

corrélation entre ces deux variables (Downing and McCauley 1992). Certains auteurs croient que la dominance des Cyanobactéries fixatrices d'azote est favorisée à des rapports NT/PT faibles (Smith 1983; Smith 1986). Dans notre étude, l'augmentation en phosphore a été une variable beaucoup plus importante que la diminution du rapport NT/PT. D'ailleurs, il serait probable que la fixation d'azote soit conditionnelle à de fortes concentrations en phosphore dans les lacs (Stewart et Alexander 1971).

### Impact physico-chimique

*Oscillatoria* croîtrait favorablement dans les lacs de forte transparence (DS) où la profondeur moyenne du lac ( $Z_m$ ) et de la thermocline ( $Z_{th}$ ) est grande (Figure 1). Il est à noter que ces trois variables sont fortement corrélées entre elles: entre  $Z_m$  et  $Z_{th}$  ( $r^2=0.76$ ),  $Z_{th}$  et DS ( $r^2=0.62$ ) et entre  $Z_m$  et DS ( $r^2=0.52$ ) (Tableau 4). Aussi, *Oscillatoria* affectionnerait les lacs où la colonne d'eau est suffisamment instable et qui reçoivent une quantité suffisamment élevée en phosphore total. En effet, certaines études ont démontré une tendance à trouver *Oscillatoria* dans le métalimnion des lacs transparents et turbulents (Reynolds et Walsby 1975). De plus, *Oscillatoria* pourrait ajuster sa densité à la couche métalimnétique, là où les nutriments sont nombreux (Walsby et Reynolds 1980). Enfin, selon Reynolds (1990), *Oscillatoria* serait mieux adaptée à croître dans une zone à faible intensité lumineuse et à basse température que les trois autres genres.

Les résultats de l'analyse canonique ont suggéré que *Microcystis* va dominer les lacs surtout s'ils reçoivent des apports réguliers en phosphore (figure 1). Un rapport surface/volume élevé, dû à leur forme ronde et coloniale, ferait de *Microcystis* de faibles compétitrices pour les nutriments (Reynolds 1984). *Anabaena* aurait spécialement besoin de croître dans un environnement stable (DS/  $Z_{th}$ ). *Anabaena* est aussi associé à la

transparence des lacs (DS) mais, comparativement à *Oscillatoria*, dépendrait moins de fortes quantités de phosphore et de la profondeur du système pour sa croissance. *Aphanizomenon* est particulièrement bien adapté aux lacs qui ont une faible profondeur moyenne, une faible profondeur de la zone euphotique et de la zone de mélange.

*Anabaena*, *Microcystis* et *Aphanizomenon* auraient plutôt tendance à flotter à la surface des lacs dans des conditions de forte stabilité verticale. En effet, leur croissance à la base de la couche photique dans les lacs profonds leur permettrait d'avoir accès aux ressources et de ne pas être entraînés vers le fond (Reynolds 1990; Pourriot et Meybeck 1995).

### **Impact de *Daphnia***

Dans les lacs profonds, une forte biomasse de *Daphnia* diminuerait la profondeur de mélange (Tableau 5;  $p < 0.01$ ) et augmenterait la stabilité de la colonne d'eau ( $p < 0.01$ ). *Daphnia* pourrait ainsi affecter indirectement la dominance d'*Anabaena* qui privilégierait ce genre d'environnement (Figure 1). Les autres paramètres physiques et chimiques n'ont pas présenté de différences significatives entre les lacs avec et sans *Daphnia*. Dans les lacs peu profonds, une forte biomasse de *Daphnia* diminuerait significativement le rapport entre l'azote total et le phosphore total (NT/PT) ( $p < 0.03$ ). Cependant, le rapport NT/PT n'expliquerait pas la distribution des Cyanobactéries dans les lacs (Tableau 2). Aucune différence significative n'a été observée inter-catégories au niveau du phosphore total.

La présence de *Daphnia* affecterait sans doute positivement la dominance d'*Aphanizomenon* et ce, surtout dans les lacs plats (Figure 3). Cependant, l'analyse de variance (anova) n'a pas démontré une préférence "significative" par *Aphanizomenon* pour



les lacs ayant une forte biomasse de *Daphnia* (Tableau 5). Le faible nombre de lacs échantillonnés en serait certainement la cause. Par ailleurs, *Oscillatoria* tendrait à éviter *Daphnia* à la fois dans les lacs profonds (Tableau 5:  $p < 0.02$ ) et peu profonds ( $p < 0.03$ ). La flèche de direction d'*Oscillatoria* est complètement opposée à la flèche de direction de *Daphnia* dans l'espace à trois dimensions (Figure 1). *Anabaena* et *Microcystis* croîtraient plus difficilement avec *Daphnia* dans les lacs peu profonds mais leur tolérance pour ce cladocère augmente avec la profondeur. D'ailleurs *Microcystis* aurait des avantages certains à croître en présence de *Daphnia* dans les lacs profonds ( $p < 0.01$ ).

La dimension des algues (colonie, forme et longueur des filaments) agirait sur les interactions entre *Daphnia* et les Cyanobactéries. Il se pourrait que *Daphnia* coexiste plus facilement avec *Aphanizomenon* et *Microcystis*, étant donné leur capacité à former des colonies. Aussi, il est possible que la forme hélicoïdale de certaines algues comme *Anabaena flos-aquae*, puisse agir comme moyen de défense plus ou moins efficace contre le broutage (Burns 1968; Ferguson et al. 1982).

Les petites Cyanobactéries de forme filamenteuse présenteront des inconvénients certains à croître en présence de *Daphnia* par rapport aux grosses Cyanobactéries de forme coloniales: (1) en présence de Cyanobactéries filamenteuses, il y aurait encombrement du système de filtration de *Daphnia* et perte d'énergie (De Bernardi et Giussani 1990; Gliwicz et Lampert 1990). (2) Aussi, on a souvent invoqué la toxicité des Cyanobactéries comme mécanisme de défense contre le broutage. L'ingestion de certaines Cyanobactéries entraînerait une augmentation de la mortalité de *Daphnia* après ingestion (Lampert 1987). La production de toxines est cependant très variable à l'intérieur des groupes et difficile à détecter. (3) Les algues inférieures à  $50\text{-}60\mu\text{m}$  dans deux ou trois plans, pourraient entrer dans l'ouverture buccale et être déchiquetées par les mandibules des gros cladocères (Ferguson et al 1982). *Aphanizomenon* et *Microcystis* pourraient facilement avoir des

dimensions plus grandes que les dimensions de l'ouverture buccale de *Daphnia* et deviendraient alors une ressource non disponible.

Le fait d'être de grande taille et de croître en colonies éviteraient au maximum les interactions directes avec *Daphnia* telles que mentionnées au paragraphe précédent. Cependant, les grosses algues ont le désavantage d'être de faibles compétiteurs pour les nutriments dû à leur faible rapport surface/ volume. Ainsi *Aphanizomenon* et *Microcystis* tireraient profit de la présence de *Daphnia*; en se nourrissant de petites algues. *Daphnia* permettrait aux grosses Cyanobactéries d'avoir une meilleure emprise sur les nutriments tels que le phosphore.

## **Conclusion**

Les lacs de la région tempérée nordique qui ont une communauté zooplanctonique dominée par *Daphnia* auraient tendance à favoriser la prolifération des Cyanobactéries. Cette tendance semble se renforcer dans les lacs profonds (> 3 mètres). En effet, étant donné la capacité de *Daphnia* à effectuer des migrations verticales ou par d'autres facteurs d'exclusion, les Cyanobactéries (moins comestibles) pourraient plus facilement être évitées par le broutage de *Daphnia* dans les systèmes stratifiés; cette dernière pourrait alors plus facilement s'alimenter des algues de petite taille (plus comestibles). Aussi, les apports élevés en phosphore pourraient augmenter les probabilités que les fleurs d'eau se développent en présence de *Daphnia*. En effet, des apports élevés en phosphore feraient croître les petites espèces algales très consommées par *Daphnia* et il y aurait alors un plus grand relâchement du broutage sur les Cyanobactéries.

Pour mieux comprendre la relation entre *Daphnia* et les Cyanobactéries, le même genre d'analyse a été effectué sur les systèmes biomanipulés (lacs ou enclos). Contrairement à ce que l'on a observé dans les lacs naturels, la biomanipulation a entraîné une diminution de la biomasse des Cyanobactéries surtout dans les systèmes plats. Les conditions de biomanipulation feraient en sorte d'augmenter l'intensité de broutage sur le phytoplancton, au-delà de ce que l'on a l'habitude de retrouver en situation naturelle. De plus, la faible profondeur et les faibles apports en phosphore qui caractérisent les expériences de biomanipulation favoriseraient encore davantage un broutage sévère par *Daphnia*.

Dans un second temps, l'analyse canonique par correspondance a démontré que ce sont surtout les variables physiques qui expliqueraient davantage la distribution des Cyanobactéries. Les quatre variables trouvées les plus explicatives sont: la profondeur moyenne (17%), la stabilité du lac (16%), le phosphore total (14%) et la présence de *Daphnia* (9%). *Daphnia* favoriserait les présences d' *Aphanizoménon* et de *Microcystis* dans les lacs profonds. Cependant, *Oscillatoria* aurait beaucoup de difficulté à se développer

en présence de *Daphnia* dans les lacs profonds et peu profonds. La capacité qu'ont *Aphanizomenon* et *Microcystis* à former de grosses colonies par rapport à *Oscillatoria* et *Anabaena* pourrait bien expliquer leur faculté à se développer en présence de *Daphnia*.

Cette étude remet en question l'efficacité d'une biomanipulation des poissons pour réduire la prolifération des Cyanobactéries. Au contraire, à moyen ou long terme, la biomanipulation pourrait engendrer des changements dans la communauté algale vers des espèces de Cyanobactéries plus tolérantes à la présence de *Daphnia*.

## Avenues de recherche

Afin de mieux comprendre les interactions entre le zooplancton et les Cyanobactéries, je propose quelques voies de recherche intéressantes à explorer. Ces nouvelles connaissances nous permettront d'évaluer avec plus de justesse les conséquences d'une biomanipulation de poissons sur le développement des Cyanobactéries.

**1-** Les résultats de cette étude démontrent que trois variables (les apports en phosphore, l'intensité de broutage et la profondeur) jouent des rôles importants au niveau des interactions entre *Daphnia* et les Cyanobactéries. En faisant varier l'une ou plusieurs de ces variables, nous créons un impact sur le développement des Cyanobactéries. Il serait intéressant d'effectuer des expériences en enclos où l'on pourrait manipuler ces trois variables afin d'évaluer leur pouvoir prédictif sur le développement des Cyanobactéries.

**2-** Les résultats de cette étude démontrent que *Daphnia* interagit différemment selon le genre de Cyanobactéries avec lequel il est confronté. Cependant, on comprend très peu l'importance et le rôle des différentes stratégies adaptatives associées aux mécanismes de défense de ces algues contre le broutage (dimension, toxicité, migration). Davantage d'études sur les interactions *Daphnia*-Cyanobactéries devraient être envisagées en milieu naturel, qui tiendraient compte à la fois de la dimension, de la toxicité et des patrons de migration des Cyanobactéries.

**3-** Afin de caractériser l'impact de *Daphnia* sur les Cyanobactéries, il serait intéressant d'étudier à l'aide d'une approche empirique la succession saisonnière des différentes espèces de Cyanobactéries en fonction de *Daphnia* et de certains paramètres physiques et chimiques.

4- Les résultats de cette étude démontrent que la biomanipulation est efficace à court terme pour diminuer la biomasse des Cyanobactéries. A long terme, nous croyons que les Cyanobactéries peuvent développer des mécanismes adaptatifs pour contrecarrer les effets antagonistes du broutage. On se doit de créer des biomanipulations sur plusieurs années pour provoquer ces mécanismes adaptatifs, afin de questionner l'efficacité de ce type d'aménagement.

## Références bibliographiques

- Benndorf, J. 1990. Conditions for an effective biomanipulation; conclusions derived from whole-lake experiments in Europe. *Hydrobiologia*. 200-201: 187-203.
- Bjork, S. 1979. Lake management studies and results at the Institute of Limnology in Lund. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 13: 31-55.
- Borcard, D., et A. Buttler. 1994. *Ecologie numérique. chap 8 ordination sous contrainte.* Suisse. Institut de biologie. Université de Neuchatel.
- Brooks, J.L. 1957. The systematics of North American *Daphnia*. *Mem. Conn. Acad. Arts Sci.* 13: 1-180.
- Burns, C.W. 1968. The relationship between bodysize of filter feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnol. Oceanogr.* 13: 675-678.
- Carpenter, S.R., J.F. Kitchel, J.R. Hodgson, P.A. Cochran, J.J. Elser, M.M. Elser, D.M. Lodge, D. Kretchmer, et X. He. 1987. Regulation of lake primary production by food web structure. *Ecology*. 68(6): 1863-1876.
- Christoffersen, K., B. Riemann, A. Klysner, et M. Sondergaard. 1993. Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water. *Limnol. Oceanogr.* 38(3): 561-573.
- Crowder, L.B., R.W. Drenner, W.C. Kerfoot, D.J. McQueen, E.D. Mills, U. Sommer, C.N. Spencer, et M.J. Vanni. 1988. Food web interactions in lakes. Chapter 10 *in*: Complex interactions in lake communities. Carpenter, S.R. (ed.), Springer-Verlag. New York: 141-160.
- De Bernardi, R., et G. Guissani. 1990. Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? An overview. *Hydrobiologia*. 200/201: 29-41.



- Dillon, P.J., K.H. Nicholls, et G.W. Robinson. 1978. Phosphorus removal at Gravenhurst Bay, Ontario: an 8 year study on water quality changes. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.* 20: 263-271.
- Downing, J.A., et F.H. Rigler. 1984. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. IBP Handbook 17. 2nd edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford, xxiv + 501 p.
- Downing, J.A., et E. McCauley. 1992. The nitrogen: phosphorus relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 37(5): 936-945.
- Dumont, H.J., I.V. De Velde, et S. Dumont. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda, and Rotifera from the plankton, periphyton, and benthos of continental waters. *Oecologia.* 19: 75-97.
- Faafeng, B.A., et A. Brabrand. 1990. Biomanipulation of a small, urban lake- removal of fish exclude bluegreen blooms. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 597-602.
- Ferguson, A.J.D., J.M. Thompson, et C.S. Reynolds. 1982. Structure and Dynamics of zooplankton communities maintained in closed systems, with special reference to the algal food supply. *Journal of Planktonic Research.* 4: 523-43.
- Flett, R.J., D.W. Schindler, R.D. Hamilton, et N.E.R. Campbell. 1980. Nitrogen Fixation in Canadian Precambrian Shield Lakes. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 37: 494-505.
- Frost, T.M., D.L. DeAngelis, S.M. Bartell, D.J. Hall, et S.H. Hurlbert. 1988. Scale in the design and interpretation of aquatic community research. In: *Complex Interactions in Lake Communities*. S.R. Carpenter (ed), Springer-Verlag, New-York: 229-260.
- Gliwicz, Z.M. 1990. Why do cladocerans fail to control algal blooms. *Hydrobiologia.* 200/201: 83-97.
- Gliwicz, Z.M., et W. Lampert. 1990. Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of blue-green filaments. *Ecology.* 71(2): 691-702.
- Grover, J.P. 1989. Phosphorus-dependent growth kinetics of 11 species of freshwater algae. *Limnology and Oceanography.* 34: 341-348.

- Gulati, R.D. 1990. Zooplankton structure in the Loosdrecht lakes in relation to trophic status and recent restoration measures. *Hydrobiologia*. 191: 172-188.
- Harris, G.P., 1978. Photosynthesis, production and growth: the physiological ecology of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. Beih., Ergebn. Limnol.* 10: 1-171.
- Hootsmans, M.J.M., et J.E. Vermatt. 1991. Macrophytes, a key to understanding changes caused by eutrophication in shallow freshwater ecosystems. International Institute for Hydraulic and Environmental Engineering, Delft (The Netherlands). IHE Report Series 21. 412 p.
- Hrbacek, J. 1964. Contribution to ecology of water-bloom-forming-blue-green algae. *Aphanizomenon flos aquae* and *Microcystis aeruginosa*. *Verh. Internat. Verein. Limnol. Stuttgart. Feb. vol-xv*, p.837-846.
- Jensen, J.P., E. Jeppesen, K. Orlík, et P. Kristensen. 1994. Impacts of nutrients and physical factors on the trophic shift from cyanobacterial to chlorococcal green algal dominance in Shallow Danish lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1692-1699.
- Jeppesen, E., M. Sondergaard, E. Mortensen, P. Kristensen, B. Riemann, H.J. Jensen, J.P. Muller, O. Sortkjaer, J.P. Jensen, K. Christoffersen, S. Bosselmann, et E. Dall. 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic temperate lakes 1: cross-analysis of three Danish case-studies. *Hydrobiologia*. 200/201: 205-218.
- Kasprzak, Peter, L. Krienitz, et R. Koschel. 1993. Changes in the plankton of lake Feldberger Haussee (Germany, Mecklenburg-Vorpommern) in response to biomanipulation. *Arch. Hydrobiol.* 128 (2): 149-168.
- Kerfoot, W.C., et A. Sih.,(eds). 1987. Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. Univ. Press of New England, Hanover and London: 386p.
- Lampert, W., 1987. Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand J. Mar. Freshwat. Res.* 21: 483-490.
- Leonardson, L. 1984. Does N<sub>2</sub> fixation meet the nitrogen requirements of heterocystous blue-green algae in shallow eutrophic lakes? *Oecologia (berlin)* 63: 398-404.

- Lyche, A., B.A. Faafeng, et A. Brabrand. 1990. Predictability and possible mechanisms of plankton response to reduction of planktivorous fish. *Hydrobiologia*. 200/201: 251-261.
- Lynch, M. 1980: *Aphanizomenon* blooms: Alternate control and cultivation by *Daphnia pulex*. In: Kerfoot, W. D. ed., Evolution and ecology of zooplankton communities. Hanover, University Press of New England: 299-304.
- Lynch, M., et J. Shapiro. 1981. Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 26: 86-102.
- Matveev, V., L. Matveeva, et G.J. Jones. 1994. Study of the Ability of *Daphnia carinata* King to Control Phytoplankton and Resist Cyanobacterial Toxicity: Implications for Biomanipulation in Australia. *Aust. J. Freshwater Res.* 45: 889-904.
- Mazumder, A. 1994. Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting herbivory and thermal stratification: predictions and patterns. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 390-400.
- McCauley, E, S.Watson, et J. Downing. 1989. Sigmoid relationships between nutrients and chlorophyll among lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1171-1175.
- McQueen, D.J., et D.R.S. Lean. 1987. Influence of water temperature and nitrogen to phosphorus ratios on the dominance of blue-green algae in lake St-George, Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 598-604.
- McQueen, D.J., et J.R. Post. 1988. Cascading trophic interactions: uncoupling at zooplankton-phytoplankton link. *Hydrobiologia*. 159: 277-296.
- Mur, L.R., H.J. Gons, et L. van Lieere. 1978. Competition of the green alga *Scenedesmus* and the blue-green alga *Oscillatoria*. *Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 21: 473-479.
- Oliver, R.L. 1994. Floating and sinking in gas-vacuolate Cyanobacteria- a review. *J. Phycol.* 30: 161-173.
- Pick R.P, et D.R.S. Lean. 1987. The role of macronutriments (C, N, P) in controlling cyanobacterial dominance in temperate lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research.* 21: 425-434.

- Porter, K.G. 1977. The plant-animal interface in fresh-water ecosystems. *American scientist*. 65: 159-170.
- Porter, K.G., et J.D. Orcutt, jr. 1980. Nutritional adequacy, manageability, and toxicity as factors that determine the food quality of blue-green algae on *Daphnia*. *Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Symp.* 3: 268-281.
- Pourriot, R., et M. Meybeck. 1995. *Limnologie générale. Collection d'écologie*. Ed Masson. 956 pages.
- Prairie, Y.T., C.M. Duarte, et J. Kalff. 1989. Unifying nutrient-chlorophyll relationships in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1176-1182.
- Reinertsen, H. et Y. Olsen. 1984. Effects of fish elimination on the phytoplankton community of an eutrophic lake. *Verh. int. Ver. Limnol.* 22: 649-657.
- Reynolds, C.S. et A.E. Walsby. 1975. Water blooms. *Biol. Rev.* 50: 437-481.
- Reynolds, C.S. 1990. Temporal scales of variability in pelagic environments and the response of phytoplankton. *Freshwat. Biol.* 23: 25-53.
- Reynolds, C.S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge, 384 p.
- Schindler, D.W. 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science (Wash.,DC)*. 195: 260-262.
- Schoenberg, S.A., et R.E. Carlson. 1984. Direct and indirect effects of zooplankton grazing on phytoplankton in a hypereutrophic lake. *Oikos*. 42: 291-302.
- Shapiro, J. 1984. Current beliefs regarding dominance by blue-green: The case for the importance of CO<sub>2</sub> and pH. p212-217.
- Shapiro, J., et D.I Wright, 1984. Lake restoration by biomanipulation Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwater Biology*. 14: 371-383.
- Smith, V.S. 1983. Low Nitrogen to phosphorus Ratios Favor Dominance by Blue-green Algae in lake Phytoplankton. *Science* 221: 669-671.

- Smith, V.H. 1985. Predictive models for the biomass of blue-green algae in lakes. *Water Resour. Bull.* 21: 433-439.
- Smith, V.H. 1986. Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in Lake Phytoplankton. *Can.J. Fish.Aquat.Sci.* 43: 148-152.
- Smith, A.D., et J.J. Gilbert. 1995. Relative susceptibilities of rotifers and cladocerans to *Microcystis aeruginosa*. *Arch. Hydrobiol.* 132(3): 309-336.
- Sommer, U. 1981. The role of r- and K- selection in the succession of phytoplankton in lake Constance. *Acta Oecologica.* 2: 327-342.
- Sommer, U., Z.M. Gliwicz, W. Lampert, et A. Duncan. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106: 432-471.
- Sommer, U., 1989. *Plankton ecology: Succession in Plankton Communities*. Brock/ Springer series in contemporary Bioscience. Springer-Verlag, 369p.
- Sondergaard, M., E. Jeppesen, E. Mortensen, E. Dall, P. Kristensen, et O. Sortkjaer. 1990. Phytoplankton biomass reduction after planktivorous fish reduction in a shallow, eutrophic lake: a combined effect of reduced internal P-loading and increased zooplankton grazing. *Hydrobiologia.* 200/201: 229-240.
- Sterner, R.W., et D.O. Hessen. 1994. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 1-29.
- Stewart, W.D.P., et G. Alexander. 1971. Phosphorus availability and nitrogenase activity in aquatic blue-green algae. *Freshwat. Biol.* 1: 389-404.
- Sze, P. 1980. Seasonal succession of phytoplankton in Onondaga Lake, New York (USA). *Phycologia.* 19: 54-59.
- Taguchi, S., et M. Fukuchi. 1975. Filtration rate of zooplankton community during spring bloom in Akkeshi Bay. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 19: 145-164.
- Talling, J.F. 1976. The depletion of carbon dioxide from lake water by phytoplankton. *J. Ecol.* 64: 79-121.

- Ter Braak, C.J.F. 1990. Update notes: CANOCO version 3.10. Agricultural Mathematics Group, Wageningen.
- Thompson, J.M., A.J.D. Ferguson, et C.S. Reynolds. 1982. Natural filtration rates of zooplankton in a closed system: the derivation of a community grazing index. *Journal of Plankton Research*. 4: 545-60.
- Trimbee, M., et E. Prepas. 1987. Evaluation of total phosphorus as a predictor of the Relative Biomass of Blue-green Algae with Emphasis on Alberta Lakes. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 332-306.
- Van Donk, M.P., E. Grimm, R.D. Gulati et J.P.G. Klein Breteler. 1990. Whole-lake food-web manipulation as a means to study community interactions in a small ecosystem. *Hydrobiologia*. 200/201:275-289.
- Vanni, M.J. 1987. Effects of nutrients and zooplankton size on the structure of a phytoplankton community. *Ecology*. 68(3): 624-635.
- Vanni, M.T., et D. Findlay. 1990. Trophic cascades and phytoplankton community structure. *Ecology*. 71: 921-937.
- Vanni, M.J., C. Luecke, J.F. Kitchell, et J.J. Magnuson. 1990. Effects of planktivorous fish mass mortality on the plankton community of lake Mendota, Wisconsin: implications for biomanipulation. *Hydrobiologia* 200/201: 329-336.
- Vollenweider, R.A. 1968. Scientific fundamentals of the Eutrophication of lakes and Flowing Waters, with Particular Reference to Nitrogen and Phosphorus as Factors in Eutrophication. Paris, Rep. Organisation for Economic cooperation and Development. DAS/CSI/68.27, 192pp; Annex, 21pp.;Bibliography, 61 pp.
- Watson, S., E. McCauley, et J.A. Downing. 1992. Sigmoid relationships between phosphorus, algal biomass, and algal community structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 2605-2610.
- Watson, S., E. McCauley, et J.A. Downing. 1997. Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status. *Limnol. Oceanogr.* 42(3): 487-495.

Wilkinson, L. 1991. SYSTAT: the system for statistics. Systat Inc., Evanston, Ill.

Walsby, A.E., et C.S. Reynolds. 1980. Sinking and floating. In: Physiological ecology of phytoplankton. Morris I. (ed), Studies in Ecology 7. Blackwell Oxford: 371-412.

## **Annexes**



**Annexe 1** - Tableau des valeurs de: surface du lac, profondeur maximale ( $Z_{ma}$ ) et moyenne ( $Z_m$ ), profondeur de la thermocline ( $Z_{th}$ ) et de secchi ( $DS$ ), le rapport entre la profondeur de secchi et la profondeur de la thermocline ( $DS/Z_{th}$ ), pH, azote total ( $NT$ ), phosphore total ( $PT$ ), rapport entre l'azote total et le phosphore total ( $NT/PT$ ), biomasse de phytoplancton ( $BioPhy$ ) et de Cyanobactéries ( $BioCya$ ), % de Cyanobactéries (%  $Cya$ ), biomasse de zooplancton ( $BioZoo$ ) et de *Daphnia*, ( $BioDap$ ) % de *Daphnia* (%  $Dap$ ) et espèces dominantes des Cyanobactéries et de *Daphnia* pour les 248 années d'études. Ces données proviennent de moyennes saisonnières (mai- septembre) provenant de 66 systèmes différents.

LAC	Année	Catég	Prof	Dap	Biodap	Surface	Zma	Zm	Zih	DS/Zih	pH	NT	PT	NT/PT	BioPhy	BioCya	% Cya	BioZoo	Biodap	% Dap	Espèces de Daphnia		
						Km2	m	m	m	m	µg/L	µg/L	µg/L		g(ww)/m3	g(ww)/m3		g(ww)/m3	g(ww)/m3				
1 VAENG	1987	IB	N	O	FO	0.15	1.9	1.2	1.20	1.10	0.92	7.8	1600	125	12.8	16.700	1.600	9.6	27.000	10.137	37.5	Ana D.cucullata	
2 VAENG	1988	IB	N	O	FO	0.15	1.9	1.2	1.20	1.40	1.17	7.8	800	87	9.2	7.500	0.500	6.7	13.000	5.442	42.0	Ana D.cucullata	
3 CRISTINA	1988	IB	N	O	FO	16.19	3.0	1.3	1.25	0.52	0.42		1650	95	17.4			87.5		3.871		Mic, Osc, Ana (SO) D.pulex, D.galeata	
4 CRISTAL	1979b	E	N	O	MO	1.53E:06	2.5	2.5	2.50	0.51	0.20	7.5			19.900	12.935	65.7		1.158		Mic D.galeata mend.		
5 MOSVATN	1987	NL	N	O	MO	0.46	3.2	2.1	2.10	1.54	0.73	8.0	42		5.005	1.005	20.1		0.600		Mic D.galeata		
6 MOSVATN	1988	IB	N	O	FO	0.46	3.2	2.1	2.10	2.25	1.07	7.8	236	30	7.9	4.613	0.797	17.3		3.180		D.galeata D.cucullata, D.longispina (s.o)	
7 TRUMMEN	1988	NL	N	O	MO	1.00	2.2	1.1	1.10	0.23	0.21	10.5	5805	713	8.1	46.002	42.000	91.3				D.cucullata, D.longispina (s.o)	
8 TRUMMEN	1969	NL	N	O	FO	1.00	2.2	1.1	1.10	0.18	0.16	10.5	6833	743	9.2	49.565	47.830	96.5				D.cucullata, D.longispina (s.o)	
9 FREDERIC	1989a	E	N	O	FO	1.96E:05	3.0	3.0	3.00	1.80	0.60	8.5	28		0.753	0.226	30.0	11.840	4.677	39.5	Mic, Ana, Cbr D.cucullata		
10 CROCHIE N	1991	E	N	O	FA	5.01E:05	3.0	3.0	3.00				527	34	15.5	0.804	0.121	15.0	2.701	0.000	1.0	Mic D.galeata mend.	
11 CRYSTAL	1979a	E	N	O	MO	1.53E:06	2.5	2.5	2.50	0.85	0.34	6.7	98		9.333	2.220	23.9		1.232			D.galeata	
12 WOLDERVIJ	1989	NL	N	O	FO	27.00	2.5	1.5	1.50	0.26	0.17			158		213.797	197.960	92.0		2.500		D.galeata	
13 WOLDERVIJ	1990	NL	N	O	FO	27.00	2.5	1.5	1.50	0.32	0.21			128		161.504	156.800	97.0		2.375		D.cucullata, D.longispina (s.o)	
14 WOLDERVIJ	1991	IB	N	O	FO	27.00	2.5	1.5	1.50	0.70	0.46			78		20.854	13.720	48.0		3.800		D.byalina, D.galeata D.byalina, D.galeata	
15 ZWEMBUST	1988	IB	N	O	MO	1.50E:02	2.5	1.5	1.50	0.30	0.20		1200	1050	1.1			8.0	3.400	0.980	28.8	D.pulex D.magna, D.pulex, D.longispina D.longispina, D.cucullata	
16 BYSJON	sans POIS	E	N	O	FO	7.00E:06	2.2	2.2	2.20		8.6		512		1.000	0.870	87.0		2.552			D.byalina, D.galeata D.byalina, D.galeata	
17 TRUMMEN	sans POIS	E	N	O	FO	7.00E:06	2.8	2.8	2.80				1300	130	10.0	4.000	0.400	10.0		20.988		D.longispina D.longispina	
18 INNER BROAD	1977	NL	N	O	MO	1.00E:02	2.0	1.5	1.50	2.00	1.33			660		0.001	1.0		1.352			D.byalina, D.magna D.byalina	
19 ZWEMBUST	1987	IB	N	O	FO	1.50E:02	2.5	1.5	1.50	0.30	0.20		2090	1390	1.5		0.001	1.0	5.300	5.300	100.0	Aucune	
20 ZWEMBUST	1989	IB	N	O	FO	1.50E:02	2.5	1.5	1.50	0.30	0.20		1220	610	1.9		0.001	1.0	4.400	1.245	29.0	Aucune	
21 TJEKEMEER	1984/90	NL	N	O	FO	21.50		1.5	1.50	0.30	0.20			250		40.980	31.967	78.0		7.605		D.byalina	
22 CROCHIE C	1991	E	N	O	FA	5.01E:05	3.0	3.0	3.00				370	8	46.3	0.119	0.018	15.0	1.966	0.000	1.0	Chr limneticus D.galeata	
23 MOSVATN	1986	NL	N	O	MO	0.46	3.2	2.1	2.10	1.70	0.81	7.6	652	47	13.9	6.900	3.446	49.9				D.cucullata	
24 VAENG	1986	NL	N	O	MO	0.15	1.9	1.2	1.20	0.70	0.58	8.0	1250	157	8.0	26.400	15.400	58.3	4.000	1.425	35.6	Aucune	
25 TRUMMEN	1973	NL	N	O	FA	1.00	2.2	1.8	1.75	0.75	0.43	10.5	1675	76	21.9	12.378	4.580	37.0				Aucune	
26 TRUMMEN	1974	NL	N	O	FA	1.00	2.2	1.8	1.75	0.61	0.35	10.5	1630	81	20.1	7.673	5.640	73.5				Aucune	
27 FREDERIC	1989b	E	N	O	MO	1.96E:05	3.0	3.0	3.00	0.89	0.30	8.9	50		2.450	1.320	53.8	6.800	0.884				D.cucullata
28 CRYSTAL	1979c	E	N	O	FA	1.53E:06	2.5	2.5	2.50	0.41	0.16	7.1	234		16.590	7.631	46.0		0.003				D.galeata mend.
29 CRYSTAL	1979d	E	N	O	FA	1.53E:06	2.5	2.5	2.50	0.53	0.21	8.7	221		39.810	30.030	77.0		0.000				Aucune
30 CRYSTAL LAKE	1979/80	NL	N	O	FA	0.15	2.5	1.8	1.75	0.36	0.21	9.2	161		58.880	51.720	87.9		0.000				Aucune
31 TRUMMEN	1970	NL	N	O	FA	1.00	2.2	1.4	1.38	0.82	0.59	10.5	2847	326	8.7	11.732	2.100	17.9					D.cucullata, D.longispina (s.o)
32 TRUMMEN	1971	NL	N	O	FA	1.00	2.2	1.8	1.75	0.70	0.40	10.5	2579	129	20.0	11.518	5.125	35.3					Aucune
33 ZWEMBUST	1986	NL	N	O	FA	1.50E:02	2.5	1.5	1.50	0.30	0.20		1000					78.0					Aucune
34 TRUMMEN	avec POIS	E	N	O	FA	7.00E:06	2.8	2.8	2.80				6900	450	15.3	47.000	42.300	90.0		0.000			Aucune
35 TRUMMEN	1977	NL	N	O	FA	1.00E:00	2.2	1.8	1.75	0.77	0.44	10.5	1179	61	19.2	7.276	4.875	67.0					Aucune
36 INNER BROAD	1976	NL	N	O	FA	1.00E:02	2.0	1.5	1.50	2.00	1.33	4.5	1570			19.850	0.397	2.0		0.148			D.longispina
37 OUTER BROAD	1976	NL	N	O	FA	1.00E:02	2.0	1.5	1.50	1.10	0.73	4.5	1760			8.960	0.224	2.5		0.000			Aucune
38 TRUMMEN	1972	NL	N	O	FA	1.00	2.2	1.8	1.75	0.66	0.38	10.5	1563	73	21.4	18.738	8.910	47.5					D.cucullata, D.longispina
39 TRUMMEN	1976	NL	N	O	FA	1.00	2.2	1.8	1.75	0.74	0.42	10.5	1284	66	19.4	9.046	6.840	75.5					Aucune

LAC

Année

Catég

Prof

Dap

BiodDap

Surface

Zma

Zm

Zth

DSZth

pH

NT

PT

NT/PT

BioPhy

BioCya

% Cya

BioZoo

% Dap

Esèces de Cyanobactérie

Esèces de Daphnia

LAC	Année	Catég	Prof	Dap	BiodDap	Surface	Zma	Zm	Zth	DSZth	pH	NT	PT	NT/PT	BioPhy	BioCya	% Cya	BioZoo	% Dap	Esèces de Cyanobactérie	Esèces de Daphnia		
40 BYSJON																							
41 DYNAMITE LAKE	1980	NL	N	N	FA	7.00E:06	2.2	2.2	2.20		9.8		440		37.000	22.200	60.0		0.000	1.0	<i>Aph flos-aquae</i> , <i>Mic aeruginosa</i>	Aucune	
42 DYNAMITE LAKE	1981	NL	N	N	FA	6.00E:03	2.5	1.2	1.20				15		0.756	0.019	2.5		0.000	1.0	<i>Aphanobce clabrala</i>	Aucune	
43 CROCHIE F	1991	E	N	N	FA	6.00E:03	2.5	1.2	1.20				15		0.562	0.001	1.0		0.000	1.0	<i>Aphanobce clabrala</i>	Aucune	
44 CROCHIE FN	1991	E	N	N	FA	5.01E:05	3.0	3.0	3.00			349	8	43.6	0.001	0.018	9.0	1.001	1.0	0.001	1.0	<i>Chr dis</i> , <i>Mer ten</i>	
45 CIURISTINA	1987	NL	N	N	FA	5.01E:05	3.0	3.0	3.00			596	36	16.6	0.883	0.093	10.5	0.702	0.000	1.0	<i>Pseudanabaena</i>	<i>D.galeata</i> , <i>D.porruta</i>	
46 OUTER BROAD	1977	NL	N	N	FA	16.19	3.0	1.3	1.25	0.36	0.29		1430	78	18.4		39.0		0.037		<i>Chr sp</i> , <i>Mic (n or)</i>		
47 LOOSDRECHT	1984,90	NL	N	N	FA	9.75	2.0	1.5	1.50	1.10	0.73		683			0.001	1.0		0.000	1.0	Aucune	Aucune	
48 TRUMMEN	1978	NL	N	N	FA	1.00	2.2	1.8	1.75	0.76	0.44	10.5	1997	61	17.9	22.000	21.090	99.0	0.289			<i>Prochlorotrix bollanica</i>	<i>D.cucullata</i>
49 HAUSSEE	1987	IB	O	O	MO	1.35	12.0	6.4	4.00				1100		33.280	2.330	7.0		0.750		<i>Osc limnetica var acicularis</i>	<i>D.cucullata</i> , <i>D.byalina</i>	
50 HAUSSEE	1978	IB	O	O	MO	1.35	12.0	6.4	4.00				1100		15.330	4.100	26.8		0.760		<i>Ana flos-aquae</i>	<i>D.cucullata</i>	
51 HAUGATJERN	1979	NL	O	O	MO	9.10E:02	15.5	7.6	5.00	3.00	0.60	9.5	417	37	11.3	16.020	13.937	87.0	0.806	63.0	<i>Ana flos-aquae</i> , <i>Aph gracile</i>	<i>D.galeata</i>	
52 HAUGATJERN	1980	NL	O	O	FA	9.10E:02	15.5	7.6	5.00	2.25	0.45	9.8	824	42	19.6	14.560	2.184	15.0	0.710	50.0	<i>Ana flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>	
53 HAUGATJERN	1981	IB	O	O	FA	9.10E:02	15.5	7.6	5.00	4.00	0.80	8.8			0.780	0.156	20.0	0.481	0.242	50.0	<i>Ana flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>	
54 HAUGATJERN	1982	IB	O	O	FA	9.10E:02	15.5	7.6	5.00	5.00	1.00	8.8	368	30	12.3	1.780	0.712	40.0	0.518	0.406	74.0	<i>Ana flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>
55 HAUGATJERN	1983	IB	O	O	MO	9.10E:02	15.5	7.6	5.00						0.780	0.350	45.0	0.968	0.881	91.0	<i>Ana flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>	
56 HAUGATJERN	1984	IB	O	O	MO	9.10E:02	15.5	7.6	5.00						0.635	0.191	30.0	0.903	0.705	78.0	<i>Ana flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>	
57 WEST LONG	1991	NL	O	O	FO										0.150	0.001	1.0				<i>Ana spiroides/ Ana flos-aquae</i>	<i>D.pulex</i>	
58 WEST LONG	1992	NL	O	O	FO										0.400	0.060	15.0				<i>Ana spiroides/ Ana flos-aquae</i>	<i>D.pulex</i>	
59 WEST LONG	1993	NL	O	O	FO										2.700	2.200	81.5				<i>Ana spiroides/ Ana flos-aquae</i>	<i>D.pulex</i>	
60 SLAPY RES	1962	NL	O	O	FO	12.90	55.0	20.6	5.00	2.00	0.40	1779	35	51.0	4.140	0.687	16.6	1.456			<i>Ana circinalis</i>	<i>D.byalina</i> , <i>D.cucullata</i>	
61 SLAPY RES	1965	NL	O	O	FO	12.90	55.0	20.6	5.00	2.00	0.40	1779	35	51.0	1.190	0.066	5.6				<i>Ana circinalis</i>	<i>D.byalina</i> , <i>D.cucullata</i>	
62 SLAPY RES	1966	NL	O	O	FO	12.90	55.0	20.6	5.00	2.00	0.40	1779	35	51.0	4.520	0.145	3.2				<i>Ana circinalis</i>	<i>D.byalina</i> , <i>D.cucullata</i>	
63 SLAPY RES	1967	NL	O	O	FO	12.90	55.0	20.6	5.00	2.00	0.40	1779	35	51.0	2.300	0.382	16.6				<i>Ana circinalis</i>	<i>D.byalina</i> , <i>D.cucullata</i>	
64 HAUGATJERN	1984	E	O	O	FO	1.96E:05	6.0	6.0	5.00	5.70	1.14	8.0			1.780	0.063	3.5	2.130			<i>Ana flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>	
65 LEVEN	1972	NL	O	O	FO	13.30	23.0	3.9	3.90	1.98	0.51				30.000	18.000	60.0				<i>Ana flos-aquae</i>	<i>D.byalina var lacustris</i>	
66 LEVEN	1973	NL	O	O	FO	13.30	23.0	3.9	3.90	1.98	0.51	7.6			15.400	6.222	40.4*				<i>Ana flos-aquae</i>	<i>D.byalina var lacustris</i>	
67 LEVEN	1974	NL	O	O	FO	13.30	23.0	3.9	3.90	1.98	0.51	7.6			5.660	0.517	9.7				<i>Ana flos-aquae</i>	<i>D.byalina var lacustris</i>	
68 LEVEN	1975	NL	O	O	FO	13.30	23.0	3.9	3.90	1.98	0.51	7.6			9.500	3.325	35.0				<i>Ana flos-aquae</i>	<i>D.byalina var lacustris</i>	
69 LEVEN	1976	NL	O	O	FO	13.30	23.0	3.9	3.90	1.98	0.51	7.6			33.750	22.613	67.0				<i>Ana flos-aquae</i>	<i>D.byalina var lacustris</i>	
70 BAUTZEN RES	1978	NL	O	O	FO	5.33	7.4	7.40	1.3	0.18	9.0	175			10.2	10.100	98.0	7.7	3.619	47.0	<i>Mic aeruginosa</i>	<i>D.galeata</i>	
71 BAUTZEN RES	1981	IB	O	O	FO	5.33	7.4	7.40	3.04	0.41	7.4				3.000	2.500	83.0	6.6	4.422	67.0	<i>Mic aeruginosa</i>	<i>D.galeata</i>	
72 BAUTZEN RES	1982	IB	O	O	FO	5.33	7.4	7.40	2.42	0.33	8.2				17.4	15.000	95.0	7.4	5.402	73.0	<i>Mic aeruginosa</i>	<i>D.galeata</i>	
73 BAUTZEN RES	1983	IB	O	O	FO	5.33	7.4	7.40	2.28	0.31	8.3	450			21.6	21.500	99.0	8.2	6.068	74.0	<i>Mic aeruginosa</i>	<i>D.galeata</i>	
74 BAUTZEN RES	1984	IB	O	O	FO	5.33	7.4	7.40	1.93	0.26	8.7	600			9.2	9.000	98.0	7.0	2.870	41.0	<i>Mic aeruginosa</i>	<i>D.galeata</i>	
75 BAUTZEN RES	1985	IB	O	O	FO	5.33	7.4	7.40	1.22	0.16	8.3	350			19.7	19.700	98.0	8.8	5.192	59.0	<i>Mic aeruginosa</i>	<i>D.galeata</i>	
76 SLAPY RES	1960	NL	O	O	FO	12.90	55.0	20.6	5.00	2.00	0.40	1779	35	50.9	6.660	2.420	37.5	1.460				<i>Mic aeruginosa</i> , <i>Aph flos-aquae</i>	<i>D.byalina</i> , <i>D.cucullata</i>
77 SAHNBACH RES	1982	NL	O	O	FA	1.46	45.0	15.3		4.00					0.750	0.300	40.0	0.300	0.120	40.0	<i>Mic flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>	
78 POPOLAMANTO	1973c	E	O	O	FO	2.34	9.4	5.1		4.00	8.0		54		11.460	1.210	10.6	9.310	3.310	35.9	<i>Mic aeruginosa</i>	<i>D.cucullata</i>	
79 GJERSJOEN	N/P/F	E	O	O	FO	1.76E:06	4.0	4.0	4.00						1.681	0.451	27.0	1.716			<i>Osc agardhii</i>		
80 GJERSJOEN	N/P/D	E	O	O	FO	1.76E:06	4.0	4.0	4.00						1.390	0.370	29.6	3.810			<i>Osc agardhii</i>		
81 GJERSJOEN	F	E	O	O	FA	1.76E:06	4.0	4.0	4.00						1.180	0.312	26.5	1.958			<i>Osc agardhii</i>		
82 LAACHIER	1987b	E	O	O	FA	8.50E:05	15.0	15.0	8.00	6.50	0.81	8.2	21		0.256	0.238	93.0		0.298		<i>Osc rubescens</i>	<i>D.galeata</i> , <i>Sars</i> , <i>D.cuculata</i> , <i>Sars</i>	

LAC	Année	Catg	Prof	Dap	BioDap	Surface	Zma	Zm	Zih	DS	DS/Zih	pH	NT	FT	NT/PT	BioPhy	BioCya	% Cya	BioZoo	BioDap	% Dap	Espèces de Cyanobactérie	Espèces de Daphnia		
85 MJOA	1973	NL	O	O	FA	3.65E+02	419.0	153.0	16.00	4.13	0.26	.	385	11	35.0	1.200	0.090	7.5	0.219	0.080	32.1	Osc	<i>D.galeata, D.crisata</i>		
86 STEINSEFJORDEN	1977	NL	O	O	FA	3.65E+02	419.0	153.0	12.00	.	.	.	385	11	35.0	1.450	0.180	12.4	0.354	0.090	25.1	Osc	<i>D.galeata, D.crisata</i>		
87 WASHINGTON	1974	NL	O	O	FA	12.80	22.0	11.1	10.00	6.20	0.62	.	200	11	18.2	0.838	0.223	26.6	0.895	0.345	10.8	Osc rubescens	<i>D.galeata</i>		
88 WASHINGTON	1975	NL	O	O	MO	.	32.9	10.00	3.50	0.35	.	2.50	11	21.1	1.570	1.570	0.259	16.4	.	0.332	.	Osc	<i>D.liborata</i>		
89 MOON RIVER	1976	NL	O	O	MO	.	32.9	10.00	4.00	0.40	.	2.65	11	25.2	2.160	1.675	0.157	7.2	.	0.302	.	Osc	<i>D.liborata</i>		
90 BEAR SL. A+B	1985b	NL	O	O	FA	.	12.0	6.0	6.00	5.70	0.57	.	2.86	11	20.9	1.675	0.238	14.2	.	0.901	.	Osc	<i>D.galeata, D.pulicaria</i>		
91 BEAR SL. A+B	1981	NL	O	O	FA	1.80	20.0	10.5	5.40	.	.	10.1	7	14.0	0.118	0.065	16.0	0.500	0.140	28.0	Osc tenuis	<i>D.retrocurva</i>			
92 BEAR SL. A+B	1983	NL	O	O	FA	1.80	20.0	10.5	4.90	.	.	14.9	10	15.1	0.071	0.065	91.5	0.040	0.030	74.1	Osc	<i>D.longispina</i>			
93 BEAR SL. A+B	1984	NL	O	O	FA	1.80	20.0	10.5	.	.	.	17.5	9	20.1	0.183	0.175	95.6	0.038	0.016	43.2	Osc	<i>D.longispina</i>			
94 BEAR SL. A	1985	NL	O	O	FA	1.80	20.0	10.5	4.00	.	.	20.1	11	19.2	0.090	0.070	94.7	0.039	0.016	42.1	Osc	<i>D.longispina</i>			
95 GJERSJOEN	1972	NL	O	O	FO	2.70	64.0	23.0	23.00	1.50	0.07	.	177	11	15.7	0.189	0.180	95.2	0.018	0.007	41.2	Osc	<i>D.longispina</i>		
96 PETER	1991	LB	O	O	FA	2.40E-02	19.3	8.3	.	.	.	125.0	40	31.3	8.750	7.700	88.0	.	.	64.0	Osc egardhii Goin.	<i>D.cucullata</i>			
97 PETER	1992	LB	O	O	FA	2.40E-02	19.3	8.3	.	.	.	.	.	.	.	0.080	0.001	1.0	0.722	.	.	Osc sp, Anra spirooides	.		
98 PETER	1993	LB	O	O	FA	2.40E-02	19.3	8.3	.	.	.	.	.	.	.	0.500	0.001	1.0	2.230	.	.	Osc sp, Anra spirooides	.		
99 ROUND	1981	LB	O	O	FO	0.13	10.5	2.9	2.90	5.05	1.74	.	627	40	15.9	0.340	0.036	10.5	.	.	92.0	App, Anra	<i>D.pulex, D.galeata mend</i>		
100 ROUND	1982	LB	O	O	FO	0.13	10.5	2.9	2.90	4.68	1.61	.	698	33	21.5	0.280	0.229	29.0	.	.	55.0	App, Anra	<i>D.pulex, D.galeata mend</i>		
101 SLAPP RES	1961	NL	O	O	FO	12.90	55.0	20.6	5.00	2.00	0.40	.	1429	38	37.6	7.150	4.260	59.6	1.430	.	.	.	<i>D.pulex, D.galeata mend</i>		
102 SLAPP RES	1963	NL	O	O	FO	12.90	55.0	20.6	5.00	2.00	0.40	.	1779	35	51.0	3.660	0.293	16.4	1.260	.	.	.	<i>D.pulex, D.galeata mend</i>		
103 SLAPP RES	1964	NL	O	O	FO	12.90	55.0	20.6	5.00	2.00	0.40	.	.	.	.	1.200	0.084	7.0	1.700	.	.	.	<i>D.pulex, D.galeata mend</i>		
104 STEINSEFJORDEN	1973	NL	O	O	MO	12.80	22.0	11.1	10.00	7.30	0.73	.	200	11	18.2	1.100	0.429	39.0	1.500	0.600	40.0	App fauque, Osc rubescens	<i>D.galeata</i>		
105 SAIDENBACH RES	1986	NL	O	O	FA	1.46	45.0	15.3	5.50	.	.	.	.	.	.	1.000	0.280	28.0	0.390	0.260	66.6	App fauque, Com lac	<i>D.galeata</i>		
106 WASHINGTON	1977	NL	O	O	MO	.	32.9	10.00	7.60	0.76	.	.	231	9	26.3	0.915	0.100	10.9	.	2.152	.	App	<i>D.galeata</i>		
107 WASHINGTON	1978	NL	O	O	MO	.	32.9	10.00	6.40	0.64	.	.	208	12	17.5	1.080	0.152	9.6	.	2.508	.	App	<i>D.pulicaria, D.liborata</i>		
108 WASHINGTON	1979	NL	O	O	MO	.	32.9	10.00	7.80	0.78	.	.	192	10	18.6	1.585	0.152	9.6	.	1.568	.	App	<i>D.pulicaria, D.liborata</i>		
109 HEART	1973	NL	O	O	FO	.	9.0	4.6	3.50	1.56	0.45	.	1202	91	13.3	40.000	34.000	85.5	.	2.455	.	App fauque, Anra Pla Bur	<i>D.galeata, D.rosea, D.pari (68.69)</i>		
110 CROCHIE C.	1991	E	O	O	FA	50.24	12.0	12.0	4.00	.	.	379	8	47.4	0.134	0.009	7.0	0.591	0.139	23.5	Mer tenuissima	<i>D.middendorffiana Fibber</i>			
111 LEVEN	1971	NL	O	O	FO	13.30	23.0	3.9	3.90	1.98	0.51	7.6	1300	67	19.4	8.750	0.241	2.8	.	.	33.0	Syn	<i>D.pulex, D.galeata</i>		
112 FLOODED QUARRY	1985	LB	O	O	FO	4.40E-04	7.0	3.0	3.00	.	.	.	.	.	.	3.460	0.173	5.0	6.600	2.178	33.0	Gom	<i>D.galeata</i>		
113 HELGETJERN	1985	LB	O	O	FO	0.12	3.5	1.5	2.00	1.90	0.95	.	2000	150	13.3	5.750	0.115	2.0	12.000	4.466	37.2	Aucune	<i>D.galeata, D.crisata</i>		
114 HELGETJERN	1987	LB	O	O	FO	0.12	3.5	1.5	2.00	2.00	1.00	.	1300	83	15.7	3.260	0.098	3.0	2.000	1.829	88.0	Aucune	<i>D.galeata, D.crisata</i>		
115 KINNERET	1975	NL	O	O	FO	1.70E+02	42.0	25.0	23.00	.	.	.	458	7	65.4	2.130	0.406	19.0	.	.	.	.	Cbr	<i>D.galeata, D.crisata</i>	
116 LANGVATN	1975	NL	O	O	FO	0.43	55.0	18.3	5.00	3.60	0.72	7.0	178	18	10.0	0.618	0.018	3.0	2.000	.	.	Coelos kuetzingianum	<i>D.pulex</i>		
117 MJOA	1978	NL	O	O	FA	3.65E+02	449.0	153.0	13.00	.	.	.	385	11	35.0	1.100	0.205	18.6	0.290	0.078	26.9	Aucune	<i>D.galeata, D.crisata</i>		
118 MJOA	1981	NL	O	O	FA	3.65E+02	449.0	153.0	13.00	.	.	.	385	11	35.0	1.550	0.001	1.0	0.342	0.078	22.8	Aucune	<i>D.galeata, D.crisata</i>		
119 MJOA	1986	NL	O	O	FA	3.65E+02	449.0	153.0	13.00	.	.	.	385	11	35.0	0.750	0.001	1.0	0.266	0.080	30.1	Aucune	<i>D.galeata, D.crisata</i>		
120 PAUL	1991	NL	O	O	FO	1.20E-02	12.2	5.0	4.80	.	.	.	.	.	.	0.200	0.010	5.0	1.400	.	.	.	.	D.pulex	<i>D.pulex</i>
121 PAUL	1992	NL	O	O	FO	1.20E-02	12.2	5.0	4.80	.	.	.	.	.	.	0.400	0.060	15.0	3.000	.	.	.	.	D.pulex	<i>D.pulex</i>
122 SAIDENBACH RES	1983	NL	O	O	FA	1.46	45.0	15.3	7.30	.	.	.	.	.	.	1.000	0.020	2.0	1.400	0.250	59.5	Aucune	<i>D.galeata</i>		
123 SAIDENBACH RES	1984	NL	O	O	FA	1.46	45.0	15.3	6.10	.	.	.	.	.	.	1.200	0.100	8.3	0.400	0.250	62.5	Gom lacus, App flos-aquae	<i>D.galeata</i>		
125 SAIDENBACH RES	1985	NL	O	O	FA	1.46	45.0	15.3	6.00	.	.	.	.	.	.	1.000	0.460	46.0	0.370	0.260	70.0	Appanot clabrata, App fauque	<i>D.galeata</i>		
126 SAIDENBACH RES	1987	NL	O	O	FA	1.46	45.0	15.3	3.70	.	.	.	.	.	.	0.980	0.800	81.6	0.260	0.085	32.7	Appanot clabrata, Gom la	<i>D.galeata</i>		

	Année	Catég	Prof	Dap	BioDap	Surface	Zma	Zm	Zth	DS	DS/Zth	pH	NT	PT	NT/PT	BioPhy	BioCya	% Cya	BioZoo	BioDap	% Dap	Espèces de Cyanobactérie	Espèces de Daphnia	
127 SAIDENBACH RES	1985	NL	O	O	FA	1.56	45.0	15.3		4.20						4.000	2.900	60.0	0.400	0.115	28.8	Aphanot clathrata, Gomphila	D.galeata	
128 SAIDENBACH RES	1989	NL	O	O	FA	1.46	45.0	15.3		5.20						1.600	0.020	1.3	0.410	0.130	29.5		D.galeata	
129 FLOODED QUARRY	1981	IB	O	O	MO	4.90E+04	7.0	3.0	3.00	1.00						3.300	0.384	14.7	4.480	1.120	25.0	Gom	D.hyalina, D.cucullata	
130 FRAZER SI 3	1987	NL	O	O	FA	16.60	58.9	33.2					101	6	17.1	0.056	0.000	1.0	0.005	0.045		Atacystis	D.longispina	
131 FRAZER SI 1+3	1988	NL	O	O	FA	16.60	58.9	33.2					98	8	12.4	0.010	0.000	1.6	0.005	0.002	36.9	Atacystis	D.longispina	
132 FRAZER SI 1+3	1989	NL	O	O	FA	16.60	58.9	33.2					120	10	12.5	0.034	0.000	1.0	0.005	0.001	21.7	Atacystis, mer	D.longispina	
133 CROCHE N	1991	E	O	O	FA	50.24	12.0	12.0	4.00				572	34	16.8	0.460	0.005	1.0	1.032	0.147	14.2		D.milnedloffiana Frisier	
134 HAUSSEE	1989	IB	O	O	MO	1.35	12.0	6.4	4.00							12.930	6.800	52.6		1.610		Planктологийа sp., Apb gracile	D.cucullata, D.hyalina	
135 HAUSSEE	1990	IB	O	O	MO	1.35	12.0	6.4	4.00							13.870	12.900	93.0		0.550		Planктологийа sp., Limnolobus sp.	D.cucullata	
136 HAUSSEE	1991	IB	O	O	MO	1.35	12.0	6.4	4.00							14.930	11.200	75.0		0.505		Limnolobus sp.	D.cucullata	
137 HAUSSEE	1992	IB	O	O	MO	1.35	12.0	6.4	4.00							29.750	21.500	73.5		0.419		Planктологийа sp.	D.cucullata	
138 HELGETJERN	1983	NL	O	N	FA	0.12	3.5	1.5	1.50	0.75	0.50		2000	195	10.3	14.600	8.656	60.0	7.000	0.000	1.0	Ana soliti fplancto, Osc agardhii	D.pulex	
139 HELGETJERN	1984	IB	O	N	FA	0.12	3.5	1.5	1.50	0.78	0.52		2050	175	11.7	18.350	6.793	37.0		0.000	1.0	Ana tener, Ana soliti fplancto, Osc agardhii	D.pulex	
140 HELGETJERN	1986	IB	O	N	FA	0.12	3.5	1.5	1.50	1.20	0.80		1550	125	12.4	13.110	1.311	10.0	4.000	0.000	1.0	Ana tener, Ana soliti fplancto	D.pulex	
141 HELGETJERN	1988	IB	O	N	FA	0.12	3.5	1.5	1.50	1.10	0.73		1200	70	17.1	7.860	1.810	23.0	0.400	0.000	1.0	Ana tener, Ana soliti fplancto	D.pulex	
142 SNASAVATN	1986	NL	O	N	FA	1.18E+02	121.0	46.0	10.00	4.00	0.40	7.0	275	4	64.0	0.190	0.002	1.0	0.151	0.025	16.6	Ana flos-aquae	D.longispina, D.galeata	
143 SNASAVATN	1987	NL	O	N	FA	1.18E+02	121.0	46.0	10.00	4.03	0.40	7.0	257	5	54.7	0.187	0.002	1.0	0.133	0.018	13.2	Ana flos-aquae	D.longispina, D.galeata	
144 TAHOE	1969-73	NL	O	N	FA	4.99E+02		315.0	15.00	28.30	1.89		61	3	21.8	0.090	0.001	1.0		0.005		Ana	D.pulex, D.rosea	
145 HAUGATJERN	1980a	E	O	N	MO	1.96E-05	6.0	6.0	5.00	1.00	8.0					2.240	0.530	34.7	1.930			Ana flos-aquae	D.galeata	
146 HAUSSEE	1985	IB	O	N	FA	1.35	12.0	6.4	4.00							47.500	5.700	12.0		0.329		Ana flos-aquae	D.galeata	
147 BAUTZEN RES	1977	NL	O	N	MO	5.33	7.4	7.40	2.00	0.27	8.1		1100			5.3	4.000	75.0	3.8	0.760	20.0	Mic aeruginosa	D.galeata	
148 KINNERET	1969	NL	O	N	FA	1.70E+02	42.0	25.0	23.00	3.75	0.16		458	10	45.8	2.580	0.018	1.9	1.089				Mic	D.galeata
149 KINNERET	1970	NL	O	N	FA	1.70E+02	42.0	25.0	23.00	3.75	0.16		458	12	38.1	1.700	0.017	1.0	2.280				Mic	D.magna
150 KINNERET	1971	NL	O	N	FA	1.70E+02	42.0	25.0	23.00	3.75	0.16		458	12	38.2	2.660	0.052	2.0					Mic	D.magna
151 KINNERET	1972	NL	O	N	FA	1.70E+02	42.0	25.0	23.00	3.75	0.16		458	8	57.3	3.050	0.058	1.9					Mic	D.magna
152 KINNERET	1973	NL	O	N	FA	1.70E+02	42.0	25.0	23.00				458	22	20.8	2.250	0.080	4.0					Mic	D.magna
153 KINNERET	1974	NL	O	N	FA	1.70E+02	42.0	25.0	23.00				458	16	28.6	2.820	0.169	6.0					Mic	D.magna
154 BAUTZEN RES	1976	NL	O	N	MO	5.33	7.4	7.40	1.41	0.19	8.8		250			13.3	13.000	97.0	11.5	0.575	5.0	Mic aeruginosa	D.galeata	
155 FINNISH (ST)	1962a	NL	O	N	FA	18.50	43.0	13.7	13.70			6.7		10		0.174	0.002	1.1	0.799				Mic flos-aquae	D.cristata
156 FINNISH (ST)	1962c	NL	O	N	FA	8.00	12.0	4.0	4.00			6.9		10		0.226	0.003	1.3	0.672				Mic flos-aquae	D.cristata
157 FINNISH (STATION)	1962i	NL	O	N	FA	8.00	20.0	9.0	9.00			6.9	300	10	30.0	0.225	0.006	2.7	0.688				Mic flos-aquae	D.cristata
158 FINNISH (STATION)	1962g	NL	O	N	FA	8.00	5.0	2.0	2.00			7.0	500	10	50.0	0.554	0.010	1.8	0.927				Mic flos-aquae	D.cristata
159 FINNISH LAKE	1962	NL	O	N	FA	10.60	20.0	13.7	13.70			6.9	400	10	40.0	0.435	0.008	2.0	0.762	0.118			Mic flos-aquae	D.cristata
160 POPOLAMENTO	1973a	NL	O	N	MO	2.34	9.4	5.1				8.0		36		11.100	0.800	7.2	6.300	1.560			Mic aeruginosa	D.cristata
161 POPOLAMENTO	1973b	NL	O	N	MO	2.34	9.4	5.1				8.0		32		10.500	1.040	9.9	7.270	1.440			Mic aeruginosa	D.cucullata
162 GJERSJOEN	N/P+F	E	O	N	FA	1.76E+06	4.0	4.0	4.00							2.084	0.366	17.6	0.342				Osc agardhii	
163 GJERSJOEN		E	O	N	FA	1.76E+06	4.0	4.0	4.00							0.178	0.042	23.6	0.283				Osc agardhii	
164 GJERSJOEN LAKE	1978	NL	O	N	FA	2.70	61.0	23.0	23.00	2.40	0.10		1460	18	81.1	4.200	3.360	80.0					Osc agardhii	D.longispina, D.cucullata
165 LAACHER	1987a	E	O	N	FA	8.50E-05	15.0	15.0	7.00	5.90	0.84	8.2		19		0.196	0.158	80.6		0.247			Osc rubescens	D.galeata Sars, D.cucullata Sars
166 LAACHER	1987c	E	O	N	FA	8.50E-05	15.0	15.0	9.00	4.30	0.48	8.2		22		0.355	0.270	70.1		0.164			Osc rubescens	D.galeata Sars, D.cucullata Sars
167 LAACHER	1987d	E	O	N	FA	8.50E-05	15.0	15.0	6.00	4.35	0.73	8.1		17		0.280	0.300	71.4		0.216			Osc rubescens	D.galeata Sars, D.cucullata Sars
168 LABELLE	1977	NL	O	N	FA	6.16E+02	10.2	3.8	3.80				1228	61	19.2	1.600	0.288	18.0	0.310	0.000	1.0	Osc	Aucune	
169 LABELLE	1978	NL	O	N	FA	6.16E+02	10.2	3.8	3.80				1333	68	19.6	2.400	0.840	35.0	0.720	0.000	1.0	Osc	Aucune	
170 L. ULLEVHJARDEN	1965	NL	O	N	FA		54.0	23.0	9.00	1.68	0.19					1.380	0.526	40.0	0.920	0.095	10.3	Osc agardhii, Lyngbya, Apb	D.galeata, D.cristata, D.cucullata	

LAC Année Catég Prof Dap BioDap Surface Zma Zm Zth DS Zth pH NT PT NT/PT BioPhy BioCya % Cya BioZoo BioDap % Dap Espèces de Cyanobactérie Espèces de Daphnia

171 MIDDLE	1975	NL	O	N	FA	0.28	15.0	6.2		7.0	567	7	81.0	0.400	0.172	43.0	0.009	0.000	1.0	Osc	Aucune				
172 MIDDLE	1976	NL	O	N	FA	0.28	15.0	6.2		14.6	453	15	31.0	0.450	0.059	13.0	0.163	0.000	1.0	Osc	Aucune				
173 MJOUSA	1972	NL	O	N	FA	3.65E+02	419.0	153.0	15.00	4.00	0.27			1.225	0.075	6.1	0.284	0.018	16.9	Osc	D.galeata, D.crisata				
174 MJOUSA	1975	NL	O	N	FA	3.65E+02	419.0	153.0	12.00					2.100	0.491	23.5	0.386	0.052	13.5	Osc	D.galeata, D.crisata				
175 MJOUSA	1976	NL	O	N	FA	3.65E+02	419.0	153.0	12.00					1.600	0.735	45.9	0.415	0.072	17.3	Osc	D.galeata, D.crisata				
176 MOON RIVER	1985a	NL	O	N	FA		12.0	6.0	6.00	3.20	0.53			1.650	0.475	29.0	0.800	0.028	3.5	Osc tenuis	D.retrocurva				
177 STEENSHJORDEN	1985	NL	O	N	FA	12.80	22.0	11.1	10.00	6.20	0.62	8.1	33.5	0.624	0.040	6.4		0.032			Osc agardhii, agardhii rar.				
178 WASHINGTON	1963	NL	O	N	FA		32.9	10.00	1.00	1.00	0.10	532	60	6.520	5.568	85.0		0.000	1.0	Osc	tres peu				
179 WASHINGTON	1964	NL	O	N	FA		32.9	10.00	1.00	1.00	0.10	488	51	5.878	5.202	88.5		0.096			Aucune				
180 WASHINGTON	1965	NL	O	N	FA		32.9	10.00	1.00	1.00	0.10	596	48	4.540	3.748	82.2		0.027			D.schoellera and D.laborata				
181 WASHINGTON	1966	NL	O	N	FA		32.9	10.00	1.00	1.00	0.11	636	38	4.215	3.383	85.0		0.175			tres peu				
182 WASHINGTON	1968	NL	O	N	FA		32.9	10.00	1.30	0.13	453	26	17.2	4.370	3.448	78.9		0.042			tres peu				
183 WASHINGTON	1969	NL	O	N	FA		32.9	10.00	2.20	0.22	454	21	21.5	5.110	3.454	67.6		0.000	1.0	Osc	tres peu				
184 WASHINGTON	1970	NL	O	N	FA		32.9	10.00	2.30	0.23	380	17	22.8	2.835				0.000	1.0	Osc	Aucune				
185 WASHINGTON	1971	NL	O	N	FA		32.9	10.00	3.50	0.35	300	13	22.4	3.280	0.889	27.0		0.000	1.0	Osc	Aucune				
186 WASHINGTON	1972	NL	O	N	FA		32.9	10.00	2.70	0.27	323	15	24.7	2.750	1.540	56.0		0.000	1.0	Osc	Aucune				
187 WASHINGTON	1973	NL	O	N	FA		32.9	10.00	3.40	0.34	267	15	17.9	1.028	0.201	19.4		0.235			D.ambigua, D.schoellera				
188 Mergozzo	1969	NL	O	N	FA	1.82	77.0	48.2	8.00	5.70	0.71			0.632	0.291	51.0		0.017			D.ambigua, D.schoellera				
189 Mergozzo	1970	NL	O	N	FA	1.82	77.0	48.2	8.00					1.510	0.529	35.0		0.134			D.ambigua, D.schoellera				
190 Mergozzo	1985c	NL	O	N	FA		12.0	6.0	6.00	7.70	1.28			0.200	0.050	24.0	0.300	0.021	7.0	Osc tenuis	D.retro, D.galea mend, D.long				
191 Moon River	1969	NL	O	N	FA	13.30	23.0	3.9	3.90	1.09	0.28	7.6	1600	99	16.2	19.700	5.772	29.3	6.020	0.000	1.0	Osc redbei, Ansa flos-aquae			
192 Leven	1980	NL	O	N	FA-MO	0.13	10.5	2.9	2.90	2.20	0.76			0.980	0.121	12.5			6.7	App	Aucune				
193 Round	1973	NL	O	N	FA-MO		8.0	3.0	3.00													D.ambigua			
194 Flosek (POL)	1973	NL	O	N	FA-MO	1.37	6.1	2.4	2.42	0.80	0.33	9.0	1371	77	17.8	15.720	4.212	26.8				D.cucullata			
195 Wingra	1970	NL	O	N	FA-MO	2.90E-02	10.1	2.8	2.80													D.ambigua, D.galeata, D.retro			
196 Vitalampa	1968	NL	O	N	FA	2.90E-02	10.1	2.8	2.80					0.153	0.002	1.3									
197 Vitalampa	1969	NL	O	N	FA	2.90E-02	10.1	2.8	2.80					0.159	0.001	2.5							Mer tenuissima		
198 Vitalampa	1970	NL	O	N	FA	2.90E-02	10.1	2.8	2.80					0.296	0.020	6.8							Mer tenuissima		
199 Vitalampa	1971	NL	O	N	FA	2.90E-02	10.1	2.8	2.80					0.310	0.001	1.0							Mer tenuissima		
200 Vitalampa	1972	NL	O	N	FA	2.90E-02	10.1	2.8	2.80					0.320	0.002	1.0							Mer tenuissima		
201 Vitalampa	1973	NL	O	N	FA	2.90E-02	10.1	2.8	2.80					0.166	0.001	1.0							Mer tenuissima		
202 Vitalampa	1974	NL	O	N	FA	2.90E-02	10.1	2.8	2.80					0.340	0.001	1.0							Mer tenuissima		
203 Botjorn	1968	NL	O	N	FA	9.70E-02	14.4	3.3	3.30					0.175	0.005	2.9							Mer tenuissima		
204 Botjorn	1969	NL	O	N	FA	9.70E-02	14.4	3.3	3.30					0.193	0.006	3.1							Mer tenuissima		
205 Botjorn	1970	NL	O	N	FA	9.70E-02	14.4	3.3	3.30					0.226	0.020	8.8							Mer tenuissima		
206 Botjorn	1971	NL	O	N	FA	9.70E-02	14.4	3.3	3.30					0.300	0.005	1.7							Mer tenuissima		
207 Botjorn	1972	NL	O	N	FA	9.70E-02	14.4	3.3	3.30					0.219	0.028	12.8							Mer tenuissima		
208 Botjorn	1973	NL	O	N	FA	9.70E-02	14.4	3.3	3.30					0.149	0.020	13.4							Mer tenuissima		
209 Botjorn	1974	NL	O	N	FA	9.70E-02	14.4	3.3	3.30					0.253	0.025	9.9							Mer tenuissima		
210 Crochie F	1991	E	O	N	FA	50.24	12.0	12.0	4.00					0.291	0.015	5.0	0.204	0.009	4.4	Cbr					
211 Crochie FN	1991	E	O	N	FA	50.24	12.0	12.0	4.00					1.435	0.158	11.0	0.391	0.033	8.4						
212 Leven	1968	NL	O	N	FA	13.30	23.0	3.9	3.90	0.85	0.22	8.2	1525	98	15.6	19.300	16.849	87.3		0.000	1.0	Syn. Osc redbei			
213 Leven	1970	NL	O	N	FA	13.30	23.0	3.9	3.90	0.95	0.24	7.6	1200	79	15.2	21.000	8.033	38.3		0.000	1.0	Syn			
211 Erken See	1980	NL	O	N	FA	22.86		11.0						1.777	0.229	12.9	9.560	0.466	4.9						Gloeoicricbia, Osc., App flos-aquae, M. aer. D longispina ssp hyalina

## LAC

## Espèces de Daphnia

## Catég Prof Dap

## BioDap

## Surface

## Zma

## Zth

## DS

## DS/Zth

## pH

## NT

## PT

## NT/PT

## BioPhy

## BioCya

## % Cya

## BioZoo

## BioDap

## % Dap

## Espèces de Cyanobactérie

Année	Site	Prof	Dap	BioDap	Surface	Zma	Zth	DS	DS/Zth	pH	NT	PT	NT/PT	BioPhy	BioCya	% Cya	BioZoo	BioDap	% Dap	Espèces de Cyanobactérie	Espèces de Daphnia			
1979	FLOODED QUARRY	NL	O	N	FA	4.40E+04	7.0	3.0	2.10	0.70	.	.	.	3.450	0.001	1.0	1.170	0.000	1.0	Gom	Aucune			
1980	FLOODED QUARRY	NL	O	N	FA	4.40E+04	7.0	3.0	2.50	0.83	.	.	.	3.210	0.880	25.0	3.780	0.000	1.0	Gom	Aucune			
1973	HURON	NL	O	N	FA	2.10E+04	50.0	6.00	1.50	0.25	.	.	700	40	17.5	.	.	.	9.4	Gloeocapsa, Chr, Anacystis	D.retrocurva, D.galeata			
1974	LANGVATN	NL	O	N	FA	0.43	55.0	18.3	5.00	3.60	0.72	7.0	14	.	0.417	0.016	4.0	0.900	0.001	1.0	Coelos kuetzingianum	D.galeata sans		
1976	LANGVATN	NL	O	N	FA	0.43	55.0	18.3	5.00	3.60	0.72	7.0	15	18	7.5	1.370	0.001	1.0	0.750	0.000	1.0	Aucune	D.galeata sans	
1973	MIDDLE	NL	O	N	FA	0.28	15.0	6.2	.	4.41	4.4	621	7	85.0	0.460	0.001	1.0	0.137	0.000	1.0	Aucune	D.galeata sans		
1974	MIDDLE	NL	O	N	FA	0.28	15.0	6.2	.	4.41	7.0	603	7	84.9	0.200	0.001	1.0	0.009	0.000	1.0	Aucune	Aucune		
1979	MJOSA	NL	O	N	FA	3.65E+02	499.0	13.00	.	.	385	11	35.0	1.150	0.001	1.0	0.251	0.038	15.0	Aucune	D.galeata, D.cristata			
1980	MJOSA	NL	O	N	FA	3.65E+02	499.0	13.00	.	.	385	11	35.0	0.950	0.001	1.0	0.280	0.044	15.7	Aucune	D.galeata, D.cristata			
1982	MJOSA	NL	O	N	FA	3.65E+02	499.0	13.00	.	.	385	11	35.0	1.300	0.001	1.0	0.340	0.053	15.6	Aucune	D.galeata, D.cristata			
1983	MJOSA	NL	O	N	FA	3.65E+02	499.0	13.00	.	.	385	11	35.0	0.800	0.001	1.0	0.286	0.042	14.7	Aucune	D.galeata, D.cristata			
1984	MJOSA	NL	O	N	FA	3.65E+02	499.0	13.00	.	.	385	11	35.0	0.900	0.001	1.0	0.325	0.037	11.4	Aucune	D.galeata, D.cristata			
1985	MJOSA	NL	O	N	FA	3.65E+02	499.0	13.00	.	.	385	11	35.0	1.000	0.001	1.0	0.274	0.032	11.7	Aucune	D.galeata, D.cristata			
1987	MJOSA	NL	O	N	FA	3.65E+02	499.0	13.00	.	.	385	11	35.0	0.650	0.001	1.0	0.292	0.052	17.8	Aucune	D.galeata, D.cristata			
1988	MJOSA	NL	O	N	FA	3.65E+02	499.0	13.00	.	.	385	11	35.0	0.690	0.001	1.0	0.258	0.045	17.4	Aucune	D.galeata, D.cristata			
1978	OSENSJOEN	NL	O	N	FA	45.20	112.0	37.0	10.00	4.20	0.42	6.6	274	9	31.2	0.184	0.009	5.0	.	25.7	Uperifiserte	D.cristata, D.longispina, D.galeata		
1963	PAAJARVI	NL	O	N	FA	13.40	80.0	14.4	.	1.80	6.8	.	9	.	0.515	0.004	2.3	0.227	0.016	7.0	Lyngbya	D.galeata sans, D.cristata		
1964	PAAJARVI	NL	O	N	FA	13.40	80.0	14.4	.	1.80	6.8	.	9	.	0.362	0.004	1.3	0.375	0.029	7.7	Lyngbya	D.galeata sans, D.cristata		
1973	MIKOLA (POL)	NL	O	N	FA-MO	.	27.0	11.0	11.00	.	.	.	.	.	.	58.0	4.270	.	.	.	.	D.cucullata		
1973	SNARDURY (POL)	NL	O	N	FA-MO	.	23.0	6.0	6.00	.	.	.	.	.	.	16.0	3.000	.	.	.	.	D.cucullata		
1973	TALTOWISKO (POL)	NL	O	N	FA-MO	.	39.0	14.0	14.00	.	.	.	.	.	.	90.0	3.420	.	.	.	.	D.cucullata		
1982a	STORSJOEN/CHAI	NL	O	N	FA	44.30	17.0	7.0	5.00	4.70	0.94	6.4	259	10	24.7	0.343	0.003	1.0	0.038	0.008	20.7	.	D.cristata	
1982b	STORSJOEN/CHAI	NL	O	N	FA	44.30	17.0	7.0	4.00	3.64	0.91	6.1	243	11	21.9	0.388	0.005	1.2	0.015	0.010	22.0	.	D.cristata	
1982c	STORSJOEN/CHAI	NL	O	N	FA	44.30	17.0	7.0	5.00	4.19	0.84	6.0	239	12	20.2	0.288	0.006	2.0	0.054	0.012	22.5	.	D.cristata	
1988	SURPRISE	NL	O	N	FA	2.75	19.5	13.7	3.00	.	6.6	40	21	1.9	0.016	0.009	55.3	0.000	1.0	0.000	0.000	1.0	Syneccocystis, Anra	D.cristata
1976	MICHIGAN	NL	O	N	FA	.	.	85.0	16.00	.	.	392	8	49.0	.	.	15.6	0.600	0.070	11.6	.	D.retrocurva, D.galeata mendotae		
1990	SAIDENBACH RES	NL	O	N	FA	1.46	45.0	15.3	4.80	.	.	.	.	1.750	0.000	4.6	0.460	0.090	19.6	.	D.galeata			
1981	PACKERS A+B	NL	O	N	FA	2.10	30.5	12.2	2.70	.	226	14	16.1	0.018	0.000	1.5*	0.018	0.002	9.4	Anacystis mer	D.longispina			
1984	PACKERS A+B+C+D	NL	O	N	FA	2.10	30.5	12.2	.	.	224	14	16.1	0.018	0.004	20.3	0.026	0.005	17.7	Anacystis	D.longispina			
1990	FRAZER 1 et 3	NL	O	N	FA	16.60	58.9	33.2	5.30	.	66	6	11.2	0.015	0.000	1.0	0.006	0.000	2.0	Anacystis	D.longispina			
1991	FRAZER 1 et 3	NL	O	N	FA	16.60	58.9	33.2	4.70	.	99	5	18.3	0.038	0.000	1.0	0.005	0.000	2.0	Anacystis Anra	D.longispina			
1983	PACKERS A+B	NL	O	N	FA	2.10	30.5	12.2	.	.	210	11	19.1	0.013	0.006	43.0	0.018	0.001	19.4	Anacystis mer	D.longispina			
1988	PACKERS A+B	NL	O	N	FA	2.10	30.5	12.2	2.40	.	254	14	18.8	0.058	0.001	2.3	0.022	0.004	17.7	Anacystis	D.longispina			
1965	MAGGIORE	NL	O	.	FA	2.12E+02	370.0	177.0	14.00	7.00	0.50	7.9	.	0.413	0.006	1.5	.	.	.	.	.	.	.	

**Annexe 2** - Tableau de distribution générique des Cyanobactéries (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Oscillatoria*) associée à des variables environnementaux: surface du lac, profondeur de la thermocline ( $Z_{th}$ ), profondeur maximale ( $Z_{ma}$ ) et moyenne ( $Z_m$ ), profondeur de secchi (DS), rapport entre la profondeur de secchi et le profondeur de la thermocline ( $DS/Z_{th}$ ), azote total (NT), phosphore total (PT), rapport entre l'azote et le phosphore (NT/PT) et la biomasse de Cyanobactéries (BioCya) et de *Daphnia* (BioDap) pour les 152 années d'études.



Lac	Année	Catég	Prof	Dap	Zth	Zma	Zm	DS/Zth	SD	NT/PT	NT	PT	BioCya	BioDap	Mic	Ana	App	Osc
					m	m	m	m	m	µg/L	µg/L	µg/L	g(vvw)/m3	g(vvw)/m3				m
1 VAENG	1987	LB	N	0	1.2	1.9	1.2	0.92	1.10	13	1600	125	1.60	10.14	0	1	0	0
2 VAENG	1988	LB	N	0	1.2	1.9	1.2	1.17	1.40	9	800	87	0.50	5.44	0	1	0	0
3 CRYSTAL	1979b	E	N	0	2.5	2.5	2.5	0.20	0.51	.	.	.	12.94	1.16	1	0	0	0
4 MOSVATN	1987	LN	N	0	2.1	3.2	2.1	0.73	1.54	.	.	42	1.01	0.60	1	0	0	0
5 MOSVATN	1988	LB	N	0	2.1	3.2	2.1	1.07	2.25	8	236	30	0.80	3.18	1	0	0	0
6 TRUMMEN	1968	LN	N	0	1.1	2.2	1.1	0.21	0.23	8	5805	713	42.00	.	1	0	0	0
7 TRUMMEN	1969	LN	N	0	1.1	2.2	1.1	0.16	0.18	9	6833	743	47.83	.	1	0	0	0
8 FREDERIC	1989a	E	N	0	3.0	3.0	3.0	0.60	1.80	.	.	28	0.23	4.68	1	0	0	0
9 CROCHEN	1991	E	N	0	3.0	3.0	3.0	.	.	16	527	34	0.12	0.00	1	0	0	0
10 CRYSTAL	1979a	E	N	0	2.5	2.5	2.5	0.34	0.85	.	.	98	2.22	1.23	0	0	1	0
11 WOLDERWIJD	1989	LN	N	0	1.5	2.5	1.5	0.17	0.26	.	.	158	197.96	2.50	0	0	1	0
12 WOLDERWIJD	1990	LN	N	0	1.5	2.5	1.5	0.21	0.32	.	.	128	156.80	2.38	0	0	1	0
13 WOLDERWIJD	1991	LB	N	0	1.5	2.5	1.5	0.46	0.70	.	.	78	13.72	3.80	0	0	1	0
14 ZWEMBUST	1988	LB	N	0	1.5	2.5	1.5	0.20	0.30	1	1200	1050	.	0.98	0	0	1	0
15 BYSJON	sans POIS	E	N	0	2.2	2.2	2.2	.	.	.	.	512	0.87	2.55	0	0	1	0
16 TRUMMEN	sans POIS	E	N	0	2.8	2.8	2.8	.	.	10	1300	130	0.40	20.99	0	0	1	0
17 MOSVATN	1986	LN	N	0	2.1	3.2	2.1	0.81	1.70	14	652	47	3.45	.	1	0	0	0
18 VAENG	1986	LN	N	N	1.2	1.9	1.2	0.58	0.70	8	1250	157	15.40	1.43	0	1	0	0
19 TRUMMEN	1973	LN	N	N	1.8	2.2	1.8	0.43	0.75	22	1675	76	4.58	.	0	1	0	0
20 TRUMMEN	1974	LN	N	N	1.8	2.2	1.8	0.35	0.61	20	1630	81	5.64	.	0	1	0	0
21 FREDERIC	1989b	E	N	N	3.0	3.0	3.0	0.30	0.89	.	.	50	1.32	0.88	1	0	0	0
22 CRYSTAL	1979c	E	N	N	2.5	2.5	2.5	0.16	0.41	.	.	234	7.63	0.00	1	0	0	0
23 CRYSTAL	1979d	E	N	N	2.5	2.5	2.5	0.21	0.53	.	.	221	30.03	0.00	1	0	0	0
24 CRYSTAL	1979lac	LN	N	N	1.8	2.5	1.8	0.21	0.36	.	.	164	51.72	0.00	1	0	0	0
25 TRUMMEN	1970	LN	N	N	1.4	2.2	1.4	0.59	0.82	9	2847	326	2.10	.	1	0	0	0
26 TRUMMEN	1971	LN	N	N	1.8	2.2	1.8	0.40	0.70	20	2579	129	5.13	.	1	0	0	0
27 ZWEMBUST	1986	LN	N	N	1.5	2.5	1.5	0.20	0.30	.	.	1000	.	.	1	0	0	0
28 TRUMMEN	avec POIS	E	N	N	2.8	2.8	2.8	.	.	15	6900	450	42.30	0.00	1	0	0	0

Lac	Année	Catég	Prof	Dap	Zth	Zma	Zm	DS/Zth	SD	NT/PT	NT	PT	BioCya	BioDap	Mic	Ana	Appb	Osc
29 TRUMMEN	1977	LN	N	N	1.8	2.2	1.8	0.44	0.77	19	1179	61	4.88	.	0	0	0	1
30 INNER BROAD	1976	LN	N	N	1.5	2.0	1.5	1.33	2.00	.	.	1570	0.40	0.15	0	0	0	1
31 OUTER BROAD	1976	LN	N	N	1.5	2.0	1.5	0.73	1.10	.	.	1760	0.22	0.00	0	0	0	1
32 TRUMMEN	1972	LN	N	N	1.8	2.2	1.8	0.38	0.66	21	1563	73	8.91	.	0	0	0	1
33 TRUMMEN	1976	LN	N	N	1.8	2.2	1.8	0.42	0.74	19	1284	66	6.83	.	0	0	0	1
34 BYSJON	avec POIS	E	N	N	2.2	2.2	2.2	.	.	.	.	440	22.20	0.00	0	0	1	0
35 CHRISTINA L.	1987	LN	N	N	1.3	3.0	1.3	0.29	0.36	18	1440	78	.	0.04	1	0	0	0
36 HAUSSEE	1987	LB	0	0	4.0	12.0	6.4	.	.	.	.	1100	2.33	0.75	0	1	0	0
37 HAUSSEE	1988	LB	0	0	4.0	12.0	6.4	.	.	.	.	1100	4.10	0.76	0	1	0	0
38 HAUGATJERN	1979	LN	0	0	5.0	15.5	7.6	0.60	3.00	11	417	37	13.94	0.51	0	1	0	0
39 HAUGATJERN	1980	LN	0	0	5.0	15.5	7.6	0.45	2.25	20	824	42	2.18	0.35	0	1	0	0
40 HAUGATJERN	1981	LB	0	0	5.0	15.5	7.6	0.80	4.00	.	.	.	0.16	0.24	0	1	0	0
41 HAUGATJERN	1982	LB	0	0	5.0	15.5	7.6	1.00	5.00	12	368	30	0.71	0.41	0	1	0	0
42 HAUGATJERN	1983	LB	0	0	5.0	15.5	7.6	.	.	.	.	.	0.35	0.88	0	1	0	0
43 HAUGATJERN	1984	LB	0	0	5.0	15.5	7.6	.	.	.	.	.	0.19	0.70	0	1	0	0
44 WEST LONG LAKE	1991	LN	0	0	.	.	.	.	.	.	.	.	0.00	.	0	1	0	0
45 WEST LONG LAKE	1992	LN	0	0	.	.	.	.	.	.	.	.	0.06	.	0	1	0	0
46 WEST LONG LAKE	1993	LN	0	0	.	.	.	.	.	.	.	.	2.20	.	0	1	0	0
47 SLAPY RESERVOIR	1962	LN	0	0	5.0	55.0	20.6	0.40	2.00	51	1779	35	0.69	.	0	1	0	0
48 SLAPY RESERVOIR	1965	LN	0	0	5.0	55.0	20.6	0.40	2.00	51	1779	35	0.07	.	0	1	0	0
49 SLAPY RESERVOIR	1966	LN	0	0	5.0	55.0	20.6	0.40	2.00	51	1779	35	0.14	.	0	1	0	0
50 SLAPY RESERVOIR	1967	LN	0	0	5.0	55.0	20.6	0.40	2.00	51	1779	35	0.38	.	0	1	0	0
51 HAUGATJERN	1980b	E	0	0	5.0	6.0	6.0	1.14	5.70	.	.	.	0.06	.	0	1	0	0
52 LEVEN	1972	LN	0	0	3.9	23.0	3.9	0.51	1.98	.	.	.	18.00	.	0	1	0	0
53 LEVEN	1973	LN	0	0	3.9	23.0	3.9	0.51	1.98	.	.	.	6.22	.	0	1	0	0
54 LEVEN	1974	LN	0	0	3.9	23.0	3.9	0.51	1.98	.	.	.	0.55	.	0	1	0	0
55 LEVEN	1975	LN	0	0	3.9	23.0	3.9	0.51	1.98	.	.	.	3.33	.	0	1	0	0
56 LEVEN	1976	LN	0	0	3.9	23.0	3.9	0.51	1.98	.	.	.	22.61	.	0	1	0	0
57 BAUTZEN RES.	1978	LN	0	0	7.4	.	7.4	0.18	1.3	.	.	175	10.10	3.62	1	0	0	0
58 BAUTZEN RES.	1981	LB	0	0	7.4	.	7.4	0.41	3.04	.	.	.	2.50	4.42	1	0	0	0
59 BAUTZEN RES.	1982	LB	0	0	7.4	.	7.4	0.33	2.42	.	.	.	15.00	5.40	1	0	0	0

Lac	Année	Catég	Prof	Dap	Zth	Zma	Zm	DS/Zth	SD	NT/PT	NT	PT	BioCya	BioDap	Mic	Ana	Apb	Osc
60 BAUTZEN RES.	1983	LB	0	0	7.4	.	7.4	0.31	2.28	.	.	450	21.50	6.07	1	0	0	0
61 BAUTZEN RES.	1984	LB	0	0	7.4	.	7.4	0.26	1.93	.	.	600	9.00	2.87	1	0	0	0
62 BAUTZEN RES.	1985	LB	0	0	7.4	.	7.4	0.16	1.22	.	.	350	19.70	5.19	1	0	0	0
63 SLAPY RESERVOIR	1960	LN	0	0	5.0	55.0	20.6	0.40	2.00	51	1779	35	2.42	.	1	0	0	0
64 SAIDENBACH RES.	1982	LN	0	0	.	45.0	15.3	.	4.00	.	.	.	0.30	0.12	1	0	0	0
65 POPOLAMENTO	1973c	LN	0	0	.	9.4	5.1	.	.	.	.	54	1.21	3.34	1	0	0	0
66 GJERSJOEN	N/P-F	E	0	0	4.0	4.0	4.0	.	.	.	.	.	0.45	.	0	0	0	1
67 GJERSJOEN	N/P+D	E	0	0	4.0	4.0	4.0	.	.	.	.	.	0.47	.	0	0	0	1
68 GJERSJOEN	.F	E	0	0	4.0	4.0	4.0	.	.	.	.	.	0.31	.	0	0	0	1
69 LAACHER	1987b	E	0	0	8.0	15.0	15.0	0.81	6.50	.	.	21	0.24	0.30	0	0	0	1
70 MJOSA	1973	LN	0	0	16.0	449.0	153.0	0.26	4.13	35	385	11	0.09	0.08	0	0	0	1
71 MJOSA	1977	LN	0	0	12.0	449.0	153.0	.	.	35	385	11	0.18	0.09	0	0	0	1
72 STEINSFJORDEN	1972	LN	0	0	10.0	22.0	11.1	0.62	6.20	18	200	11	0.22	0.35	0	0	0	1
73 WASHINGTON	1974	LN	0	0	10.0	.	32.9	0.35	3.50	23	250	11	0.26	0.33	0	0	0	1
74 WASHINGTON	1975	LN	0	0	10.0	.	32.9	0.40	4.00	25	265	11	0.16	0.30	0	0	0	1
75 WASHINGTON	1976	LN	0	0	10.0	.	32.9	0.57	5.70	21	236	11	0.24	0.90	0	0	0	1
76 MOON RIVER	1985b	LN	0	0	6.0	20.0	6.0	0.87	5.20	.	.	7	0.07	0.14	0	0	0	1
77 BEAR St. A+B	1981	LN	0	0	.	20.0	10.5	.	5.40	14	101	7	0.11	0.03	0	0	0	1
78 BEAR St. A+B	1982	LN	0	0	.	20.0	10.5	.	4.90	15	149	10	0.07	0.01	0	0	0	1
79 BEAR St. A+B	1983	LN	0	0	.	20.0	10.5	.	4.40	20	175	9	0.18	0.02	0	0	0	1
80 BEAR St. A+B	1984	LN	0	0	.	20.0	10.5	.	4.20	19	204	11	0.47	0.02	0	0	0	1
81 BEAR St. A	1985	LN	0	0	.	20.0	10.5	.	4.00	16	177	11	0.18	0.01	0	0	0	1
82 GJERSJOEN LAKE	1972	LN	0	0	23.0	64.0	23.0	0.07	1.50	31	1250	40	7.70	.	0	0	0	1
83 PETER LAKE	1991	LB	0	0	.	19.3	8.3	.	.	.	.	.	0.00	.	0	0	0	1
84 PETER LAKE	1992	LB	0	0	.	19.3	8.3	.	.	.	.	.	0.00	.	0	0	0	1
85 PETER LAKE	1993	LB	0	0	.	19.3	8.3	.	.	.	.	.	2.70	.	0	0	0	1
86 ROUND LAKE	1981	LB	0	0	2.9	10.5	2.9	1.74	5.05	16	627	40	0.04	.	0	0	1	0
87 ROUND LAKE	1982	LB	0	0	2.9	10.5	2.9	1.61	4.68	21	698	33	0.23	.	0	0	1	0
88 SLAPY RESERVOIR	1961	LN	0	0	5.0	55.0	20.6	0.40	2.00	38	1429	38	4.26	.	0	0	1	0
89 SLAPY RESERVOIR	1963	LN	0	0	5.0	55.0	20.6	0.40	2.00	51	1779	35	0.29	.	1	0	1	0
90 SLAPY RESERVOIR	1964	LN	0	0	5.0	55.0	20.6	0.40	2.00	.	.	.	0.08	.	0	0	1	0

Lac	Année	Catég	Prof	Dap	Zth	Zma	Zm	DS/Zth	SD	NT/PT	NT	PT	BioCya	BioDap	Mic	Ana	Apb	Osc
91 STEINSFJORDEN	1973	LN	0	0	10.0	22.0	11.1	0.73	7.30	18	200	11	0.43	0.60	0	0	1	1
92 SAIDENBACH RES.	1986	LN	0	0		45.0	15.3		5.50				0.28	0.26	0	0	1	0
93 WASHINGTON	1977	LN	0	0	10.0		32.9	0.76	7.60	26	231	9	0.10	2.15	0	0	1	0
94 WASHINGTON	1978	LN	0	0	10.0		32.9	0.64	6.40	17	208	12	0.14	2.51	0	0	1	0
95 WASHINGTON	1979	LN	0	0	10.0		32.9	0.78	7.80	19	192	10	0.15	1.57	0	0	1	0
96 HEART	1973	LN	0	0	3.5	9.0	4.6	0.45	1.56	13	1202	91	34.00	2.46	0	0	1	0
97 HELGETJERN	1983	LN	0	N	1.5	3.5	1.5	0.50	0.75	10	2000	195	8.66	0.00	0	1	0	0
98 HELGETJERN	1984	LB	0	N	1.5	3.5	1.5	0.52	0.78	12	2050	175	6.79	0.00	0	1	0	0
99 HELGETJERN	1986	LB	0	N	1.5	3.5	1.5	0.80	1.20	12	1550	125	1.31	0.00	0	1	0	0
100 HELGETJERN	1988	LB	0	N	1.5	3.5	1.5	0.73	1.10	17	1200	70	1.81	0.00	0	1	0	0
101 SNASAVATN	1986	LN	0	N	10.0	121.0	46.0	0.40	4.00	64	275	4	0.00	0.03	0	1	0	0
102 SNASAVATN	1987	LN	0	N	10.0	121.0	46.0	0.40	4.03	55	257	5	0.00	0.02	0	1	0	0
103 TAHOE	1969-73	LN	0	N	15.0		313.0	1.89	28.30	22	61	3	0.00	0.00	0	1	0	0
104 HAUGATJERN	1980a	E	0	N	5.0	6.0	6.0	1.00	5.00				0.53		0	1	0	0
105 HAUSSEE	1985	LB	0	N	4.0	12.0	6.4					1100	5.70	0.33	0	1	0	0
106 BAUTZEN RES.	1977	LN	0	N	7.4		7.4	0.27	2.00			200	4.00	0.76	1	0	0	0
107 KINNERET	1969	LN	0	N	23.0	42.0	25.0	0.16	3.75	46	458	10	0.05		1	0	0	0
108 KINNERET	1970	LN	0	N	23.0	42.0	25.0	0.16	3.75	38	458	12	0.02		1	0	0	0
109 KINNERET	1971	LN	0	N	23.0	42.0	25.0	0.16	3.75	38	458	12	0.05		1	0	0	0
110 KINNERET	1972	LN	0	N	23.0	42.0	25.0	0.16	3.75	57	458	8	0.06		1	0	0	0
111 KINNERET	1973	LN	0	N	23.0	42.0	25.0	0.00		21	458	22	0.09		1	0	0	0
112 KINNERET	1974	LN	0	N	23.0	42.0	25.0	0.00		29	458	16	0.17		1	0	0	0
113 BAUTZEN RES.	1976	LN	0	N	7.4		7.4	0.19	1.41			250	13.00	0.58	1	0	0	0
114 FINNISH (STATION)	1962a	LN	0	N	13.7	43.0	13.7					10	0.00		1	0	0	0
115 FINNISH (STATION)	1962c	LN	0	N	4.0	12.0	4.0					10	0.00		1	0	0	0
116 FINNISH (STATION)	1962f	LN	0	N	9.0	20.0	9.0			30	300	10	0.01		1	0	0	0
117 FINNISH (STATION)	1962g	LN	0	N	2.0	5.0	2.0			50	500	10	0.01		1	0	0	0
118 FINNISH LAKE	1962	LN	0	N	13.7	20.0	13.7			40	400	10	0.01		1	0	0	0
119 POPOLAMENTO	1973a	LN	0	N		9.4	5.1					36	0.80	1.56	1	0	0	0
120 POPOLAMENTO	1973b	LN	0	N		9.4	5.1					32	1.04	1.44	1	0	0	0
121 GJERSJOEN	N/P+F	E	0	N	4.0	4.0	4.0						0.37		0	0	0	1

Lac	Année	Catég	Prof	Dap	Zth	Zma	Zm	DS/Zth	SD	NT/PT	NT	PT	BioCya	BioDap	Mic	Ana	Apb	Osc
122 GJERSJOEN	+F	E	0	N	40	40	40	.	.	.	.	.	0.04	.	0	0	0	1
123 GJERSJOEN LAKE	1978	LN	0	N	23.0	64.0	23.0	0.10	2.40	81	1460	18	3.36	.	0	0	0	1
124 LAACHER	1987a	E	0	N	7.0	15.0	15.0	0.84	5.90	.	.	19	0.16	0.25	0	0	0	1
125 LAACHER	1987c	E	0	N	9.0	15.0	15.0	0.48	4.30	.	.	22	0.27	0.16	0	0	0	1
126 LAACHER	1987d	E	0	N	6.0	15.0	15.0	0.73	4.35	.	.	17	0.20	0.22	0	0	0	1
127 LABELLE	1977	LN	0	N	3.8	10.2	3.8	.	.	19	1228	64	0.29	0.00	0	0	0	1
128 LABELLE	1978	LN	0	N	3.8	10.2	3.8	.	.	20	1333	68	0.84	0.00	0	0	0	1
129 LILLA ULLEVIFJARDEN	1965	LN	0	N	9.0	54.0	23.0	0.19	1.68	.	.	.	0.53	0.10	0	0	0	1
130 MIDDLE LAKE	1975	LN	0	N	.	15.0	6.2	.	.	81	567	7	0.17	0.00	0	0	0	1
131 MIDDLE LAKE	1976	LN	0	N	.	15.0	6.2	.	.	31	453	15	0.06	0.00	0	0	0	1
132 MJOSA	1972	LN	0	N	15.0	449.0	153.0	0.27	4.00	35	385	11	0.08	0.05	0	0	0	1
133 MJOSA	1975	LN	0	N	12.0	449.0	153.0	.	.	35	385	11	0.49	0.05	0	0	0	1
134 MJOSA	1976	LN	0	N	12.0	449.0	153.0	.	.	35	385	11	0.74	0.07	0	0	0	1
135 MOON RIVER	1985a	LN	0	N	6.0	12.0	6.0	0.53	3.20	.	.	11	0.48	0.03	0	0	0	1
136 STEINSEJORDEN	1985	LN	0	N	10.0	22.0	11.1	0.62	6.20	34	335	10	0.04	.	0	0	0	1
137 WASHINGTON	1963	LN	0	N	10.0	.	32.9	0.11	1.08	9	532	60	5.57	0.03	0	0	0	1
138 WASHINGTON	1964	LN	0	N	10.0	.	32.9	0.14	1.35	10	488	51	5.20	0.00	0	0	0	1
139 WASHINGTON	1965	LN	0	N	10.0	.	32.9	0.13	1.27	12	596	48	3.75	0.10	0	0	0	1
140 WASHINGTON	1966	LN	0	N	10.0	.	32.9	0.13	1.31	17	636	38	3.58	0.03	0	0	0	1
141 WASHINGTON	1967	LN	0	N	10.0	.	32.9	0.14	1.35	17	453	26	3.45	0.18	0	0	0	1
142 WASHINGTON	1968	LN	0	N	10.0	.	32.9	0.21	2.06	22	454	21	3.45	0.04	0	0	0	1
143 WASHINGTON	1969	LN	0	N	10.0	.	32.9	0.25	2.50	24	329	14	.	0.00	0	0	0	1
144 WASHINGTON	1970	LN	0	N	10.0	.	32.9	0.23	2.31	23	380	17	1.34	0.00	0	0	0	1
145 WASHINGTON	1971	LN	0	N	10.0	.	32.9	0.33	3.30	22	300	13	0.89	0.00	0	0	0	1
146 WASHINGTON	1972	LN	0	N	10.0	.	32.9	0.28	0.28	25	323	13	1.54	0.00	0	0	0	1
147 WASHINGTON	1973	LN	0	N	10.0	.	32.9	0.32	3.15	18	267	15	0.20	0.23	0	0	0	1
148 MERGOZZO	1969	LN	0	N	8.0	77.0	48.2	0.71	5.70	.	.	.	0.29	0.05	0	0	0	1
149 MERGOZZO	1970	LN	0	N	8.0	77.0	48.2	.	.	.	.	.	0.53	0.13	0	0	0	1
150 MOON RIVER	1985c	LN	0	N	6.0	40.0	6.0	1.28	7.70	.	.	5	0.05	0.02	0	0	0	1
151 LEVEN	1969	LN	0	N	3.9	23.0	3.9	0.28	1.09	16	1600	99	5.77	0.00	0	0	0	1
152 ROUND LAKE	1980	LN	0	N	2.9	10.5	2.9	0.76	2.20	22	888	41	0.12	.	0	0	1	0

**Annexe 3** - Tableau pour les systèmes biomanipulés (lacs et enclos) des valeurs de: surface du lac, profondeur maximale ( $Z_{ma}$ ) et moyenne ( $Z_{mo}$ ), profondeur de secchi (DS), le rapport entre la profondeur de secchi et la profondeur de la thermocline ( $DS/Z_{th}$ ), pH, azote total (NT), phosphore total (PT), rapport entre l'azote total et le phosphore total ( $NT/PT$ ), biomasse de phytoplancton (BioPhy) et de Cyanobactéries (BioCya), % de Cyanobactéries (% Cya), biomasse de zooplancton (BioZoo) et de *Daphnia*, (BioDap), % de *Daphnia* (% Dap) et espèces dominantes des Cyanobactéries et de *Daphnia*. Les valeurs montrent une moyenne des données précédants et suivants la biomanipulation.

	Surface		Zm	DS	pH	NT/PT	NT	PT	BioPhy	BioCya	% Cya	BioZoo	BioDap	% Dap	Année	Catég	Prof	Dap	BioDap	Espèces de Cyanobactéries	Espèces de Daphnia
	km2	m																			
<b>• Lacs biomantipulés</b>																					
1 ROUND LAKE	1980	1.26E-01	10.5	2.9	2.20	22	888	41	0.97	0.12	12.5	5.75	2.19	33.5	1976	LB	O	N	FA-MO	App	<i>D. ambigua</i>
	1981-82	1.26E-01	10.5	2.9	4.86	19	663	36	0.36	0.13	19.8	8.25	4.08	53.2	1977	LN	O	N	MO	Aph, Aua	<i>D. galeata mend.</i> , <i>D. pulicaria</i> , <i>D. pulex</i> , <i>D. galeata mend.</i>
2 BAUTZEN RES	1977-78	5.33	7.4	1.65	8.55	188	7.75	7.00	7.75	7.00	86.5	5.75	2.19	33.5	1976	LB	O	N	MO	Mic. aeruginosa	<i>D. galeata</i>
	1976, 81-85	5.33	7.4	2.05	8.28	413	14.03	11.37	14.03	11.37	95.0	8.25	4.08	53.2	1977	LN	O	N	MO	Mic. aeruginosa	<i>D. galeata</i>
															1978	LN	O	N	FO	Mic. aeruginosa	<i>D. galeata</i>
															1981	LB	O	O	FO	Mic. aeruginosa	<i>D. galeata</i>
															1982	LB	O	O	FO	Mic. aeruginosa	<i>D. galeata</i>
3 FLOODED QUARRY	1979-80	0.44 E-3	7.0	3.0	2.30	meso.	3.33	0.40	3.33	0.40	13.0	2.45	0.00	1.0	1979	LN	O	N	FA	Goni	Aucune
	1981+85	0.44 E-3	7.0	3.0	3.00	meso.	3.29	0.33	3.29	0.33	9.8	5.54	1.65	29.0	1980	LN	O	N	FA	Goni	Aucune
															1981	LB	O	O	MO	Goni	<i>D. hyalina</i> , <i>D. cucullata</i>
															1985	LB	O	O	FO	Goni	<i>D. longispina</i> , <i>D. pulex</i>
															1983	LN	O	N	FA	Aua soliti plancton	<i>D. pulex</i>
4 HELGETJERN	1983	0.12	3.5	1.5	0.75	10	2000	195	14.40	8.66	60.0	7.00	0.00	1.0	1983	LN	O	N	FA	Aua soliti plancton, Osc. agardhii	<i>D. pulex</i>
	1984+88	0.12	3.5	1.5	1.40	14	1620	121	9.66	2.03	15.0	4.60	1.26	25.6	1984	LB	O	N	FA	Aua soliti plancton, Osc. agardhii	<i>D. pulex</i>
															1985	LB	O	O	FO	Aucune	<i>D. pulex</i> , <i>D. longispina</i> , <i>D. cucu</i>
															1986	LB	O	N	FA	Aua tener, Aua soliti plancton	<i>D. pulex</i>
															1987	LB	O	O	MO	Aucune	<i>D. pulex</i> , <i>D. longispina</i> , <i>D. cucu</i>
5 CHRISTINA	1987	16.19	3.0	1.3	0.36	18	1440	78	52 µg/L	39.0	87.5	0.04	0.04	0.04	1987	LN	N	N	FA	Gbr, Mic (n or)	<i>D. galeata</i> , <i>D. parvula</i>
	1988	16.19	3.0	1.3	0.52	17	1650	95	32 µg/L	87.5	3.87	3.87	3.87	3.87	1988	LB	N	O	FO	Mic, Osc, Aua (n or)	<i>D. pulex</i> , <i>D. galeata</i>
6 MOSVATN	1986-87	0.46	3.2	2.1	1.62	7.78	14	652	45	2.23	34.9	0.60	0.60	0.60	1986	LN	N	N	MO	Mic. aeruginosa, Aua solispir.	<i>D. galeata</i>
	1988	0.46	3.2	2.1	2.25	7.81	8	236	30	0.80	17.3	3.18	3.18	3.18	1987	LN	N	O	MO	Mic. aeruginosa, Aua solispir, Osc. li	<i>D. galeata</i>
7 WOLDERWIJD	1989-90	27.00	2.5	1.5	0.29	143	187.64	177.38	177.38	94.5	2.44	2.44	2.44	2.44	1989	LN	N	O	FO	Aph. flos-aquae, Osc. reticlei	<i>D. galeata</i>
	1991	27.00	2.5	1.5	0.70	78	20.85	13.72	13.72	48.0	3.80	3.80	3.80	3.80	1990	LN	N	O	FO	Aph. flos-aquae, Osc. reticlei	<i>D. hyalina</i> , <i>D. galeata</i>
															1991	LB	N	O	FO	Aph. flos-aquae, Osc. agardhii, Goni	<i>D. hyalina</i> , <i>D. galeata</i>
8 ZWEMBUST	1986	1.50E-02	2.5	1.5	0.30	1000				0.00	78.0	4.36	2.51	52.6	1986	LN	N	N	FA	Mic. aeruginosa	Aucune
	1987-88-89	1.50E-02	2.5	1.5	0.30	2	1503	102.6		0.00	3.3	4.36	2.51	52.6	1987	LB	N	O	FO	Aucune	<i>D. hyalina</i> , <i>D. magna</i>
														1988	LB	N	O	MO	Aph. flos-aquae	<i>D. pulex</i>	
														1989	LB	N	O	FO	Aucune	<i>D. hyalina</i>	

	Surface	Zma	Zm	DS	pH	NT/PT	NT	FT	BioPhy	BioCya	% Cya	BioZoo	BioDap	% Dap	Année	Catég	Prof	Dap	BioDap	Espèces de Cyanobactéries	Espèces de Daphnia
9 HAUGATJERN HAUGATJERN	1979a	9.10E-02	15.5	7.6	2.62	9.65	15	621	40	15.25	8.55	51.0	0.76	0.43	1979	LN	O	O	MO	<i>Ava flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>
	1981a-81	9.10E-02	15.5	7.6	4.50	8.80	12	368	30	0.99	0.35	33.8	0.73	0.56	1980	LN	O	O	FA	<i>Ava flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>
10 VAENG VAENG	1981	9.10E-02	15.5	7.6	4.50	8.80	12	368	30	0.99	0.35	33.8	0.73	0.56	1981	LB	O	O	FA	<i>Ava flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>
	1982	9.10E-02	15.5	7.6	4.50	8.80	12	368	30	0.99	0.35	33.8	0.73	0.56	1982	LB	O	O	FA	<i>Ava flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>
	1983	9.10E-02	15.5	7.6	4.50	8.80	12	368	30	0.99	0.35	33.8	0.73	0.56	1983	LB	O	O	MO	<i>Ava flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>
	1984	9.10E-02	15.5	7.6	4.50	8.80	12	368	30	0.99	0.35	33.8	0.73	0.56	1984	LB	O	O	MO	<i>Ava flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>
11 CRYSTAL CRYSTAL	1986	0.15	1.9	1.2	0.70	8.00	8	1250	157	26.40	15.40	58.3	4.00	1.43	1986	LN	N	N	MO	<i>Ava, Com</i>	<i>D.cucullata</i>
	1987-88	0.15	1.9	1.2	1.25	7.80	11	1200	106	12.10	1.05	8.1	20.00	7.78	1987	LB	N	O	FO	<i>Ava</i>	<i>D.cucullata</i>
12 BYSJON BYSJON	1979c,d	1.53E-06	2.5	2.5	0.47	7.90	.	228	28.20	18.83	61.5	.	0.00	.	c	E	N	N	FA	<i>Mic</i>	<i>D.galeata menud.</i>
	1979a,b	1.53E-06	2.5	2.5	0.68	7.09	.	98	14.62	7.57	44.4	.	1.20	1.0	d	E	N	N	FA	<i>Mic</i>	<i>Aucune</i>
13 TRUMMEN TRUMMEN	avec POIS	7.00E-06	2.2	2.2	.	9.75	.	512	37.00	22.20	60.0	.	0.00	1.0	a	E	N	N	FA	<i>Abb flos-aquae, Mic aerruginosa</i>	<i>Aucune</i>
	sans POIS	7.00E-06	2.2	2.2	.	8.60	.	440	1.00	0.87	87.0	.	2.55	.	b	E	N	O	FO	<i>Abb flos-aquae</i>	<i>D.magna, D.pulex, D.longispina</i>
14 FREDERIC FREDERIC	avec POIS	7.00E-06	2.8	2.8	.	.	15	6900	450	47.00	42.30	90.0	.	0.00	a	E	N	N	FA	<i>Mic aerruginosa</i>	<i>Aucune</i>
	sans POIS	7.00E-06	2.8	2.8	.	.	10	1300	130	4.00	0.40	10.0	.	20.99	b	E	N	O	FO	<i>Abb gracile (22 juil-25 ao)</i>	<i>D.magna, D.pulex, D.cucullata</i>
15 CROCHE CROCHE	1989b	1.96E-05	3.0	3.0	0.89	8.87	.	50	2.45	1.32	53.8	6.80	0.88	13.0	.	E	N	N	MO	<i>Mic, Ava</i>	<i>D.cucullata</i>
	1989a	1.96E-05	3.0	3.0	1.80	8.46	.	28	0.75	0.23	30.0	11.84	4.68	39.5	.	E	N	O	FO	<i>Mic, Ava, Cbr</i>	<i>D.cucullata</i>
16 CROCHE CROCHE	1991 (F)	5.01E-05	3.0	3.0	.	.	44	349	8	0.20	0.02	9.0	1.00	0.00	.	E	N	N	FA	<i>Cbr dis, Mer ten</i>	.
	1991 (C)	5.01E-05	3.0	3.0	.	.	46	370	8	0.12	0.02	15.0	1.97	0.00	.	E	N	O	FA	<i>Cbr limneticus</i>	.
17 CROCHE CROCHE	1991 (FN)	5.01E-05	3.0	3.0	.	.	17	596	36	0.88	0.09	10.5	0.70	0.00	.	E	N	N	FA	<i>Pse</i>	.
	1991 (N)	5.01E-05	3.0	3.0	.	.	16	527	34	0.80	0.12	15.0	2.70	0.00	.	E	N	O	FA	<i>Mic aerruginosa (Kutz)</i>	.
18 CROCHE CROCHE	1991 (F)	5.01E-05	12.0	12.0	.	.	43	344	8	0.29	0.01	5.0	0.20	0.01	.	E	O	N	FA	<i>Cbr</i>	<i>D.middendorffiana Fisher</i>
	1991 (C)	5.01E-05	12.0	12.0	.	.	47	379	8	0.13	0.01	7.0	0.59	0.14	.	E	O	O	FA	<i>Mer tenuissima</i>	.
19 HAUGATJERN HAUGATJERN	1991 (FN)	5.01E-05	12.0	12.0	.	.	16	609	39	1.44	0.16	11.0	0.39	0.03	.	E	O	N	FA	.	<i>D.middendorffiana Fisher</i>
	1991 (N)	5.01E-05	12.0	12.0	.	.	17	572	34	0.46	0.00	1.0	1.03	0.15	.	E	O	O	FA	.	<i>D.middendorffiana Fisher</i>
20 GJERSJOEN GJERSJOEN	1980a	1.96E-05	6.0	6.0	5.00	8.00	.	2.24	.	0.53	34.7	1.93	.	.	.	E	O	N	MO	<i>Ava flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>
	1980b	1.96E-05	6.0	6.0	5.70	8.00	.	1.78	.	0.06	3.5	2.13	.	.	.	E	O	O	FO	<i>Ava flos-aquae</i>	<i>D.galeata</i>
21 GJERSJOEN GJERSJOEN	N/P+F	1.76E-06	4.0	4.0	.	.	.	2.08	.	0.37	17.6	0.34	.	.	.	E	O	N	FA	<i>Osc agardhii</i>	.
	N/P.F.+D	1.76E-06	4.0	4.0	.	.	.	1.63	.	0.46	28.3	2.76	.	.	.	E	O	O	FO	<i>Osc agardhii</i>	.
22 GJERSJOEN GJERSJOEN	+F	1.76E-06	4.0	4.0	.	.	.	0.18	.	0.04	23.6	0.28	.	.	.	E	O	N	FA	<i>Osc agardhii</i>	.
	.F	1.76E-06	4.0	4.0	.	.	.	1.18	.	0.31	26.5	1.96	.	.	.	E	O	O	FA	<i>Osc agardhii</i>	.

• *ENCLOS*



22 LAACHER LAACHER	Surface	Zm	Zm	DS	pH	NT/PT	NT	PT	BioPhy	BioCya	% Cya	BioZoo	BioDap	% Dap	Année	Catégorie	Prof	Dap	BioDap	Espèces de Cyanobactéries	Espèces de Daphnia
1987a,c,d	8 50E-05	15.0	15.0	4.85	8.15	.	.	19	0.28	0.21	76.0	.	0.21	.	a	E	O	N	FA	<i>Osc. rubescens</i>	<i>D. galeata</i> Sars, <i>D. cucullata</i> Sars
1987b	8 50E-05	15.0	15.0	6.50	8.20	.	.	21	0.26	0.24	93.0	.	0.30	.	c	E	O	N	FA	<i>Osc. rubescens</i>	<i>D. galeata</i> Sars, <i>D. cucullata</i> Sars
															d	E	O	N	FA	<i>Osc. rubescens</i>	<i>D. galeata</i> Sars, <i>D. cucullata</i> Sars
															b	E	O	O	FA	<i>Osc. rubescens</i>	<i>D. galeata</i> Sars, <i>D. cucullata</i> Sars

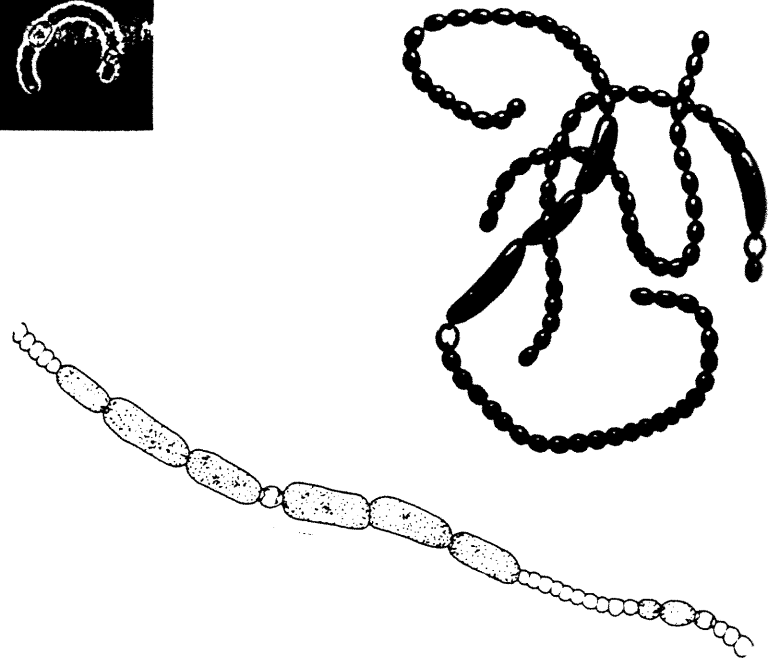
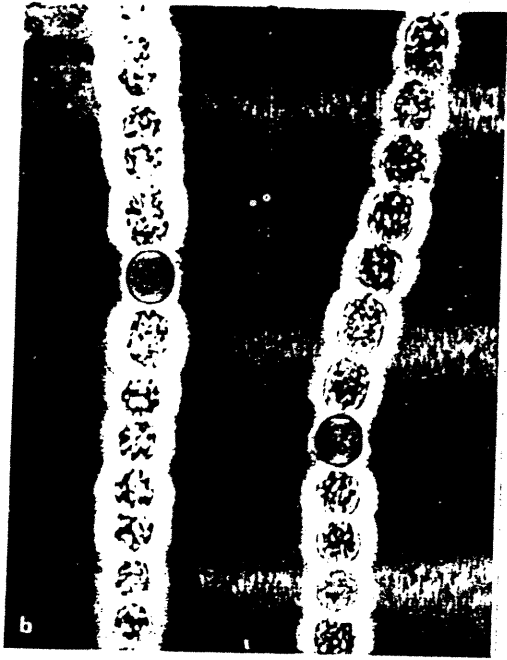
- FA= Faible biomasse de Daphnia
- MO= Moyenne biomasse de Daphnia
- FO= Forte biomasse de Daphnia
- LB= Lacs biomanipulés
- LN= Lacs naturels
- E= enclos

**Annexe 4** - Tableau représentant l'efficacité d'une biomanipulation en relation avec certaines valeurs: Profondeur moyenne ( $Z_m$ ), rapport entre la biomasse de *Daphnia* et la biomasse de Phytoplancton [Dap/Phy] et les apports en phosphore.

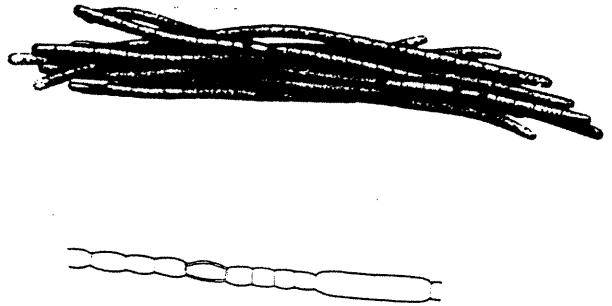
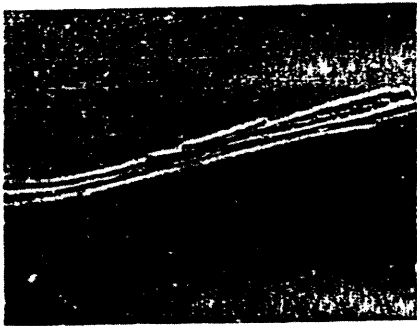
Lacs	Catég	Prof	Zm	% d'augmentation ou de diminution	[Dap/Phy]	Apport en phosphore
1 <b>Bautzen Res.</b>	LB	0	7.4	62.0	0.29	FO
2 <b>Croche</b>	E	0	3.0	30.1	0.00	FO
3 <b>Laacher</b>	E	0	15.0	13.9	1.16	FA
4 <b>Croche</b>	E	0	3.0	0.0	0.03	FA
5 <b>Flooded quarry</b>	LB	0	3.0	-17.5	0.50	FA
6 <b>Croche</b>	E	0	12.0	-40.0	10.37	FA
7 <b>Crystal</b>	E	N	2.5	-59.8	0.08	FA
8 <b>Mosvatn</b>	LB	N	2.1	-64.2	0.69	FO
9 <b>Helgetjern</b>	LB	N	1.5	-76.6	0.13	FO
10 <b>Frederic</b>	E	0	3.0	-82.9	6.21	FA
11 <b>Wolderwidj</b>	LB	N	1.5	-92.3	0.18	FO
12 <b>Vaeng</b>	LB	N	1.2	-93.2	0.64	FO
13 <b>Haugatjern</b>	LB	0	7.6	-95.9	0.56	FA
14 <b>Bysjon</b>	E	N	2.2	-96.1	2.55	FA
15 <b>Croche</b>	E	0	12.0	-96.8	3.20	FO
16 <b>Trummen</b>	E	N	2.8	-99.1	5.25	FA
17 <b>Christina</b>	LB	N	1.3	40.0	.	FO
18 <b>Zwembust</b>	LB	N	1.5	-99.0	.	FA
19 <b>Haugatjern</b>	E	0	6.0	-88.1	.	FO
20 <b>Gjersjoen</b>	E	0	4.0	26.2	.	FO
21 <b>Gjersjoen</b>	E	0	4.0	642.0	.	FO
22 <b>Round lake</b>	LB	N	2.9	10.0	.	FO

- E= Enclos
- LB= Lacs biomanipulés
- FA= Faible
- FO= Fort

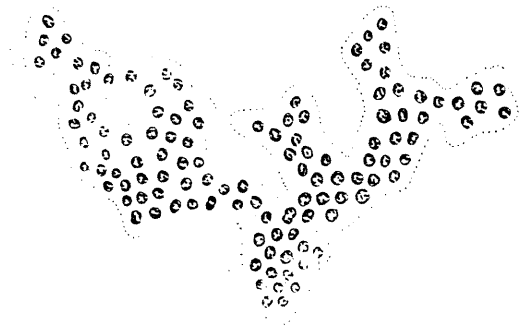
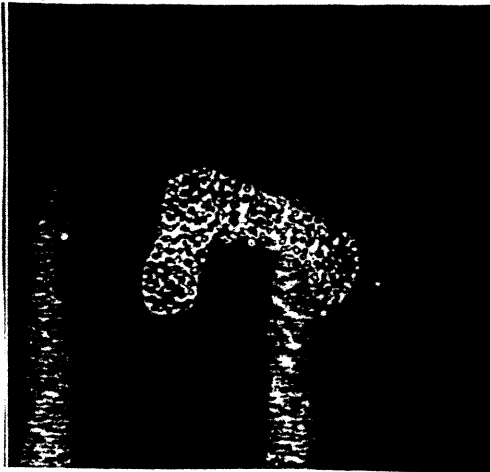
**Annexe 5** - Illustrations montrant les quatre principaux genres de Cyanobactéries: **A.** *Anabaena* spp. **B.** *Aphanizomenon* spp. **C.** *Microcystis* spp. **D.** *Oscillatoria* spp.



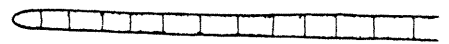
A. *Anabaena* spp



B. *Aphanizomenon* spp



C. *Microcystis* spp



D. *Oscillatoria* spp