

Université de Montréal



Succession saisonnière des communautés de zooplancton  
de trois lacs hypereutrophes de l'Alberta.

par

Assia Raik

Département de sciences biologiques

Université de Montréal

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

Janvier 1998



PH

302

US4

1998

0,001





Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé:

Succession saisonnière des communautés de zooplancton  
de trois lacs hypereutrophes de l'Alberta.

présenté par  
Assia Raik

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

Président rapporteur: Antonella Cattaneo  
Directeur de recherche: Bernadette Pinel-Alloul  
Membre du jury: Pierre Magnan

Mémoire accepté le : ~~3 octobre 1997~~

*19 janvier 1998*

## Sommaire

La succession saisonnière est un phénomène plus ou moins prévisible dans les lacs stratifiés. En 1986, 29 chercheurs du «Plankton Ecology Group» (P.E.G.) affilié à la Société Internationale de Limnologie (S.I.L.) et à la Société Internationale d'Écologie (INTECOL) ont analysé et comparé 24 séquences de succession saisonnière du plancton dans des lacs de niveaux trophiques différents. Sur cette base, ils ont formulé un modèle de succession saisonnière du plancton (Modèle P.E.G.) pour les lacs eutrophes et oligotrophes.

La recherche vise l'analyse des patrons de succession saisonnière du plancton, en particulier du zooplancton, dans trois lacs hypereutrophes de l'Alberta. L'objectif est 1) de déterminer si le patron de succession du plancton dans les lacs hypereutrophes est conforme au modèle P.E.G. établi pour les lacs eutrophes et 2) d'évaluer si le régime thermique (avec ou sans stratification estivale) influence les patrons de succession saisonnière du plancton.

Les lacs étudiés se situent dans la province de l'Alberta (Canada). Ce sont des lacs hypereutrophes et aux eaux dures variant par leur régime thermique. Le lac Crooked est peu profond et polymictique; le lac Jenkins est de profondeur moyenne et dimictique; le lac Baptiste est profond et méromictique. La composition, la structure en taille et la succession saisonnière du zooplancton ont été analysées en relation avec le régime thermique, la physico-chimie des eaux et les interactions avec le phytoplancton et les communautés de prédateurs invertébrés et vertébrés.

La communauté du zooplancton est caractéristique des milieux hypereutrophes avec la prédominance en nombre du groupe des Rotifères et en biomasse des Cladocères. Le groupe des Rotifères est le plus riche en espèces. Les Cladocères dominants étaient *Daphnia pulicaria* et *Daphnia galeata-mendotae*. Dans les trois lacs, il existe une phase des eaux claires associée à la prolifération de ces gros brouteurs mais les Daphnies ne montrent pas de corrélations négatives avec les Cyanobactéries contrairement au modèle P.E.G. Les Cyanobactéries ont eu une influence négative plutôt sur les Rotifères et les Cyclopoïdes. Un fort développement des Cyanobactéries y a été associé principalement aux fortes concentrations en phosphore, un faible rapport N/P et aux fortes températures estivales.

Cette recherche constitue une première étude sur les patrons de succession du zooplancton dans les lacs hypereutrophes des prairies Canadiennes.

Mots-clé: succession, hypereutrophisation, zooplancton, phytoplancton, interactions trophiques, facteurs abiotiques, facteurs biotiques.

## Table des matières

Sommaire .....	i
Table des matières .....	iii
Liste des tableaux .....	vii
Liste des figures .....	xii
Dédicace .....	xvi
Remerciements .....	xvii
CHAPITRE 1. INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
1.1 Fondements théoriques et paradigmes de la succession saisonnière du plancton .....	2
1.2 Déterminisme de la succession saisonnière du plancton lacustre .....	3
1.2.1. Succession allogénique: effets des facteurs physiques .....	4
1.2.2. Succession allogénique: effets des facteurs chimiques .....	6
1.2.3. Succession autogénique: Interactions trophiques .....	7
1.3 Le modèle P.E.G. (Plankton Ecology Group) .....	12
1.3.1. Étapes caractéristiques du modèle P.E.G. .....	13
1.3.2. Application du modèle P.E.G. à d'autres lacs .....	19
1.4 Problématique de recherche .....	22
1.4.1. Objectifs du projet .....	22
1.4.2. Hypereutrophisation des lacs et contexte géographique .....	23
1.4.3. Contrôle environnemental de la communauté du zooplancton .....	28
1.4.4. Hypothèses de recherche .....	31
1.4.5. Originalité et limites du projet .....	32

CHAPITRE 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	33
2.1. Sites d'étude.....	34
2.2. Échantillonnage et analyses.....	38
2.2.1. Échantillonnage et analyses physico-chimiques.....	38
2.2.2. Échantillonnage et analyses des communautés planctoniques.....	41
2.3. Analyses statistiques.....	44
CHAPITRE 3. RÉSULTATS.....	46
3.1. Stratification physico-chimique.....	47
3.1.1. Régime thermique.....	47
3.1.2. Oxygène.....	47
3.1.3. Le phosphore total.....	52
3.2. Variation spatio-temporelle des facteurs physico-chimiques.....	53
3.2.1. Transparence et profondeur de la zone euphotique.....	53
3.2.2. Température et pH de l'eau.....	58
3.2.3. Les éléments nutritifs.....	58
3.3. Variations spatio-temporelles de la chlorophylle <i>a</i> et de la composition du phytoplancton.....	66
3.3.1. Chlorophylle <i>a</i> .....	66
3.3.2. Composition du phytoplancton.....	69
3.4. Variations spatio-temporelles du zooplancton.....	77
3.4.1. Richesse spécifique et composition du zooplancton.....	77
3.4.2. Abondance du zooplancton et des groupes taxonomiques.....	82
3.4.3. Biomasse du zooplancton et des groupes taxonomiques.....	90

3.5. Variations saisonnières du zooplancton.....	96
3.5.1. Densité du zooplancton total et des groupes taxonomiques.....	96
3.5.2. Biomasse du zooplancton total et des groupes taxonomiques.....	101
3.5.3. Structure en taille de la communauté zooplanctonique.....	101
3.5.4. Les prédateurs invertébrés.....	107
3.6. Dynamique des populations.....	112
3.6.1. Les Rotifères.....	112
3.6.2. Les Cladocères.....	116
3.6.3. Les Copépodes.....	120
3.7. Contrôle environnemental de la variation saisonnière du zooplancton.....	120
3.8. Phases de la succession saisonnière du zooplancton.....	127
3.8.1. Succession saisonnière du zooplancton au lac Crooked.....	128
3.8.2. Succession saisonnière du zooplancton au lac Jenkins.....	135
3.8.3. Succession saisonnière du zooplancton au lac Baptiste.....	141
 CHAPITRE 4. Discussion.....	 149
 4.1. Abondance et structure du zooplancton dans les lacs hypereutrophes.....	 149
4.1.1. Densité.....	151
4.1.2. Biomasse.....	152
4.1.3. Richesse spécifique.....	154
4.2. Variations inter-lacs.....	155
4.2.1. Environnement abiotique.....	155
4.2.2. Communauté phytoplanctonique.....	156
4.2.3. Communauté zooplanctonique.....	157

4.3. Variations inter-annuelles.....	161
4.3.1. Environnement abiotique.....	161
4.3.2. Communauté phytoplanctonique.....	162
4.3.3. Communauté zooplanctonique.....	163
4.4. Succession saisonnière dans les lacs hypereutrophes: application du modèle P.E.G. ....	165
4.4.1. Le lac Crooked.....	166
4.4.2. Le lac Jenkins.....	168
4.4.3. Le lac Baptiste.....	171
4.5. Contrôle environnemental de la succession saisonnière: Effets des facteurs abiotiques et biotiques .....	173
4.5.1. Effets des facteurs abiotiques.....	174
4.5.2. Effets de facteurs biotiques.....	178
CONCLUSION.....	184
RÉFÉRENCES.....	187
ANNEXES.....	xix

## Liste des tableaux

### Chapitre 1: INTRODUCTION GÉNÉRALE

Tableau 1.1. Lacs, réservoirs et étangs étudiés par le P.E.G. PT Max: phosphore total maximal.....	14
---	----

Tableau 1.2. Caractéristiques morphologiques et trophiques des trois lacs étudiés et différences entre les modèles P.E.G. et ceux des lacs Geneva, Aydat et Crétiel.....	20
--	----

### Chapitre 2: MATÉRIEL ET MÉTHODES

Tableau 2.1. Caractéristiques morphométriques, physico-chimiques et trophiques (valeurs moyennes et extrêmes sur toute la colonne d'eau de 1991 à 1993), régime thermique et assemblages de poissons dans les trois lacs étudiés.....	37
---	----

### Chapitre 3: RÉSULTATS

Tableau 3.1A. Valeurs moyennes en surface et écarts types des variables physico-chimiques dans chacun des lacs de 1991 à 1993 (période libre de glace: mai à septembre-novembre).....	56
---	----

Tableau 3.1B. Variations inter-lacs et inter-annuelles des variables physico- chimiques. Les niveaux de probabilité des tests significatifs (tests Kruskal- Wallis, P=niveau de probabilité) et l'ordre des lacs ou des années tels qu'établis par les comparaisons paires (tests de Mann-Whitney) sont indiqués pour chaque	
---	--



variable physico-chimique présentant des variations inter-lacs ou inter-annuelles significatives. L'année et le lac sont indiqués lorsque les variations significatives n'ont pas été observées dans tous les lacs ou à toutes les années. C=Crooked, J=Jenkins, B=Baptiste..... 57

Tableau 3.2A. Valeurs moyennes et écarts types des variables phyto-planctoniques (Chlorophylle *a*, biomasse du phytoplancton totale et des groupes taxonomiques) dans chacun des lacs de 1991 à 1993 (période libre de glace: mai à septembre-novembre)..... 70

Tableau 3.2B. Variations inter-lacs et inter-annuelles des variables phyto-planctoniques. Les niveaux de probabilité des tests significatifs (tests Kruskal-Wallis, P=niveau de probabilité) et l'ordre des lacs ou des années tels qu'établis par les comparaisons pairées (tests de Mann-Whitney) sont indiqués pour chaque variable présentant des variations inter-lacs ou inter-annuelles significatives. L'année et le lac sont indiqués lorsque les variations significatives n'ont pas été observées dans tous les lacs ou à toutes les années. C=Crooked, J=Jenkins, B=Baptiste..... 71

Tableau 3.3. Les espèces de Cyanobactéries et de Diatomés dominantes (> 5% de biomasse) dans les trois lacs pendant les trois années d'études..... 76

Tableau 3.4A. Importance relative (%) en densité des principaux taxons et groupes de zooplancton, dans chacun des lacs et chaque année.

Cop: Copépodes..... 78

Tableau 3.4B. Importance relative (%) en biomasse des principaux taxons et groupes de zooplancton, dans chacun des lacs et à chaque année.

Cop: Copépodes. M: mâle. D: Daphnia..... 79

Tableau 3.5. Richesse spécifique du zooplancton, des groupes taxonomiques et des prédateurs invertébrés dans les trois lacs en 1991, 1992 et 1993..... 80

Tableau 3.6A. Valeurs moyennes et écarts types des abondances (Nb/L des groupes ou taxons de zooplancton dans chacun des lacs de 1991 à 1993 (période libre de glace: mai à septembre-novembre)..... 87

Tableau 3.6B. Variations inter-lacs et inter-annuelles des densités du zooplancton total et des groupes zooplanctoniques. Les niveaux de probabilité des tests significatifs (tests Kruskal-Wallis, P=niveau de probabilité) et l'ordre des lacs ou des années tels qu'établis par les comparaisons pairées (tests de Mann-Whitney) sont indiqués pour chaque variable présentant des variations inter-lacs ou inter-annuelles significatives. L'année et le lac sont indiqués lorsque les variations significatives n'ont pas été observées dans tous les lacs ou à toutes les années. C=Crooked, J=Jenkins, B=Baptiste..... 88

Tableau 3.7A. Valeurs moyennes et écarts types des biomasses ( $\mu\text{g/L}$ ) des groupes ou taxons de zooplancton dans chacun des lacs de 1991 à 1993 (période libre de glace: mai à septembre-novembre)..... 93

Tableau 3.7B. Variations inter-lacs et inter-annuelles des biomasses du zooplancton total et des groupes zooplanctoniques. Les niveaux de probabilité

des tests significatifs (tests Kruskal-Wallis,  $P$ = niveau de probabilité) et l'ordre des lacs ou des années tels qu'établis par les comparaisons paires (tests de Mann-Whitney) sont indiqués pour chaque variable présentant des variations inter-lacs ou inter-annuelles significatives. L'année et le lac sont indiqués lorsque les variations significatives n'ont pas été observées dans tous les lacs ou à toutes les années. C=Crooked, J=Jenkins, B=Baptiste..... 94

Tableau 3.8. Classes de taille et espèces zooplanctoniques..... 106

Tableau 3.9A. Sens des corrélations de Kendall ( $r=0.3$  à  $0.7$ ) entre les variables zooplanctoniques et les variables physico-chimiques pour chacun des lacs et pour l'ensemble des années..... 124

Tableau 3.9B. Sens des corrélations de Kendall ( $r=0.3$  à  $0.7$ ) entre les variables zooplanctoniques et les variables phytoplanctoniques et les invertébrés prédateurs pour chacun des lacs et pour l'ensemble des années..... 125

Tableau 3.10. Caractéristiques du zooplancton et de l'environnement pour chaque phase de la succession dans le lac Crooked..... 133

Tableau 3.11. Caractéristiques du zooplancton et de l'environnement pour chaque phase de la succession dans le lac Jenkins..... 139

Tableau 3.12. Caractéristiques du zooplancton et de l'environnement pour chaque phase de la succession dans le lac Baptiste..... 145

## Chapitre 4: DISCUSSION

Tableau 4.1. Éléments nutritifs (valeurs moyennes et extrêmes sur toute la colonne d'eau), biomasse du phytoplancton, abondance, structure et richesse spécifique du zooplancton dans les trois lacs pendant les trois années..... 150

Tableau 4.2. Corrélations de Kendall entre les variables physico-chimiques, phytoplanctoniques et zooplanctoniques pour chacun des lacs et pour l'ensemble des années..... 175

## Liste des figures

### Chapitre 1: INTRODUCTION GÉNÉRALE

Figure 1.1. Modèle P.E.G. de succession du plancton dans les lacs eutrophes (A) et oligotrophes (B). Développement du phytoplancton (en haut) et du zooplancton en (bas). En haut: algues de petite taille (trame hachurée sombre); algues de grande taille (trame hachurée claire); Diatomés de grande taille (trame hachurée grande); biomasse du zooplancton (ligne hachurée). En bas: microzooplancton (trame hachurée sombre); macrozooplancton (trame hachurée claire); biomasse du phytoplancton (ligne hachurée) (Sommer et al., 1986). ..... 15

Figure 1.2. Représentation synthétique des interactions entre les composantes abiotiques et biotiques associées à des conditions environnementales dans les lacs hypereutrophes (Tiré de Lacroix et al., 1989. Modifié). ..... 25

### Chapitre 2: MATÉRIEL ET MÉTHODES

Figure 2.1. Cartes bathymétriques des lacs Crooked, Jenkins et Baptiste. .... 35

Figure 2.2. Périodes d'échantillonnage dans les trois lacs durant trois années consécutives 1991-1993. .... 39

## Chapitre 3: RÉSULTATS

- Figure 3.1. Diagrammes spatio-temporels de variation de la température (°C) de l'eau, de l'oxygène (mg/l) et du phosphore total ( $\mu\text{g/l}$ ) de 1991 à 1993 dans les lacs Crooked (A), Jenkins (B) et Baptiste (C). ..... 48
- Figure 3.2. Variations saisonnières de la transparence de l'eau estimée par la profondeur du disque de Secchi (m) et de la profondeur de la zone euphotique (m), dans chacun des lacs et à chaque année. .... 54
- Figure 3.3. Variations saisonnières de la température moyenne (°C) et du pH moyen dans les eaux de surface (0-3m) dans chacun des lacs et à chaque année. .... 59
- Figure 3.4. Variation saisonnière de la concentration de phosphore total (PT) et de phosphore dissous total (PDT) ( $\mu\text{g/l}$ ) dans les eaux de surface (0-2.5m) dans les trois lacs de 1991 à 1993. .... 61
- Figure 3.5. Variation saisonnière de la concentration en silice et du rapport azote/phosphore total (N/P) dans les eaux de surface (0-2.5m), dans les trois lacs de 1991 à 1993. .... 64
- Figure 3.6. Variation saisonnière de la concentration en chlorophylle *a* ( $\mu\text{g/l}$ ) dans les eaux de surface (0-2.5m), dans les trois lacs de 1991 à 1993. .... 67

Figure 3.7. Variation saisonnière de la biomasse des groupes de phytoplancton dans les trois lacs de 1991 à 1993. (Tiré de Zhang et Prepas, 1996).....	72
Figure 3.8. Variation saisonnière de la richesse spécifique du zooplancton dans chaque lac et à chaque année.....	83
Figure 3.9. Densité relative (%) des grands groupes taxonomiques du zooplancton dans les trois lacs pendant les trois années.....	85
Figure 3.10. Biomasse relative (%) des grands groupes taxonomiques du zooplancton dans les trois lacs pendant les trois années.....	91
Figure 3.11. Variation saisonnière de la densité du zooplancton total (en haut) et de la densité relative (%) des quatre groupes zooplanctoniques (en bas) dans le lac Crooked (A), Jenkins (B) et Baptiste (C).....	97
Figure 3.12. Variation saisonnière de la biomasse du zooplancton total (en haut) et de la biomasse relative (%) des quatre groupes zooplanctoniques (en bas) dans le lac Crooked (A), Jenkins (B) et Baptiste (C).....	102
Figure 3.13. Variation saisonnière de la biomasse relative (%) des divers classes de taille du zooplancton dans les trois lacs pendant les trois années.....	108
Figure 3.14 Variation saisonnière de la densité des prédateurs invertébrés dans les trois lacs de 1991 à 1993. Les panneaux pour le lac Baptiste ont une échelle différente.....	110

Figure 3.15A et B. Variation saisonnière de 8 taxons de Rotifères dans les trois lacs de 1991 à 1993.....	113
Figure 3.16. Variation saisonnière de la biomasse des gros Cladocères (A) et des petits Cladocères (B) dans les trois lacs de 1991 à 1993.....	117
Figure 3.17. Variation saisonnière des Copépodes Cyclopoïdes (A) et Calanoïdes (B) dans les trois lacs de 1991 à 1993.....	121
Figure 3.18. Distribution des échantillons et des groupements saisonniers basée sur les densités (A) ou les biomasses (B) des taxons de zooplancton dans les trois premiers plans de projection de l'analyse en coordonnées principales, dans le lac Crooked de 1991 à 1993.....	129
Figure 3.19. Distribution des échantillons et des groupements saisonniers basée sur les densités (A) ou les biomasses (B) des taxons de zooplancton dans les trois premiers plans de projection de l'analyse en coordonnées principales, dans le lac Jenkins de 1991 à 1993.....	136
Figure 3.20. Distribution des échantillons et des groupements saisonniers basée sur les densités (A) ou les biomasses (B) des taxons de zooplancton dans les trois premiers plans de projection de l'analyse en coordonnées principales, dans le lac Baptiste de 1991 à 1993.....	142



Ce travail est dédié à mes enfants,  
Hajar et Ayoub,  
mon père Raik Mohamed,  
mon mari Kamal Abdelkrim,  
ma grand-mère El Kettani Fatima,  
mon oncle Dekkaki Mohamed,  
mon frère Hommady Abdellah,  
et ma mère Dekkari Fatima.

## Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier ma directrice de recherche, Professeure Bernadette Pinel-Alloul pour sa grande amabilité, ses critiques constructives, ses commentaires judicieux, sa disponibilité, ses encouragements et sa grande patience.

Je tiens à remercier en second lieu, Ginette Méthot pour sa disponibilité, ses conseils judicieux et son aide inestimable tout au long de la réalisation de ce projet. Son sens de l'humour et sa compréhension ont rendu également le travail au laboratoire très agréable. Un grand merci aussi à Yolaine Bourget pour son aide précieuse lors de la finalisation de ce projet.

Je désire remercier également les membres de mon comité conseil, Mme Antonella Cattaneo et M. Pierre Magnan pour leurs suggestions et orientations lors de la présentation de mon sujet de recherche.

Mes remerciements à mes amis M. et Mme Srairi et mes cousins M. et Mme Nour de m'avoir accueilli chaleureusement lors de mon arrivée au Québec. Un grand merci à Julie Gauvin pour son aide pendant mes premières semaines à l'Université de Montréal et à Claudette Blanchard, secrétaire du GRIL pour son amitié.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance et mon amour éternel à mon père Raik Mohamed pour ses sacrifices, ses encouragements et son amour. De même que pour ses visites annuelles qui ont rendu ces années loin de ma famille plus supportables. Enfin, encore un grand merci à mon père d'avoir financé ce projet pendant la première année. Un grand merci également à mon oncle Dekkaki Mohamed pour son soutien et

son aide qui ont permis à ce projet de voir le jour. Mes remerciements à ma grand-mère, à mon frère Hoummady Abdellah, à mes oncles Azddine et Bennasser pour leur générosité, leur amour et leurs encouragements. Merci également à ma mère Fatima, ma seconde mère Amina, mon frère Abdeljalil, nos amis Nasser et Aziza et tous mes autres frères et soeurs pour leurs aides et leurs encouragements.

Un grand merci à mes enfants Hajar et Ayoub pour leur amour, leurs rires et leurs accueils chaleureux à chaque retrouvaille le soir. Merci mes enfants d'être simplement un grand rayon de soleil qui illumine ma vie quelles que soient les difficultés rencontrées durant la journée.

Enfin un grand merci à mon mari Karim pour sa patience et son amour sans limite. Sa force morale, sa bonté et son sens très développé de la famille m'ont beaucoup aidé à concilier des études très entreprenantes et notre vie de famille et à supporter de lourdes charges financières pendant la dernière année pour pouvoir finaliser ce projet.

Ce projet d'étude a été donc financé en partie par le Conseil National de la Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG) et des industries partenaires en Alberta (Hydroqual Canada Ltd, Continental Lime Ltd) et par une bourse d'étude à frais partagés entre l'Agence Canadienne de développement International (ACDI) et le gouvernement du Royaume du Maroc, Direction de l'enseignement supérieur.

## **CHAPITRE 1**

### **INTRODUCTION GÉNÉRALE**

### **1.1. Fondements théoriques et paradigmes de la succession saisonnière du plancton**

La succession saisonnière du plancton lacustre est un phénomène plus ou moins prévisible dans les lacs profonds et stratifiés (Sommer et al., 1986; Gawler et al., 1988; Lair et al., 1989; Amblard et Pinel-Alloul, 1995). Elle reflète les développements successifs des différentes espèces en relation avec les changements temporels des conditions physiques, chimiques et biologiques dans l'écosystème. Des variations inter-annuelles dans le patron de succession saisonnière peuvent toutefois se produire en réponse aux changements dans le climat, le statut trophique du lac ou les aménagements halieutiques et anthropiques (Pinel-Alloul et al., 1989; Adrian et al., 1995; Gemza, 1995; Siegfried et al., 1996).

Les fondements théoriques et les principes de base de la succession écologique ont été définis par Margalef (1968), Odum (1969), Frontier (1977) et Aleya (1991). Selon cette théorie, la succession saisonnière du plancton reflète les variations de la diversité, l'abondance et la production du plancton au cours des saisons et le remplacement d'un peuplement pionnier à croissance rapide (stratégies "r" ) à la fin du printemps, par un peuplement mature à croissance lente (stratégies "K") durant l'été. Cette succession s'associe avec une augmentation de la biomasse et de la production du phytoplancton ainsi qu'un accroissement de la diversité et de la taille du zooplancton (Peters, 1976; Martin et Pinel-Alloul, 1987).

Sommer (1989b) et Amblard et Pinel-Alloul (1995) ont présenté une synthèse des principaux paradigmes du déterminisme de la succession saisonnière du plancton

lacustre: 1) le premier paradigme (The individualistic Gleasonien Concept) explique la succession saisonnière par la réponse des organismes planctoniques aux variations des conditions externes de nature physico-chimique, sans prendre en considération les interactions biotiques; 2) le second paradigme (The Superorganism Clementsian Concept) considère la succession saisonnière comme la réponse de la communauté planctonique aux changements simultanés dans les conditions physico-chimiques du milieu et les interactions biotiques; 3) le troisième paradigme (The Darwinian Concept) définit la succession saisonnière comme le résultat des interactions négatives (compétition, prédation et parasitisme) entre les organismes et accorde peu d'importance aux facteurs exogènes du milieu. Dernièrement, ces différents paradigmes ont été incorporés dans le modèle du contrôle multiple des réseaux planctoniques par les facteurs ascendants (Bottom-Up) et descendants (Top-down et cascade trophiques)(McQueen et al., 1986; Sommer et al., 1986). Selon ce concept, les changements saisonniers de l'environnement physique et chimique (régime thermique, photopériode et lumière, oxygénation, pH, apports et ratio dans les éléments nutritifs) et des interactions biologiques (compétition pour les ressources nutritives, broutage du zooplancton, prédation par les vertébrés et les invertébrés) déterminent le développement temporel des communautés planctoniques.

## **1.2. Déterminisme de la succession saisonnière du plancton lacustre**

Les facteurs déterminants de la succession du plancton sont de deux types: abiotiques et biotiques. On parle de succession allogénique quand les changements sont dus aux variations des conditions externes (température, oxygénation, stratification des lacs, apports en éléments nutritifs). On parle de succession autogénique quand les

organismes eux-mêmes sont à la base du changement par le biais du broutage, de la prédation et de la compétition

### **1.2.1. Succession allogénique: effets des facteurs physiques**

- La température a une action directe sur la dynamique des populations planctoniques (Amblard et Pinel-Alloul, 1995). En conditions nutritives non limitantes, elle détermine le taux de croissance et de photosynthèse du phytoplancton. Pour le zooplancton, elle influence le taux de croissance intrinsèque des populations, en contrôlant la reproduction, les phases de diapause et la longévité des organismes. L'existence d'une forte variabilité inter-spécifique dans les exigences thermiques des différentes espèces de phytoplancton et de zooplancton explique en partie la succession et la coexistence des divers peuplements.

- La lumière joue un rôle fondamental dans le métabolisme des lacs (Garnier, 1984); son intensité diminue avec la profondeur et varie au cours des saisons. Les changements saisonniers dans la photopériode et l'intensité lumineuse contrôlent en partie l'épaisseur de la zone euphotique et influencent la répartition verticale et le développement saisonnier du phytoplancton. Il existe de fortes variations de la réponse photosynthétique des espèces phytoplanctoniques aux changements de l'intensité lumineuse ainsi qu'un optimum lumineux spécifique pour chaque espèce du phytoplancton (Takamura et al., 1984; Amblard et Pinel-Alloul, 1995). Les variations saisonnières de la photopériode et de l'intensité lumineuse selon le cycle annuel d'irradiation semblent également reliées au développement du zooplancton. Toutefois, il est difficile de déterminer les effets directs de la photopériode sur la dynamique du zooplancton car en milieu naturel, ils se combinent à ceux de la température. Par

ailleurs, en conditions expérimentales de température contrôlée, une diminution de la photopériode décroît la durée de vie et provoque l'apparition de mâles chez les Cladocères (Korpelainen, 1986).

- L'oxygénation des lacs influence le métabolisme et la répartition verticale du plancton. Dans les lacs eutrophes profonds et stratifiés, et dans la majorité des lacs hypereutrophes, la colonne d'eau peut devenir anoxique en partie ou en totalité durant la saison estivale. L'anoxie des eaux profondes limite généralement la répartition verticale du zooplancton et le développement des espèces d'eau froide et exigeantes en oxygène (Field et Prepas, 1993, non publié). Hrbacek et al. (1994) ont noté la disparition des gros Cladocères (*Daphnia pulex* et *Daphnia longispina*) suite à la diminution de la concentration en oxygène. L'anoxie influence aussi les cycles de développement des Copépodes en initiant une période de diapause (Cooley, 1978).

- Le brassage des lacs a une très grande influence sur la répartition et la composition du plancton. Il assure la redistribution des nutriments et la réoxygénation totale de la colonne d'eau. Il permet aussi de maintenir des espèces de phytoplancton non mobiles, en particulier les Diatomés, les Desmidiées ou certaines Chlorophytes, dans la zone euphotique (Amblard et Pinel-Alloul, 1995). Dans les lacs dimictiques tempérés, les Diatomés se développent surtout pendant les périodes de brassage, au printemps et à l'automne, mais sédimentent et disparaissent pendant les périodes de stratification thermique. Par contre, les Cyanobactéries se développent pendant la période de stratification où elles assurent leur flottabilité par la présence de vacuoles gazeuses. Le brassage des lacs a une action indirecte sur le développement du zooplancton, en modifiant les ressources algales. La succession planctonique diffère



selon le régime thermique des lacs. Les patrons de succession saisonnière sont beaucoup plus stables dans les lacs monomictiques et dimictiques que dans les lacs polymictiques où les brassages irréguliers ne permettent pas à la succession autogénique de s'établir (Lacroix et al., 1989; Nixdorf, 1994; Romo et Tongeren, 1995).

### **1.2.2. Succession allogénique: effets des facteurs chimiques**

Selon leurs conditions géologiques, morphométriques, climatiques et trophiques, les lacs présentent des propriétés chimiques diverses. Au cours de l'année, les caractéristiques chimiques des eaux évoluent avec le régime de brassage du lac et l'épuisement différentiel des ressources nutritives conduisant à une modification de la dominance des espèces planctoniques (Tilman, 1986).

Les facteurs limitants de la croissance du phytoplancton sont essentiellement le carbone inorganique, les éléments minéraux tels que l'azote, le phosphore, et la silice pour les Diatomés (Sommer, 1989a) ainsi que d'autres éléments traces (métaux), en plus des vitamines (Amblard et Pinel-Alloul, 1995). Les faibles concentrations en phosphore dans les lacs oligotrophes limitent le développement phytoplanctonique alors que les apports importants de nutriments dans les lacs hypereutrophes favorisent certains groupes (Cyanobactéries, Chlorophytes) (Nixdorf, 1993; Nixdorf, 1994; Marneffe et al., 1996; Zhang et Prepas; 1996). De plus, les quantités relatives des nutriments influencent la composition planctonique: les Cyanobactéries dominent à faible rapport N/P alors que les Diatomés dominent à fort rapport Si/P (Sommer et al., 1986; Makulla et Sommer, 1993; Sommer, 1996).

Les conditions chimiques des eaux peuvent aussi influencer directement ou indirectement la succession saisonnière du zooplancton (Sommer et al., 1986, Mazundire, 1994; Marneffe et al., 1996). L'acidité des eaux influence la structure et la dynamique saisonnière du zooplancton. Ainsi, les patrons de succession du zooplancton sont assez stables dans les lacs dont le pH varie entre 6 et 7, mais deviennent imprévisibles dans les lacs de pH inférieur à 5 (Locke, 1992; Locke et Sprules, 1994) suite aux changements dans les communautés de prédateurs vertébrés et invertébrés. En effet, les poissons sont beaucoup plus sensibles à l'acidité que les prédateurs invertébrés (Chaoboridés); ces derniers exercent donc une prédation importante dans les lacs acides. Selon Dokulil et al. (1990), les apports en nutriments influencent indirectement le développement du zooplancton, via leurs effets directs sur les ressources algales.

### **1.2.3. Succession autogénique: Interactions trophiques**

Plusieurs interactions biologiques régissent la succession autogénique. La compétition intra- et interspécifique pour les ressources, le broutage du zooplancton, les interactions avec les Cyanobactéries et la prédation des vertébrés et des invertébrés exercent une très grande influence sur la structure et la dynamique saisonnière du zooplancton.

- La compétition: L'abondance et la composition de la nourriture varient au cours de la saison et influencent le niveau de compétition intra- et interspécifique des populations zooplanctoniques. La compétence d'une espèce zooplanctonique à survivre à un niveau donné de nourriture dépend de plusieurs facteurs dont le seuil minimum de

nourriture, la résistance au jeûne et son potentiel de reproduction ( $r$  max.) en conditions limitantes (Duncan, 1989; Amblard et Pinel-Alloul, 1995). Selon l'hypothèse d'efficacité de taille (size-efficiency hypothesis) (Dodson, 1977; Gliwicz, 1990), en conditions nutritives limitantes, les espèces de grande taille auraient une compétence supérieure à celle des espèces de petite taille, car elles peuvent croître et se reproduire à des seuils minimums de nourriture plus faibles. La compétition favorise donc les espèces de grande taille (Vanni, 1986; Sarnelle, 1993; Harman et al., 1995; Cottingham et al., 1995). Ainsi, les chaînes alimentaires des lacs oligotrophes ayant à la fois une faible productivité et une faible pression de prédation par les poissons, se distinguent par la dominance des Daphnies de grande taille et plus compétitives (Cottingham et al., 1995). Par contre, dans les lacs eutrophes, la floraison des Cyanobactéries durant l'été donne l'avantage aux petits Cladocères et aux Rotifères qui se trouvent libérés de la forte pression de compétition exercée par les grosses Daphnies dont le développement est inhibé par la présence des Cyanobactéries (Harman et al., 1995). L'intensité de la compétition interspécifique varie aussi au cours des saisons. Ainsi, le développement des Rotifères au début de la succession saisonnière est fortement inhibé par celui des Daphnies durant la phase des eaux claires suite à la compétition alimentaire et à l'interférence mécanique exercées par les gros filtreurs (Gilbert, 1988). De plus, l'intensité relative de la compétition intra- et interspécifique chez les espèces de Daphnies varie aussi au cours des saisons (Hu et Tessier, 1995).

- Le broutage du zooplancton s'exerce surtout sur les algues ingérables de petite taille. Le taux de broutage du zooplancton herbivore est généralement optimal durant la période de développement printanier du phytoplancton et peut parfois excéder le taux de croissance des espèces phytoplanctoniques consommées. On observe alors

l'apparition d'une phase des eaux claires, caractérisée par une forte dominance des gros brouteurs et le déclin du phytoplancton (Sarnelle, 1993). Toutefois, en raison de la diversité de taille des brouteurs, des différents mécanismes de nutrition et des besoins nutritifs spécifiques, le zooplancton exerce une prédation sélective sur les populations algales très variable au cours du cycle saisonnier. En général, la forte pression de broutage à la fin du printemps favorise le remplacement des petites espèces d'algues ingérables, par de grosses espèces d'algues non ingérables et résistantes au broutage durant l'été (Sommer et al., 1986; Gawler et al., 1988; Lair et Ayadi, 1989; Sarnelle, 1993; Sommer, 1996). Généralement, l'augmentation de la biomasse des algues et de la productivité primaire tend à induire l'augmentation de la biomasse du zooplancton dans les lacs oligotrophes et mésotrophes au cours de l'été (Yan, 1986; Sommer et al., 1986; Gawler et al., 1988; Lair et Ayadi, 1989; Lacroix et al., 1989). Cependant cette tendance n'est pas nécessairement observée dans les lacs eutrophes et hypereutrophes où la floraison des Cyanobactéries durant l'été inhibe la productivité et le broutage du zooplancton (Hanazato, 1991).

- Interaction avec les Cyanobactéries: Dans les lacs eutrophes et hypereutrophes, les Cyanobactéries agissent sur le taux de filtration du zooplancton, soit par toxicité directe et/ou par interaction mécanique avec les algues ingérables (Hanazato, 1991; DeMott et al. 1991; Kirk et Gilbert, 1992; Masundire, 1994; Lafforgue et al., 1996). En effet, les Cyanobactéries possèdent des moyens de défenses chimiques (toxines) et/ou morphologiques (forme filamenteuse ou coloniale) pour contrer le broutage. Le développement saisonnier de plusieurs espèces de Cyanobactéries est relié à la production de toxines (Kotak et al., 1995). Ainsi, les hepatotoxines (en particulier microcystine-LR: MC-LR) sont produites par *Microcystis*

*aeruginosa* et les neurotoxines (Anatoxines) par *Aphanizomenon flos-aquae* et *Anabaena flos-aquae* (Kotak et al., 1993).

Les différents groupes de zooplancton présentent une sensibilité différentielle aux Cyanobactéries, en fonction de leur mode de nutrition et de leur sensibilité aux toxines (Bernardi, 1990; Hanazato, 1991; Rothaupt, 1991; DeMott et Moxter, 1991; Kirk et Gilbert, 1992; Marneffe et al., 1996). Les Rotifères, les Copépodes et les petits Cladocères ont un patron sélectif de nutrition et sont capables de distinguer entre divers aliments en se basant sur la taille ou la saveur. Des expériences de laboratoire ont montré que les grands Rotifères peuvent ingérer les petits filaments de Cyanobactéries (Bernardi, 1990; Rothaupt, 1991) tandis que la sélectivité des Copépodes est largement dépendante des facteurs chimiques en plus de la taille des filaments (DeMott et Moxter, 1991; Kirk et Gilbert, 1992; Marneffe et al., 1996). Certaines études indiquent que les gros Cladocères sont les plus affectés par les Cyanobactéries d'une part par interférence mécanique lors de la filtration et d'autre part par une exposition accrue aux toxines à cause de leur taux de filtration élevé (Hanazato, 1991; Kirk et Gilbert, 1992; Masundire et al., 1994; Cottingham et Knight, 1995; Sartonov, 1995). Par contre, d'autres travaux (Henning et al., 1991; DeMott et al., 1991) démontrent que les Daphnies (Cladocères) réduisent leur taux de filtration en présence de Cyanobactéries toxiques et sont moins sensibles aux microcystines que les Diaptomidés (Copépodes).

Les Cyanobactéries peuvent influencer la composition et la structure en taille des communautés du zooplancton mais les recherches actuelles donnent des résultats contradictoires. L'effet direct le plus évident semble être la réduction de l'importance

relative des organismes de grande taille tels que les Cladocères durant les floraisons de Cyanobactéries. Indirectement, on devrait observer l'augmentation des Rotifères et des petits Cladocères qui se retrouvent libérés de la compétition avec les gros Cladocères. Hanazato (1991) a noté que la décomposition des Cyanobactéries lors de périodes de températures estivales élevées peut renforcer le développement des petits Cladocères par prolifération des bactéries. La prolifération des Cyanobactéries peut par contre inhiber la croissance de la majorité des Rotifères par production des toxines qui éliminent les micro-algues utilisées comme nourriture par les Rotifères (Marneffe et al., 1996). Un effort de recherche comparative et expérimentale est nécessaire pour bien comprendre les mécanismes impliqués dans les interactions entre le zooplancton et les Cyanobactéries.

- La prédation. La prédation par les poissons et les invertébrés planctonophages exerce un impact important sur la succession du zooplancton (Sommer et al; 1986; Sommer, 1989b; Lair, 1990; Luecke et al., 1990; Lazzaro et al., 1995; Pinel-Alloul, 1995a et b). Selon l'hypothèse d'efficacité de taille (size-efficiency hypothesis) (Dodson, 1977), si la prédation par les vertébrés est forte, les plus grands organismes seront éliminés par prédation sélective selon la taille. Ceci favorise la dominance des espèces de petite taille qui échappent à la prédation (Sommer et al., 1986; Rodriguez et al., 1993). En conditions de faible prédation par les vertébrés, les petits organismes seront éliminés par compétition avec les organismes de plus grande taille (Dodson, 1977; Harman et al., 1995; Cottingham et al., 1995) ou par prédation par les invertébrés qui sélectionnent les espèces de petite taille (Boersma et al., 1996). Au cours de la succession saisonnière, les effets combinés de la prédation par les vertébrés et les invertébrés conduisent à différents modèles de structure en taille des

communautés zooplanctoniques (Ruttner, 1988; Paris et al., 1993; Rublee et al., 1995): dominance des Crustacés de petite taille sous l'effet d'une forte prédation des vertébrés et dominance des Crustacés de grande taille en présence d'une forte prédation par les invertébrés. Les variations dans l'importance relative des deux types de prédation au cours de la succession saisonnière accroissent la diversité spécifique et fonctionnelle du zooplancton en favorisant la coexistence d'un plus grand nombre de petits et de gros zooplanctontes durant l'été (Tilman, 1986; Sommer et al., 1986; Pinel-Alloul, 1995a et b; Sommer, 1996)

### **1.3. Le modèle P.E.G. (Plankton Ecology Group)**

La succession saisonnière du plancton a été étudiée depuis longtemps dans divers lacs, mais surtout d'une façon purement descriptive (Pourriot et al., 1969; Baqai et al., 1973; Kalafatic, 1978; Hickman, 1979; Gibbons et al., 1982; Blaauber, 1982). De plus, l'étude de la succession écologique portait principalement sur le phytoplancton, celui-ci étant considéré comme une communauté à simple contrôle physique (Schindler et al., 1972; Larson, 1972; Connell et Slatyer, 1977; Sze, 1980; Blaauber, 1982). La succession du phytoplancton était expliquée par les changements saisonniers de la température, de l'oxygénation, des apports en nutriments et/ou par l'équilibre entre l'enfoncement des algues par sédimentation et leur resuspension pendant les périodes de brassage.

En 1986, le P.E.G (Plankton Ecology Group) a développé un modèle schématique de la succession du phyto- et du zooplancton à partir de 24 séquences saisonnières obtenues dans différents lacs de statuts trophiques variés. Ce modèle

présente une description de la séquence temporelle du plancton et émet des hypothèses concernant les mécanismes de la succession (Sommer et al., 1986). Ce modèle est donc proposé actuellement comme référence, pour la comparaison des séquences saisonnières du développement des communautés planctoniques et l'évaluation des mécanismes impliqués.

Les 24 lacs étudiés par le modèle P.E.G sont très diversifiés (Tableau 1.1). Le P.E.G. a pris en considération la localisation géographique, la morphométrie et le niveau trophique des lacs (oligotrophe, mesotrophe et eutrophe). Deux schémas synthétiques de la succession saisonnière du plancton dans les lacs eutrophes et oligotrophes stratifiés ont été proposés (Fig. 1.1) (Sommer et al., 1986; Sommer, 1996).

### **1.3.1. Étapes caractéristiques du modèle P.E.G.**

La succession saisonnière du plancton est la réponse des organismes planctoniques à toute une combinaison de variables abiotiques (succession allogénique) et biotiques (succession autogénique) qui varient dans le temps et dans l'espace (Rodriguez et al., 1993; Lafforgue et al., 1996; Marneffe et al., 1996, Sommer, 1996).

Les successions allogénique et autogénique ont chacune une grande importance, mais l'importance relative de l'une par rapport à l'autre reste dépendante des types de lacs (Lacroix. et al., 1989). Les effets simples et combinés des facteurs abiotiques et biotiques ont une grande influence sur la composition et la structure du plancton (Taylor et al., 1987; Rodriguez et al., 1993; Harman et al., 1995). Le modèle



Tableau 1.1: Lacs, réservoirs et étangs étudiés par le P.E.G. PT Max: phosphore total maximal.

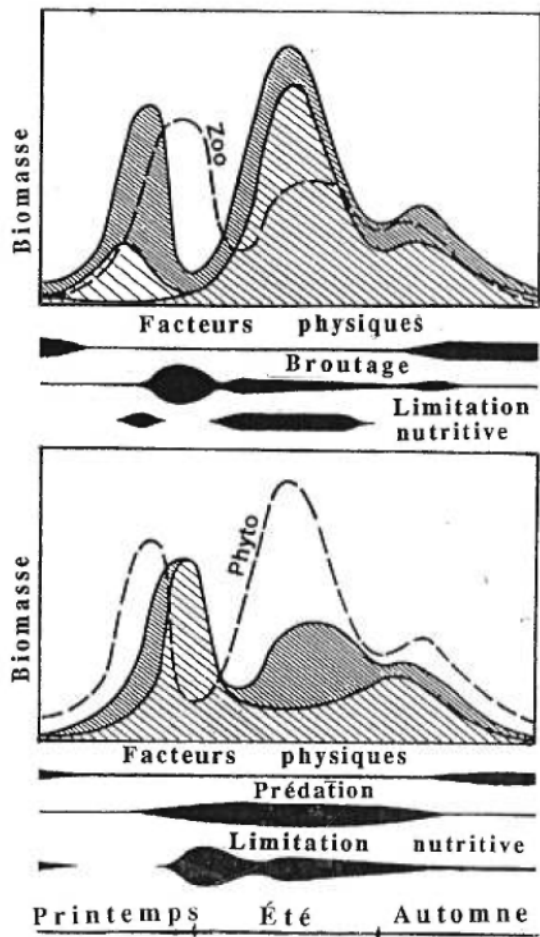
Lacs	Nombre	PT. Max ( $\mu\text{g/l}$ )	Régimes thermiques	Références
Lacs stratifiés, tempérés, eutrophes et les réservoirs	7	(80-350)	Dimictique: 5  Monomictique: 2	1: W. Hofmann (Plön) 2: M. Gliwicz (Warsaw) 3: I. Spondnicwska (Warsaw) 4: I. Spondnicwska (Warsaw) 5: H. Frankhauser (Bern) B. Bangertor (Bern) 1: R. Gulati (Nieuwersluis) 2: U. Schober (Constance) U. Sommer (Plön) W. Geller (Constance)
Lacs stratifiés, tempérés, oligo-/mésotrophes	6	(9-20)	Dimictique: 4	1. W. Horn (Dresden) 2. R. Pechlauer (Innsbruck) E. Rott (Innsbruck) 3. A. Ruttner-Kolisko (Lunz) 4. A. Langeland (Trondheim) 1. N. Lair (Clerm-Ferr.) 1. N. Lair (Clerm-Ferr.)
Lacs peu profonds, non ou peu stratifiés	5	(30-450)	Non stratifié: 3	1. K. Vijverberg (Osterzee) 2. A. Herzog (Mondsee) 3. F. Lescher-Moutoué (Paris) J. Garnier (Paris)
Étangs avec poissons	4		Peu stratifié: 2  Non stratifié: 4	1. K. Okamoto (higa-Ken) 2. P. Larson (Bergen)  1. J. Fott (Prague) 2. J.C. Rostan (Lyon) 3. C. Moreau-Wattiez 4. C. Moreau-Wattiez (Brussels)
Lacs subtropicaux	2	200	Monomictique: 1 Non stratifié: 1	1. R. Hart (Girahamstown) 1. R. Hart (Girahamstown)

Localisation géographique Europe, Japon et Algérie

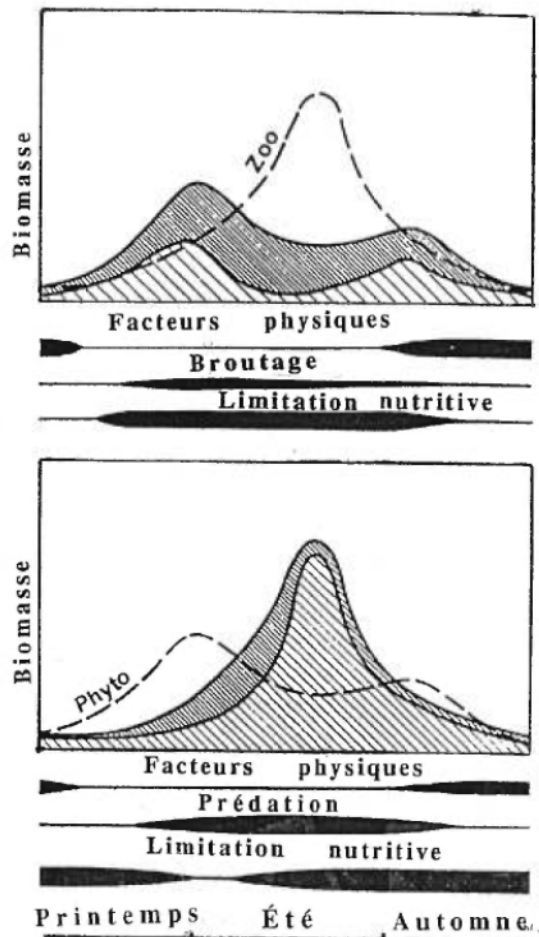
Tiré de Sommer et al., 1986

Fig. 1.1. Modèle P.E.G. de succession du plancton dans les lacs eutrophes (A) et oligotrophes (B). Développement du phytoplancton (en haut) et du zooplancton en (bas). En haut: algues de petite taille (trame hachurée sombre); algues de grande taille (trame hachurée claire); Diatomés de grande taille (trame hachurée grande); biomasse du zooplancton (ligne hachurée). En bas: microzooplancton (trame hachurée sombre); macrozooplancton (trame hachurée claire); biomasse du phytoplancton (ligne hachurée) (Sommer et al., 1986).

A



B



P.E.G. de la succession saisonnière du plancton comporte plusieurs étapes caractéristiques, contrôlées par différents facteurs abiotiques et biotiques (Fig. 1.1).

Fin de l'hiver - début du printemps. L'augmentation de la température et de la photopériode à la fin de l'hiver et la distribution des nutriments par le brassage printanier entraînent l'accroissement rapide du phytoplancton ingérable de petite taille (surtout des Diatomées et Chrysophytes). Cette ressource assure tout d'abord le développement d'espèces zooplanctoniques de petite taille (Rotifères et nauplii de Copépodes) suivi au cours de la succession par des espèces de grande taille (Daphnies et gros Cladocères). Pendant cette période, la succession induite par les facteurs physiques et chimiques est de type allogénique. Cette étape est une séquence prévisible de la succession saisonnière du plancton dans les lacs profonds et stratifiés; elle est plus accentuée et se produit plus tôt dans les lacs eutrophes que dans les lacs oligotrophes.

Fin du printemps - début de l'été. Le broutage par le zooplancton herbivore (Daphnies ou gros Cladocères), l'installation de la stratification thermique et les carences en éléments nutritifs entraînent le déclin du phytoplancton riche en Diatomés et initie la phase des eaux claires à la fin du printemps. L'épuisement des ressources algales et l'accroissement de la prédation des juvéniles de poissons provoquent ensuite le déclin du zooplancton de grande taille. La structure de la communauté zooplanctonique varie aussi très fortement, la communauté printanière dominée par le zooplancton de grande taille faisant place à une communauté plus riche en petits zooplanctontes durant l'été. Dans les lacs oligotrophes, la croissance du zooplancton de grande taille est plus lente et n'atteint son maximum qu'au cours de l'été. Dans ces lacs,

le zooplancton de grande taille domine tout l'été et on observe un seul pic zooplanctonique.

Été. Après la phase des eaux claires et le déclin des populations de gros filtreurs, se développe une communauté phytoplanctonique très diversifiée où coexistent des Cryptophytes de petite taille, des Diatomées, des Chlorophytes et des Cyanobactéries filamenteuses et coloniales de grande taille. Durant l'été, les carences en nutriments (phosphore, azote, silice) dues à leur assimilation différentielle par les populations de phytoplancton provoquent une baisse du rapport N/P et favorisent le développement des Cyanobactéries. Ces dernières entraînent une forte limitation nutritive pour le zooplancton à cause de leur toxicité et/ou leur interférence mécanique avec la filtration des algues ingérables. On assiste aussi à une hausse de la prédation par les vertébrés sur le zooplancton au cours de l'été, en particulier dans les lacs eutrophes. La succession saisonnière pendant cette période est surtout autogénique (compétition-prédation). Les interactions biotiques très complexes permettent la coexistence du zooplancton de petite et de grande taille qui se partage des ressources très diversifiées (bactérioplancton, phytoplancton ingérable et de grande taille). La phase estivale de la succession du plancton se caractérise donc généralement par une augmentation de la diversité spécifique et fonctionnelle du zooplancton (macrofiltreurs, microfiltreurs, détritivores) en réponse à l'augmentation de la diversité des ressources et de la pression de prédation exercée simultanément par les vertébrés.

Automne. Le brassage automnal en permettant la régénération des nutriments, aboutit à une nouvelle recrudescence de phytoplancton suivie du développement zooplanctonique. Le développement du zooplancton, bien que limité par la baisse de

température et de lumière, est plus important dans les lacs eutrophes à cause de la forte diminution de la prédation par les poissons durant l'automne.

Fin de l'automne - début de l'hiver. Le refroidissement important et la forte diminution de la photopériode au début de l'hiver provoquent le déclin du phytoplancton puis du zooplancton. Il y a formation de stades de survie durant l'hiver (oeufs de durée, diapause) mais certains Copépodes ayant eu une diapause estivale émergent et contribuent fortement à la communauté zooplanctonique hivernale.

### **1.3.2. Application du modèle P.E.G. à d'autres lacs.**

Le modèle P.E.G. a été validé dans d'autres environnements lacustres: un lac alpin mésotrophe et très profond (lac Geneva), un lac volcanique eutrophe et dimictique (lac Aydat) et un lac artificiel eutrophe et polymictique (lac Crétiel). Les caractéristiques morphologiques et trophiques des lacs ainsi que les points de divergences entre le modèle P.E.G. (Sommer et al., 1986) et ceux décrits pour le lac Geneva, le lac Aydat et le lac Crétiel sont présentés au Tableau 1.2.

La comparaison entre le modèle P.E.G. et celui du lac Geneva (Gawler et al., 1988) démontre que la prédation par les invertébrés joue un rôle aussi important sur la succession des espèces de zooplancton que celle due aux poissons et que la limitation sévère en azote n'entraîne pas toujours l'apparition de Cyanobactéries fixatrices d'azote. La comparaison avec la succession saisonnière du plancton dans le lac Aydat (Lair et al., 1989) a montré que c'est l'azote qui décline en premier et non pas le

Tableau 1.2: Caractéristiques morphologiques et trophiques des trois lacs étudiés et différences entre les modèles P.E.G. et ceux des lacs Geneva, Aydat et Crétiel.

<b>Caractéristiques morphologiques et trophiques</b>			
	<b>Lac Geneva</b>	<b>Lac Aydat</b>	<b>Lac Crétiel</b>
Profondeur	152m - 309m	15.5m	4m
État trophique	Mésotrophe	Eutrophe	Eutrophe
Régime thermique	Monomictique	Dimictique	Polymictique

#### **Différences entre le modèle P.E.G. et la succession du plancton dans le lac Geneva**

<b>Modèle P.E.G.</b>	<b>Lac Geneva</b>
Déclin des herbivores accéléré par les poissons	Vrai mais prédation également par les invertébrés: <i>Leptodora</i>
Déficit en Azote → apparition de cyanobactéries fixatrices d'azote	Limitation sévère en azote → apparition d' <i>Oscillatoria</i> non fixatrice

#### **Différences entre le modèle P.E.G. et la succession du plancton dans le lac Aydat**

<b>Modèle P.E.G.</b>	<b>Lac Aydat</b>
Phosphore: premier élément à décliner	Azote: premier élément à décliner
Hiver: développement en premier de petites algues ingérables à croissance rapide	Hiver: développement des petites algues à croissance rapide en plus des algues de grande taille (Diatomées)
Été: augmentation de la richesse spécifique (algues ingérables et algues non-ingérables)	Été: diminution de la richesse spécifique due à un déficit précoce en silice

#### **Différences entre le modèle P.E.G. et la succession du plancton dans le lac Crétiel**

Lac Crétiel peu profond, polymictique, très influencé par les facteurs externes. Succession imprévisible. Pas d'application possible du modèle P.E.G.

phosphore et que la richesse spécifique du phytoplancton diminue en été au lieu d'augmenter. Finalement, dans les lacs peu profonds et polymictiques comme le lac Crétiel (Lacroix et al., 1989), la succession est très influencée par les facteurs externes à variation imprévisible (brassages par le vent). La succession autogénique typique des lacs stratifiés ne peut pas s'établir car les épisodes de brassage ramènent le système à la phase pionnière de la succession de type allogénique.

La validation du modèle P.E.G. dans les lacs hypereutrophes n'a pas encore été faite. Pourtant, ces lacs pourraient constituer des systèmes très intéressants pour l'étude de la variation de la composition et de la structure en taille du phytoplancton et du zooplancton dans le contexte de l'application du modèle P.E.G. En effet, ces milieux sont particuliers à cause des apports importants en nutriments, soit par apports externes ou recyclage interne à partir des sédiments. Ils se singularisent aussi par les floraisons importantes de Cyanobactéries (Hanazato, 1991; Kirk et Gilbert, 1992, Masundire, 1994; Lafforgue et al., 1996). Ces systèmes sont écologiquement perturbés et instables. La prolifération d'algues nuisibles et de bactéries, la qualité de l'eau et la productivité peuvent changer radicalement du jour au lendemain et d'une saison à l'autre. La succession saisonnière du zooplancton dans ces systèmes hypereutrophes peut donc être fortement influencée par les poussées sporadiques des Cyanobactéries et les périodes d'anoxie totale due à la prolifération des algues et à leur décomposition par les bactéries. Cette anoxie peut entraîner une mort massive des poissons (Barica, 1980) et des effets de cascades trophiques dans les réseaux planctoniques.



## **1.4. Problématique de recherche**

### **1.4.1. Objectifs du projet**

Le projet de recherche a pour objectif général de décrire et de modéliser la succession saisonnière du plancton, en particulier celle du zooplancton, dans trois lacs hypereutrophes de la province de l'Alberta (Canada).

Les objectifs spécifiques visés dans le cadre du projet de recherche sont de:

- 1 - Décrire la succession saisonnière du zooplancton dans trois lacs hypereutrophes de la plaine de l'Alberta et d'évaluer:
  - les variations inter-lacs dans la diversité, la composition, la densité et la biomasse du zooplancton en relation avec le régime thermique.
  - les variations inter-annuelles dans la diversité, la composition, la densité et la biomasse du zooplancton, en relation avec les changements annuels dans les facteurs abiotiques et biotiques dans chacun des lacs.
  
- 2 - Évaluer les relations entre les changements saisonniers dans l'abondance et la structure du zooplancton dans chacun des lacs et:

- les variations saisonnières des facteurs abiotiques (température, pH, lumière, nutriments).
  - les variations saisonnières dans la structure et l'abondance du phytoplancton et en particulier des peuplements de Cyanobactéries et aussi dans l'abondance des prédateurs invertébrés
- 3 - Élaborer un modèle de succession saisonnière du zooplancton dans les lacs hypereutrophes en relation avec celle du phytoplancton et les variations de l'environnement physique et chimique (profondeur, température, oxygène, azote, phosphore, silice).
- 4 - Comparer ce modèle avec le modèle P.E.G. établi pour les lacs eutrophes et ceux définis dans d'autres lacs de niveaux trophiques mesotrophes et eutrophes.

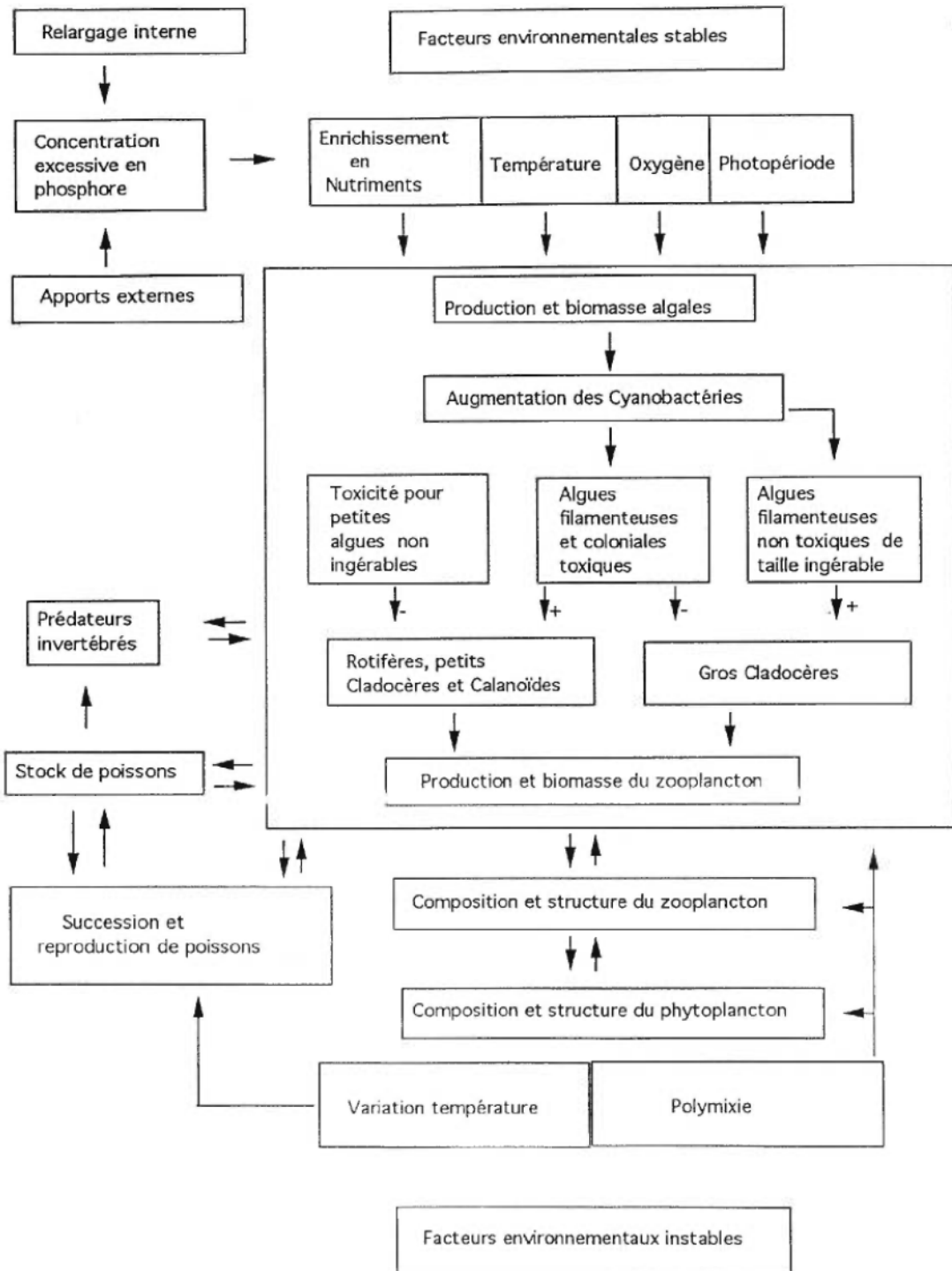
#### **1.4.2. Hypereutrophisation des lacs et contexte géographique**

L'eutrophisation des lacs, des réservoirs et des cours d'eau représente un des principaux problèmes environnementaux pour les écosystèmes d'eau douce. L'eutrophisation constitue donc un sujet de pointe dans le domaine de la limnologie. Selon Barica (1980), les systèmes eutrophes correspondent aux lacs ayant atteint au cours de leur ontogénèse un état d'enrichissement avancé mais sans présenter de nuisances extrêmes. Ce sont des milieux écologiquement stables et présentent un bon équilibre entre les processus de production et de décomposition de la matière

organique. Les systèmes hypereutrophes sont des milieux très eutrophes présentant des problèmes de nuisance d'algues filamenteuses et toxiques, de décomposition et de désoxygénation accélérées occasionnant souvent des mortalités massives de poissons. Le nombre de lacs hypereutrophes augmente de part le monde. Cependant la connaissance des systèmes hypereutrophes reste limitée et la biologie et l'écologie du plancton dans ces milieux sont encore très peu étudiées (Romo et Miracle, 1994). Au Canada, bien que la plupart des lacs situés sur le Bouclier Canadien soient oligotrophes, de très nombreux lacs des Prairies (Manitoba, Saskatchewan, Alberta) et certains lacs du sud du Québec sont eutrophes ou hypereutrophes. En Alberta, 50% des lacs inventoriés par Mitchell et Prepas (1990) contiennent de très fortes concentrations d'algues et de phosphore. Les études sur les communautés zooplanctoniques des lacs de l'Alberta sont encore peu nombreuses (Anderson, 1971, 1974) et portent surtout sur les lacs oligotrophes de haute altitude situés dans les contreforts des Montagnes Rocheuses. Très peu de lacs hypereutrophes ou eutrophes ont fait l'objet d'études limnologiques portant sur l'écologie du plancton (Hickman, 1979; Trew et al., 1987; Babin et al., 1992, Pinel-Alloul, 1993; Zhang et Prepas., 1996).

Lorsqu'un lac est hypereutrophe, il a atteint le stade ultime de l'eutrophisation. Selon Barica (1980), les systèmes hypereutrophes sont encore eutrophes et tous les mécanismes fondamentaux concernant le rôle des éléments nutritifs s'y appliquent. Cependant, des caractéristiques spécifiques permettent de les différencier des systèmes eutrophes. La Figure 1.2 résume ces particularités qui sont: une régénération excessive des éléments nutritifs à partir des sédiments, une productivité très élevée, un régime non équilibré en oxygène et une toxicité induite par les fleurs d'eau de Cyanobactéries. Ces espèces d'algues, sont capables de se maintenir en surface pendant les périodes de

Fig. 1.2. Représentation synthétique des interactions entre les composantes abiotiques et biotiques associées à des conditions environnementales dans les lacs hypereutrophes (Tiré de Lacroix et al., 1989. Modifié).



stratification thermique et de supporter de fortes intensités de température et de lumière. Elles régulent leur flottabilité par un changement de la taille de leurs vacuoles gazeuses (Ganf, 1974; Takamura et al., 1984) et diminuent leurs pigments photosynthétiques en réponse aux fortes luminosités (Takamura, 1984). De même, leur fort développement dans les lacs peu profonds et polymictiques est dû à leur grande tolérance aux stress nutritifs et à l'instabilité physique (Nixdorf, 1994). La faible profondeur des lacs hypereutrophes et la polymixie semble contribuer au maintien d'une communauté algale principalement constituée de Cyanobactéries filamenteuses (Romo et Miracle, 1994; Romo et Tongeren, 1995).

Les quantités énormes de nutriments observés en milieux hypereutrophes peuvent avoir, soit une origine externe par les rejets des eaux d'égoûts, les rejets domestiques, ou les rejets industriels et agricoles (Babin et al., 1992; Klein, 1992; Romo et Miracle, 1994), soit une origine interne par recyclage à partir des sédiments (Riley et Prepas, 1984; Prepas et Vickery, 1984; Babin et al., 1992). Selon Riley et Prepas (1984), la majorité des lacs aux eaux dures de l'ouest Canadien ont en commun une libération excessive de phosphore à partir des sédiments, à cause de l'anoxie des eaux profondes et des très hautes températures au cours de l'été. Ces phénomènes sont encore plus accentués au niveau des lacs hypereutrophes (Prepas et Vickery, 1984; Marneffe, 1996).

### 1.4.3. Contrôle environnemental de la communauté du zooplancton

Dans le contexte de l'étude de la succession saisonnière du plancton en relation avec les variations des facteurs abiotiques et biotiques, le zooplancton constitue un matériel de choix, vu sa position trophique intermédiaire dans les chaînes alimentaires lacustres. Ainsi cette communauté est à l'interface des influences des facteurs ascendants (Bottom-Up) et des facteurs descendants (Top-Down) (Carpenter et al., 1985). Le zooplancton est aussi un bioindicateur des changements dans la qualité chimique des eaux (pH, PT, dureté) et du niveau de perturbation des environnements lacustres tels que l'eutrophisation, l'acidification et la biomanipulation des ressources halieutiques (Sprules et Munawar, 1986; Pinel-Alloul et al., 1990; Locke, 1992; Locke et Sprules, 1994; Stemberger et Lazorchak, 1994; Carpenter, 1988; Kitchell et Carpenter, 1993).

Le nombre total de taxons et la densité des groupes de zooplancton changent avec le niveau trophique des lacs. Ainsi, les Rotifères sont très abondants dans les milieux eutrophes car ils peuvent utiliser comme nourriture les bactéries et les détritiques. Par contre, les Calanoïdes jouent un rôle très important dans les lacs oligotrophes et leur abondance diminue dans les lacs eutrophes (Harman et al., 1995). L'abondance relative des groupes de zooplancton, en particulier le rapport entre la biomasse des Calanoïdes et celle du zooplancton total permet de déterminer les variations des conditions trophiques (Gannon et Stemberger, 1978).

Au niveau des facteurs physiques, l'augmentation de la température et du brassage de la colonne d'eau, par exemple, lors du rejet des eaux de refroidissement

d'une centrale nucléaire, a entraîné à long terme une augmentation du petit zooplancton (particulièrement les Rotifères) à cause de l'abondance des détritiques et de la diminution des gros filtreurs (Weglenska, 1988). Un résultat similaire a été observé, lors de la mise en eau des réservoirs nordiques. La dominance des Rotifères, de stratégie r, a été très importante au début de la succession zooplanctonique (Méthot et Pinel-Alloul, 1987; Pinel-Alloul et al., 1989), ces petits organismes utilisant la matière détritique et le bactérioplancton très abondants durant la période d'inondation. L'acidité des eaux lacustres influence aussi très fortement la structure et la succession du zooplancton. Locke et Sprules (1994), ont montré que les lacs dont le pH est entre 6 et 7, présentent une succession des communautés zooplanctoniques assez stable. Par contre, dans les lacs à pH inférieur à 5, la structure de la chaîne trophique devient imprévisible et la succession de la communauté zooplanctonique est interrompue (Locke, 1992). D'autre part, l'analyse de la structure de la communauté zooplanctonique, dans 46 lacs en Ontario, présentant un gradient de pH de 3.8 à 7.2, a montré une hausse du nombre de maillons dans la chaîne trophique, de la richesse spécifique, de la compétition et de la prédation avec l'augmentation du pH (Locke, 1996). Les prédateurs vertébrés (les poissons) sont plus affectés par les fortes acidités que les prédateurs invertébrés. En conséquence, les Chaoboridés exercent un contrôle plus marqué de la dynamique saisonnière du zooplancton dans les lacs acides et entraînent des changements dans la structure en taille du zooplancton. Pinel-Alloul et al. (1990), ont noté dans une étude sur 54 lacs du Québec, que les Rotifères formaient la majeure partie de la communauté zooplanctonique dans les lacs acides et dystrophes (*Keratella taurocephala* et *Conochilus unicornis* présentaient une très grande tolérance à l'acidification) tandis que les Copépodes étaient plus dominants dans les lacs aux pH faibles mais aux eaux claires. Les grosses espèces de Daphnies sont les plus acido-sensibles (Locke, 1992).



La qualité des ressources nutritives influence également la communauté du zooplancton. L'hypereutrophisation en favorisant le développement des Cyanobactéries toxiques et peu ingérables, induit des changements dans la composition et la structure du zooplancton. Ainsi, les espèces non sélectives sont éliminées par accumulation de toxines et/ou par interférence mécanique avec les Cyanobactéries. De plus, en provoquant l'anoxie des eaux profondes, les Cyanobactéries entraînent l'élimination des espèces zooplanctoniques exigeantes en oxygène (Hrbacek et al., 1994). Indirectement, une forte anoxie des eaux profondes peut entraîner des mortalités massives des poissons. Ensuite, la diminution de la prédation par les poissons peut donner l'avantage aux grosses espèces de Daphnies et avoir des effets indirects sur le phytoplancton (Carpenter et al., 1985).

Au niveau des facteurs descendants, les expériences de biomanipulation de stocks de poissons ou les mortalités catastrophiques de poissons ont clairement démontré que la prédation par les vertébrés est un des mécanismes majeurs de changement de la succession du zooplancton. En effet au lac Michigan, le déclin des Salmonidés piscivores a entraîné le développement des aloses planctivores. Ceci a induit à long terme le remplacement de *Daphnia spp.* et de *Diaptomus spp.* par *Bosmina longirostris* et *Diaacyclops thomasi* (Wells, 1970). Le même résultat a aussi été noté au lac Ontario, suite à une forte pression de prédation par les poissons planctonophages (Taylor et al., 1987). Inversement une réduction des poissons planctonophages donne l'avantage aux prédateurs invertébrés et par la suite aux grosses Daphnies (Carpenter, 1985).

#### 1.4.4. Hypothèses de recherche

Dans le cadre de ce projet, nous posons les hypothèses générales suivantes:

- 1- Les patrons de succession saisonnière du plancton dans les lacs hypereutrophes de l'Alberta varieront entre les lacs en fonction du régime thermique. Un patron stable de succession sera observé uniquement dans les lacs stratifiés tandis qu'il n'y aura pas de patron stable de succession saisonnière clair dans les lacs polymictiques.
- 2- Le patron de succession saisonnière du plancton dans les lacs hypereutrophes stratifiés serait conforme au modèle P.E.G. établi pour les lacs eutrophes.

Ainsi, dans les lacs polymictiques, les conditions très changeantes, la remise en suspension continue des nutriments et le brassage irrégulier des eaux ne permettrait pas l'installation du processus de succession autogénique. Le patron de succession saisonnière du plancton y serait de type allogénique et ne serait pas conforme au modèle P.E.G.

Par contre, dans les lacs stratifiés, le cycle saisonnier de brassage et de stratification en modulant les apports en nutriments et les processus de croissance et de sédimentation du phytoplancton permettant à la succession autogénique de s'établir au cours de l'été. La succession saisonnière du plancton serait donc plus proche du modèle P.E.G. établi pour les lacs eutrophes.

#### 1.4.5. Originalité et limites du projet

Le programme de recherche fait partie d'une étude multidisciplinaire de restauration des lacs hypereutrophes par chaulage (Murphy et al., 1983; Murphy et al., 1988; Prepas et al., 1990; Zhang et Prepas, 1996). L'addition de chaux sous forme d'hydroxyde de calcium  $\text{Ca}(\text{OH})_2$  ou de carbonate de calcium  $\text{CaCO}_3$ , en formant un précipité d'hydroxyapatite  $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$  qui sédimente au fond des lacs, peut diminuer de moitié les concentrations de phosphore et de chlorophylle *a*. Le programme de chaulage a été effectué sur un ensemble de cinq lacs, comprenant deux lacs traités (North Halfmoon, Lofty) et trois lacs témoins (Crooked, Jenkins, Baptiste). Les changements dans la communauté du zooplancton dans les lacs chaulés ont fait l'objet du mémoire de maîtrise de Ghadouani (1995). Le présent mémoire de maîtrise traite essentiellement de la variabilité naturelle des communautés zooplanctoniques dans les lacs de référence. L'importance du projet de recherche réside dans l'approche multidisciplinaire au niveau des différentes composantes des écosystèmes (qualité des eaux, phytoplancton, zooplancton, prédateurs invertébrés). La limite du projet découle de l'absence de données quantitatives sur les populations de poissons qui n'ont pas été échantillonnées au cours du programme de chaulage. Les données sur les peuplements de poissons sont surtout qualitatives (Mitchell et Prepas, 1990) et ne permettent pas d'évaluer quantitativement les interactions entre les poissons planctonophages et le zooplancton. La modélisation des patrons de succession du zooplancton dans les lacs hypereutrophes de l'Alberta portera donc surtout sur les effets des apports en nutriments, des ressources algales et de la prédation par les invertébrés.

## **CHAPITRE 2**

### **MATÉRIEL ET MÉTHODES**

## 2.1. Sites d'étude

Les trois lacs étudiés (Crooked, Jenkins et Baptiste Sud) sont situés dans le comté d'Athabasca, au nord de la ville d'Edmonton dans la province de l'Alberta (Canada) (Fig. 2.1). Leur superficie varie de 1.6 à 9.2 km<sup>2</sup> et leur profondeur maximale de 9.5 à 27.5 m.

Ils ont des régimes thermiques saisonniers différents (Tableau 2.1). De faible profondeur (prof. moy.: 4.1 m), le lac Crooked est polymictique. Le lac Jenkins, de profondeur moyenne (7.1 m) est dimictique tandis que le lac Baptiste Sud, avec une profondeur maximale de 27.5 m, est partiellement méromictique (Zhang et Prepas, 1996).

Les trois lacs ont des eaux dures et sont bien tamponnés. Selon la classification trophique de Wetzel (1983), ce sont des lacs hypereutrophes avec des concentrations très fortes de phosphore total et de chlorophylle *a* (Tableau 2.1).

La structure des communautés de poissons dans chacun des lacs se caractérise par la dominance des perchaudes et des brochets. Toutefois, la communauté piscicole est relativement plus diversifiée dans le lac Baptiste Sud où on trouve aussi des dorés, des ciscos et des épinoches (Mitchell et Prepas, 1990) (Tableau 2.1).

Fig.2.1. Cartes bathymétriques des lacs Crooked, Jenkins et Baptiste.

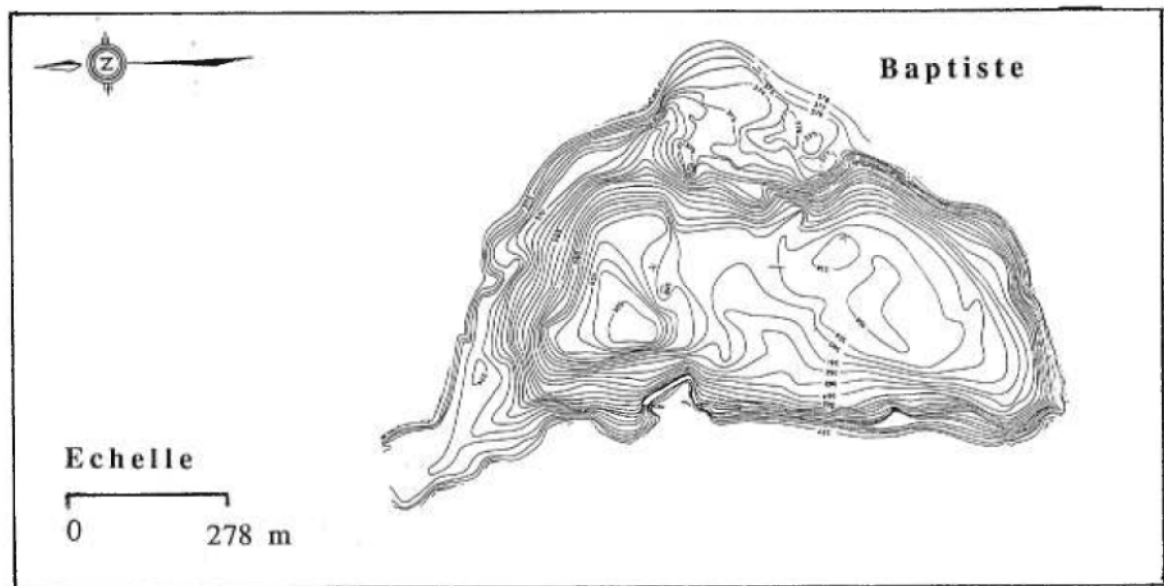
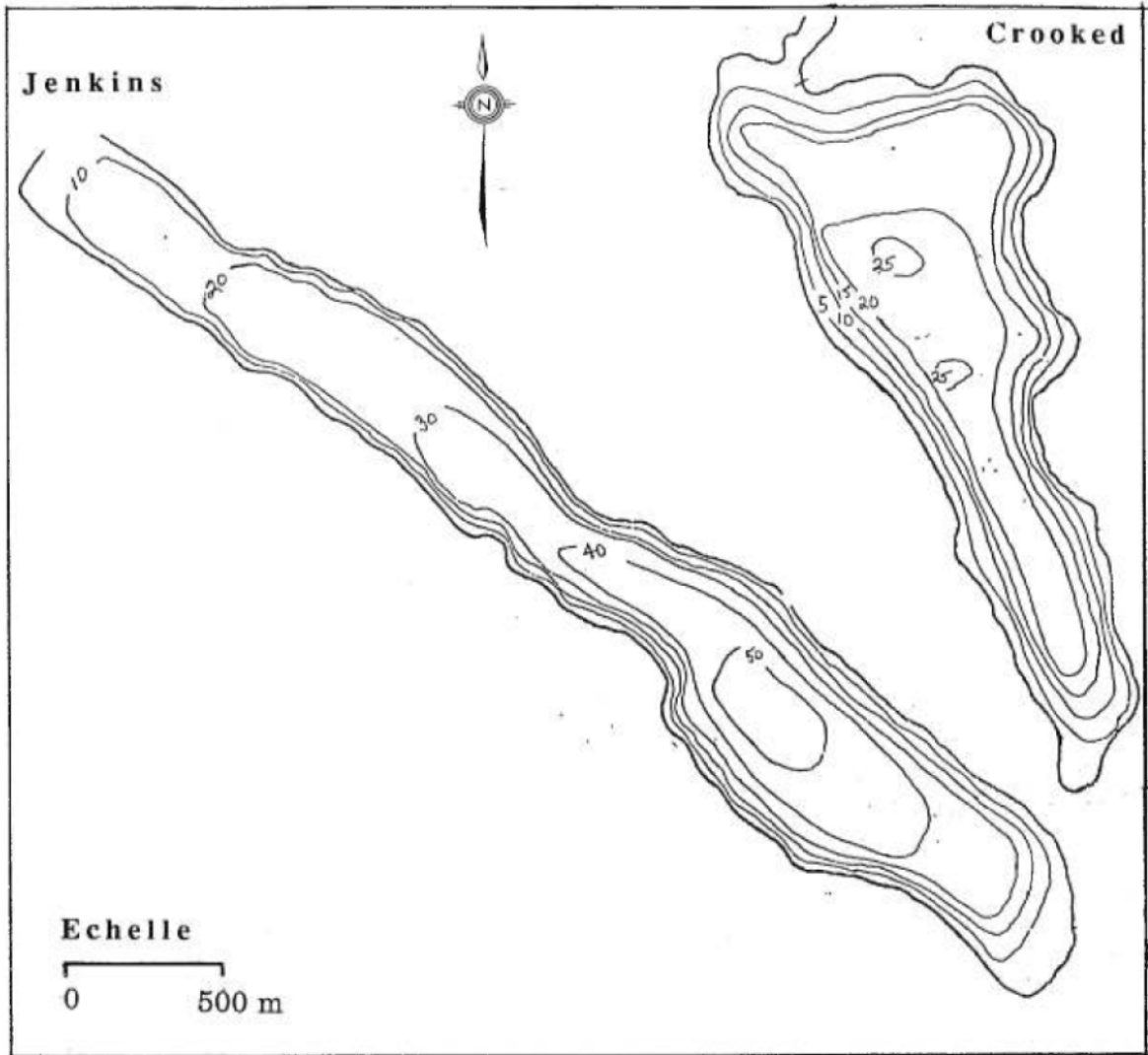


Tableau: 2.1. Caractéristiques morphométriques, physico-chimiques et trophiques (valeurs moyennes et extrêmes sur toute la colonne d'eau de 1991 à 1993), régime thermique et assemblages de poissons dans les trois lacs étudiés.

Caractéristiques	Crooked	Jenkins	Baptiste
Surface (km <sup>2</sup> )	2.4	1.6	9.2
Profondeur max. (m)	9.5	17.2	27.5
Profondeur moyenne (m)	4.1	7.1	9.3
Longueur max. (km)	2.4	2.4	7.2
pH	7.4 (7.1-9.4)	8 (7.1-9.5)	7.7 (5.1-9.2)
Alcalinité (mg/L)	160.9 (123-194)	147.2 (99.5-185)	182.6 (134-254)
Calcium (mg/L)	30.8 (16-39)	31.7 (19.4-43.8)	33.7 (19.4-60.7)
Oxygène dissous (mg/L)	6.8 (0.0-16.6)	5.8 (0.0-16.2)	4.5 (0.0-16.5)
Profondeur du Secchi (m)	2.9 (0.4-9)	3.7 (0.6-9.8)	1.9 (0.8-4.2)
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (µg/L)	328.7 (0.0-3628)	342.9 (0.1-2733)	323 (0.0-2255)
NO <sub>3</sub> -+NO <sub>2</sub> - (µg/L)	57.7 (0.0-307)	304 (0.0-155.6)	94.9 (0.0-377.5)
Phosphore total (µg/L)	129 (27-618)	117.7 (22-742)	117.7 (26-802)
Phosphore total dissous (µg/L)	36.6 (10.2-204)	56.4 (5.8-393)	95 (7.6-386)
Silice réactive soluble (mg/L)	1.82 (0.02-4)	1.9 (0.05-6.7)	0.26 (0.0-0.6)
Chlorophylle <i>a</i> (µg/L)	16.6 (1.3-44)	10.1 (0.6-38)	16.7 (1.7-50)
Régime thermique	polymictique	dimictique	méromictique
Assemblages de poissons	Perchaude Brochet	Perchaude Brochet	Perchaude, Brochet Doré, Epinoche et Cisco



## **2.2. Échantillonnage et analyses**

### **2.2.1. Échantillonnage et analyses physico-chimiques**

L'échantillonnage a été réalisé à la fréquence d'un relevé tous les quinze jours pendant la période libre de glace (mai-octobre) et durant trois années consécutives (1991-1993) (Fig. 2.2). Les mesures et les échantillonnages ont été réalisés en triplicats dans la zone profonde de chacun des lacs.

Pour établir les profils de température et de lumière, des mesures ont été faites à tous les mètres depuis la surface jusqu'à 1 m au dessus des sédiments à l'aide d'une sonde thermique (modèle Flett) et d'un photomètre subaquatique (modèle LiCor). La transparence de l'eau a été évaluée avec le disque de Secchi. Les concentrations d'oxygène dissous dans l'eau ont été déterminées selon la technique de Winkler modifiée par Carpenter (1965). Le pH a été mesuré avec un pH-mètre de laboratoire (Modèle Metrohm E-588) dans l'heure suivant l'échantillonnage.

La profondeur de la zone euphotique (1% de lumière incidente) a été déterminée à partir des profils d'atténuation de la lumière. La variation saisonnière de la profondeur du disque de Secchi et de la profondeur de la zone euphotique a ensuite été établie pour chacun des lacs.

La variation saisonnière des moyennes de la température et du pH dans les eaux de surface (0-3 m) a été décrite pour chaque lac et chaque année.

Fig. 2.2. Périodes d'échantillonnage dans les trois lacs durant trois années consécutives 1991-1993.

Crooked		Jenkins		Baptiste	
M	▲	M	▲	M	▲
J	▲▲	J	▲▲	J	▲▲
J	▲	J	▲	J	▲▲
A	▲▲	A	▲▲	A	▲
S	▲	S	▲	S	▲
O		O		O	
1991					
M	▲	M	▲	M	▲
J	▲	J	▲	J	▲
J	▲▲	J	▲▲	J	▲▲
A	▲▲	A	▲▲	A	▲▲
S	▲	S	▲	S	▲
O	▲	O	▲	O	▲
1992					
M	▲	M	▲	M	▲
J	▲	J	▲	J	▲
J	▲▲	J	▲▲	J	▲▲
A	▲▲	A	▲▲	A	▲▲
S	▲	S	▲	S	▲
O	▲	O	▲	O	▲
1993					
M	▲	M	▲	M	▲
J	▲	J	▲	J	▲
J	▲▲	J	▲▲	J	▲▲
A	▲▲	A	▲▲	A	▲▲
S	▲	S	▲	S	▲
O	▲	O	▲	O	▲

▲ 3 replicats

Pour déterminer les concentrations des éléments nutritifs ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ , PT, PDT, Si), du pH et du calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ) des échantillons d'eau ont été récoltés avec une bouteille en aluminium (1.5 L, 30 cm de hauteur) ou avec un tube intégrateur dans la zone euphotique (0-2.5 m). Les échantillons d'eau ont été conservés au laboratoire à 4°C et analysés dans les 48 heures.

Les concentrations de phosphore total (PT) et de phosphore total dissous (PTD) ont été déterminées selon la méthode au persulfate de potassium (Menzel et Corwen, 1965) modifiée par Prepas et Rigler (1982). L'ammoniaque ( $\text{NH}_4^+$ ) et les nitrates-nitrites ( $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ ) ont été analysés à l'aide d'un analyseur Technicon en suivant respectivement la méthode de Solorzano (1969) et celle de Stainton et al. (1977). La silice réactive soluble a été déterminée par spectrophotométrie (Stainton et al., 1977).

Finalement, la variation saisonnière des concentrations moyennes de phosphore total (PT), de phosphore total dissous (PTD) et du rapport azote total/phosphore total (N/P) dans les eaux de surface (0-3 m) a été décrite pour chaque lac et chaque année.

### **2.2.2. Échantillonnage et analyses des communautés planctoniques**

Le phytoplancton a été échantillonné dans la zone euphotique (0 - 2.5 m) à l'aide d'un tube intégrateur pour évaluer la biomasse en chlorophylle *a* et la composition taxonomique. Les échantillons d'eau pour la chlorophylle *a* ont été

conservés à 4°C à l'obscurité jusqu'à analyse. Les concentrations en chlorophylle *a* ont été estimées par spectrophotométrie après extraction à l'éthanol (Bergman et Peters 1980). Les échantillons de phytoplancton ont été fixés avec une solution Lugol (Vollenweider, 1974). L'identification et l'énumération des algues ont été faites par Zhang (Ph.D. Univ. Alberta) selon la méthode Utermöhl (Lund et al., 1958; Prescott, 1951; Findlay et Kling, 1979). Tous les détails de l'analyse du phytoplancton sont décrits par Zhang et Prepas (1996).

Le zooplancton a été récolté par halage vertical sur la colonne d'eau (Crooked: 0-4 m, Jenkins: 0-10m, Baptiste Sud: 0-15m) à l'aide d'un filet Wisconsin (29 cm de diamètre, 90 cm de long et 64 µm d'ouverture de maille). Selon Patalas et Salki (1992), l'efficacité de filtration de ce type de filet est de l'ordre de 63%. Le zooplancton récolté a été anesthésié avec de l'eau carbonatée puis conservé dans une solution de formol à 4% additionnée de sucre (Haney et Hall, 1973; Prepas, 1978)

L'analyse taxonomique et le comptage de zooplancton ont été faits par observation microscopique dans une cellule Ward (Ward, 1955), sur des sous-échantillons de 1.5 ml pour les Rotifères et 5 ml pour les Crustacés, pris à l'aide d'une pipette graduée à partir de l'échantillon de zooplancton concentré.

L'identification a été faite jusqu'à l'espèce, en se référant aux clés taxonomiques appropriées: Edmondson (1959), Chengalath et al., (1971) et Stemberger (1979) pour les Rotifères, Edmondson (1959), Brooks (1957), Brandlova et al., (1972) et Devey et Devey (1971) pour les Cladocères, Smith et Fernando (1978) pour les Copépodes. Les divers stades copépodites (C1-C5) ont été énumérés

séparément pour les Copépodes Cyclopoïdes et Calanoïdes. Les nauplii ont été comptés pour l'ensemble des Copépodes.

Les larves de Chaoboridés et les Cladocères prédateurs (*Leptodora kindtii*) ont été comptées dans le volume total échantillonné et ont été identifiées selon les clés de Saether (1972) et Edmondson (1959), respectivement.

L'abondance du zooplancton a été estimée sans correction pour l'efficacité de filtration du filet. Le volume total filtré a été estimé à partir de la surface d'ouverture ( $m^2$ ) du filet et de la profondeur échantillonnée (m). La densité des organismes zooplanctoniques (nombre d'individus/litre) a été calculée en utilisant la formule suivante:

$$X \text{ (ind/l)} = A * B / C * D$$

A = nombre d'organisme d'un taxon compté dans le sous-échantillon

B = volume de l'échantillon de zooplancton (ml) concentré

C = volume du sous-échantillon de zooplancton analysé (ml)

D = volume total d'eau filtrée dans le lac (litres)

La longueur individuelle des spécimens (50 à 100 individus) de chaque espèce à été mesurée dans chaque sous-échantillon, à l'aide d'un oculaire micrométrique. Les poids secs de chaque espèce ont été obtenus en utilisant les relations longueur-poids secs, en provenance de la littérature pour les Crustacés (Malley et al., 1989) ou en utilisant la formule volumétrique pour les Rotifères (Ruttner et al., 1977 dans

McCauley, 1982). Les densités ont été converties en biomasses ( $\mu\text{g/l}$ ) en multipliant le nombre d'organismes de chaque espèce par son poids sec spécifique.

### 2.3 Analyses statistiques

Les variations inter-lacs et inter-annuelles dans les valeurs moyennes des variables limnologiques (transparence de l'eau, profondeur de la zone euphotique, température, pH, phosphore total et phosphore total dissous, nitrates-nitrites, ammoniacque, silice, ratio N/P, chlorophylle *a*) dans les eaux de surface (0-3m ou 0-2.5 m) et des variables planctoniques (biomasse du phytoplancton total et des principaux groupes taxonomiques, densité et biomasse du zooplancton total et des principaux groupes ou taxons de zooplancton, densité de prédateurs invertébrés), ont été testés à l'aide d'analyses de variance non-paramétriques à un critère de classification, soit le lac ou l'année (Kruskall-Wallis tests; Conover, 1971). Lorsque les variations inter-lacs ou inter-annuelles étaient significatives, les différences entre deux lacs (Crooked vs Jenkins, Crooked vs Baptiste, Jenkins vs Baptiste) ont été testées par des tests de Mann-Whitney (Conover, 1971).

Les relations entre les variables du zooplancton (densité et biomasse du zooplancton total et des groupes taxonomiques) et les facteurs environnementaux (physico-chimie des eaux, ressources algales, prédateurs invertébrés) ont été établies par analyses de corrélation non paramétriques de Kendall (Conover, 1971) pour chacun des lacs.

Les patrons de succession saisonnière du zooplancton dans chacun des lacs ont été établis par analyses de groupement à liens intermédiaires et analyses en coordonnées principales (Legendre et Legendre, 1983) sur les matrices de base (dates d'échantillonnage - taxons de zooplancton). Pour chaque année et chaque lac, le coefficient de similarité de Steinhaus (S17) a été utilisé pour établir la similarité dans la composition du zooplancton entre les dates d'échantillonnage. Ce coefficient de similarité est adapté pour comparer les données brutes d'abondance d'espèces, en excluant les doubles zéros (absence de la même espèce dans deux échantillons). Les matrices de similarité entre les dates d'échantillonnage ont servi de base à l'analyse de groupement et à l'analyse en coordonnées principales. Les analyses de groupement ont été réalisées avec un critère de connexité de 0.75 (Legendre et Legendre, 1983), ce qui implique la fusion de deux groupes lorsqu'ils ont plus de 75% des liens possibles. Les analyses en coordonnées principales ont permis de distribuer les dates-échantillons dans les trois premiers axes de l'espace factoriel, en préservant la distance euclidienne entre les échantillons. Les groupes de dates-échantillons ont servi à définir le nombre de phases (ou étapes) dans la succession saisonnière du plancton.



**CHAPITRE 3**

**RÉSULTATS**

### **3.1. Stratification physico-chimique**

#### **3.1.1. Régime thermique**

Les trois lacs ont des régimes thermiques différents. Le lac Crooked est polymictique avec une homothermie sur toute la colonne d'eau sauf pour quelques semaines au cours de l'été (Fig. 3.1A). Le lac Jenkins est dimictique avec deux périodes de brassage au printemps et à l'automne et une longue période de stratification thermique en été (Fig. 3.1B). Au lac Baptiste, le brassage printanier a été incomplet à chaque année et la stratification thermique s'est maintenue durant presque toute la période d'échantillonnage (Fig. 3.1C). Le lac Baptiste serait donc partiellement méromictique.

La température des eaux de surface a varié de 10°C à 22°C au cours de l'été. Les températures maximales de plus de 22°C ont été notées à la fin de l'été 1991 dans les trois lacs et en août 1993 au lac Jenkins (Figs. 3.1A, B et C). La température des eaux profondes a varié entre 4°C et 10°C aux lacs Jenkins et Baptiste. Au lac Crooked, elle a atteint 16°C à 18°C au cours de l'été.

#### **3.1.2. Oxygène**

Au lac Crooked, les profils verticaux d'oxygène (Fig. 3.1A) indiquent une bonne oxygénation de la colonne d'eau au dessus de 7 m pendant toute la période d'échantillonnage. Durant les périodes de stratification, les pics d'oxygène en surface se situaient entre 12 mg/l (1991) et 14-16 mg/l (1992-93) et correspondaient à une

Fig.3.1. Diagrammes spatio-temporels de variation de la température ( $^{\circ}\text{C}$ ) de l'eau, de l'oxygène ( $\text{mg/l}$ ) et du phosphore total ( $\mu\text{g/l}$ ) de 1991 à 1993 dans les lacs Crooked (A), Jenkins (B) et Baptiste (C).

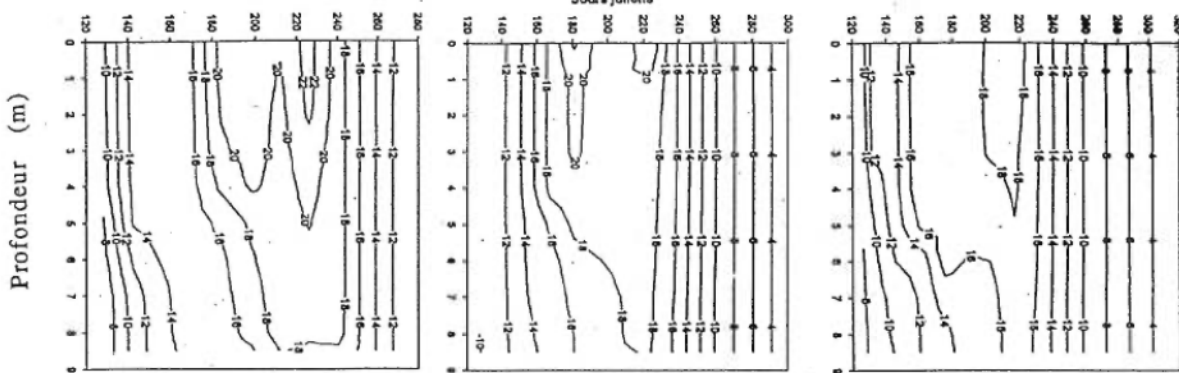
Crooked (A)

1991

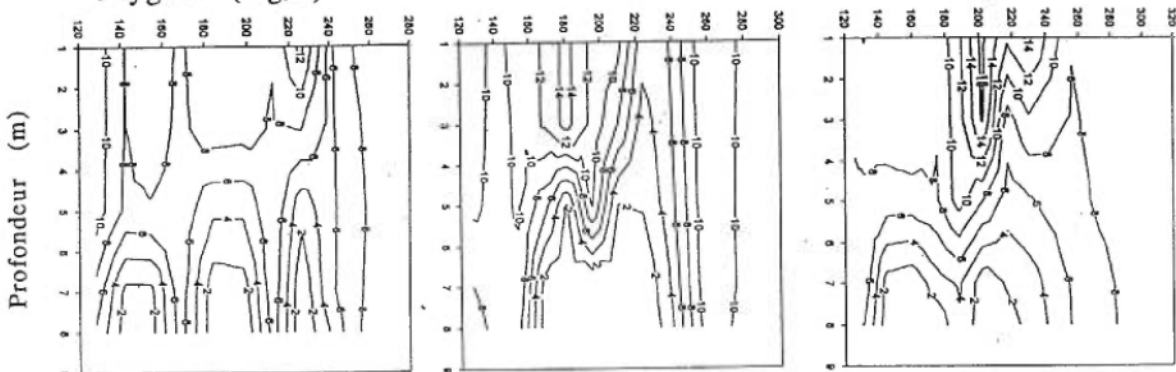
1992

1993

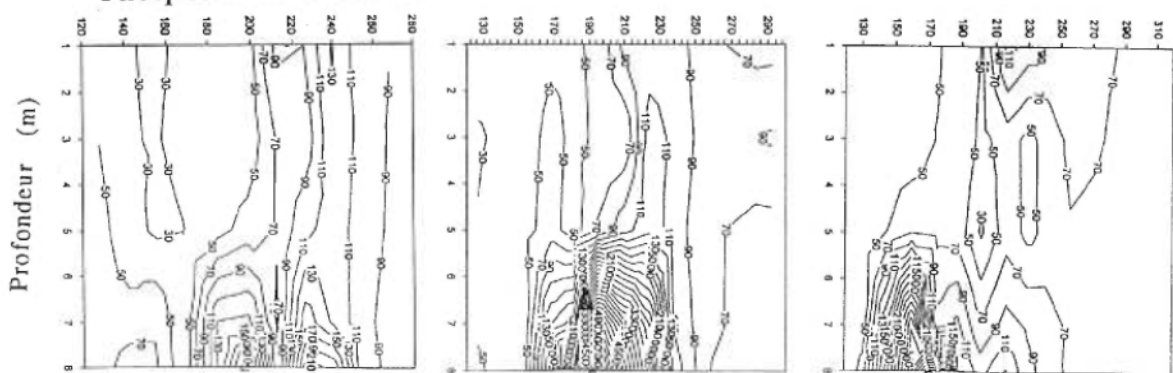
Température (°C)



Oxygène (mg/L)



Phosphore total (µg/L)

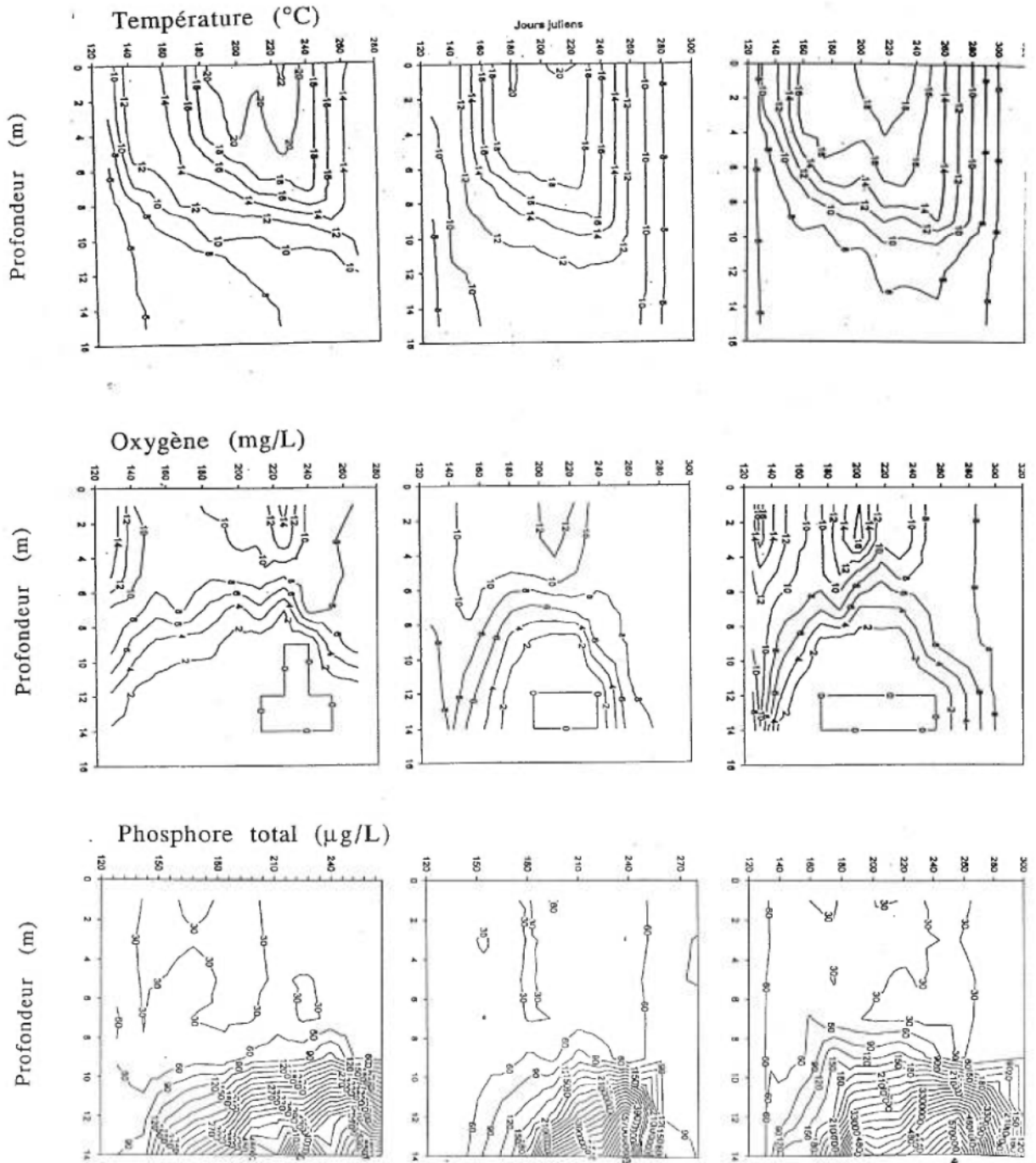


Jenkins (B)

1991

1992

1993

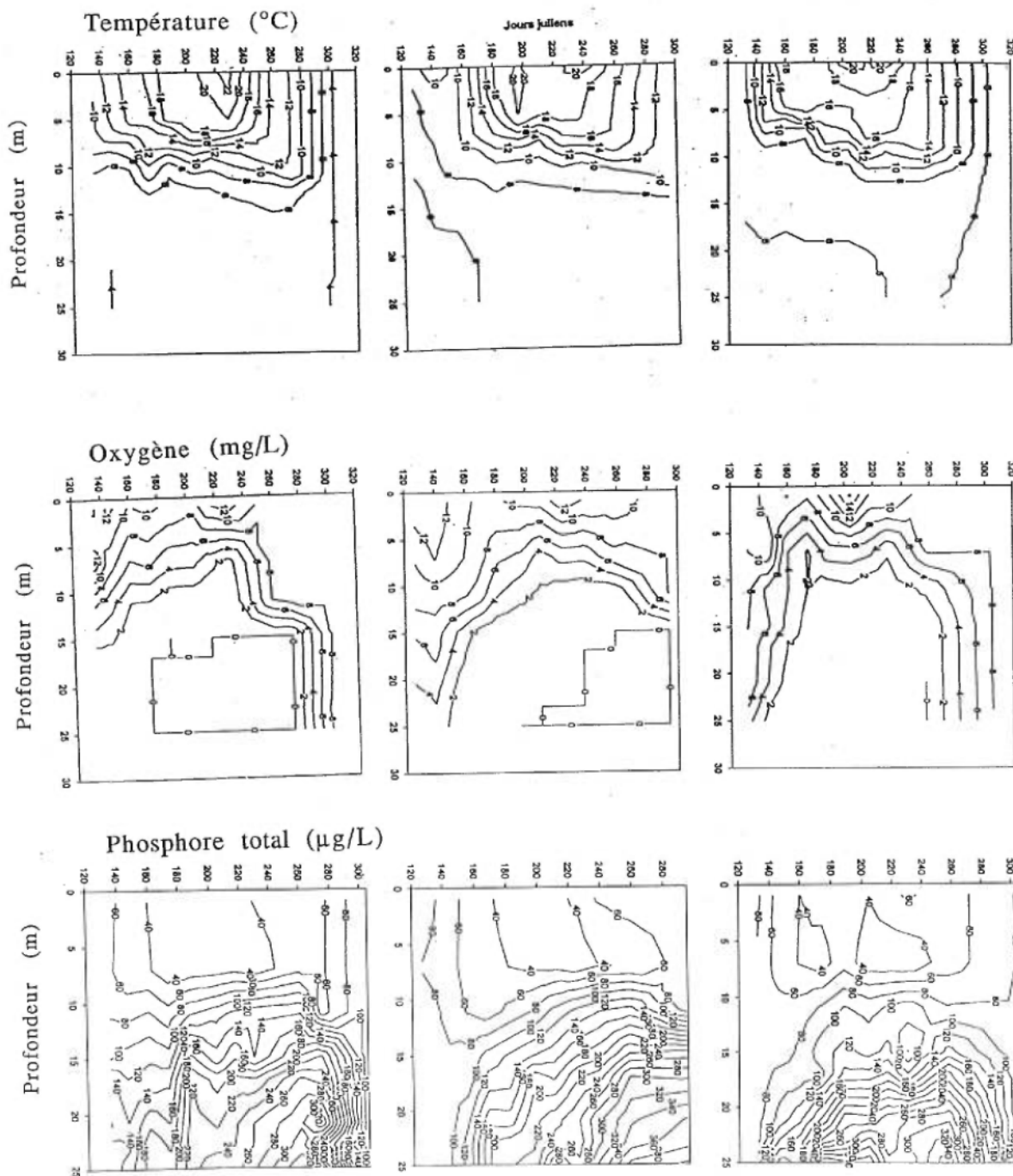


Baptiste (C)

1991 :

1992

1993



sursaturation en oxygène. Les minimums d'oxygène notés en profondeur (7-9 m) pendant les trois années étaient de 2 mg/l et coïncidaient généralement avec les périodes de stratification thermique estivale. Les eaux du lac étaient totalement réoxygénées au cours du brassage automnal. Par contre, la réoxygénation n'était pas toujours complète au printemps, en particulier en 1993.

Aux lacs Jenkins et Baptiste (Fig. 3.1B et C), les profils verticaux d'oxygène indiquent une anoxie totale des eaux profondes pendant la plupart de l'été, et même probablement durant la majorité de l'année au lac Baptiste en 1991 et 1992. Les concentrations maximales d'oxygène notées en surface durant l'été ont varié de 12 à 16 mg/l, tandis que les eaux profondes en dessous de 10 m étaient complètement anoxiques.

### **3.1.3. Le phosphore total**

Dans ces lacs hypereutrophes, le phosphore total dans les eaux de surface (0-3m) a varié d'un minimum de 30-40  $\mu\text{g/l}$  aux lacs Jenkins et Baptiste à un maximum de 130  $\mu\text{g/l}$  dans le lac Crooked. La baisse en phosphore total en surface durant l'été a été plus marquée dans les lacs stratifiés (Jenkins et Baptiste) que dans le lac polymictique (Crooked) (Figs. 3.1A, B et C). Au fond des lacs, les maximums de phosphore total variaient de 200 à 800  $\mu\text{g/l}$  selon les lacs et coïncidaient avec les périodes de stratification thermique et de forte anoxie.

### **3.2. Variations spatio-temporelles des facteurs physico-chimiques**

#### **3.2.1. Transparence et profondeur de la zone euphotique**

Les variations saisonnières de la transparence de l'eau et de la profondeur de la zone euphotique étaient très fortement corrélées ( $r$  de Spearman = 0.4 - 0.9;  $p < 0.05$ ) dans chacun des lacs et à chaque année (Fig. 3.2). Les maximums de transparence (profondeur du disque de Secchi), correspondant à la phase des eaux claires, ont été notés au début du mois de mai aux lacs Crooked (5.4-6 m) et Jenkins (1991 et 1992: 8-9 m) et à la fin juin au lac Baptiste (3.4-3.8 m). Les minimums (0.35-1.2 m) de transparence ont généralement eu lieu au mois d'août ou septembre. La période des eaux claires a été plus tardive au lac Baptiste qu'aux deux autres lacs et ceci, à chaque année. En 1993, la période des eaux claires dans le lac Jenkins n'a pas été observée car elle a dû se produire très tôt dans la saison avant le début de la campagne d'échantillonnage.

En moyenne pour les trois années combinées, le lac Jenkins est le lac le plus transparent (Secchi moyen = 3.7 m, Zeup = 7.0 m) tandis que le lac Baptiste est le moins clair (Secchi moyen = 1.9 m, Zeup = 5.0 m). Le lac Crooked a une position intermédiaire (Secchi moyen = 2.9 m, Zeup = 5.2 m). Toutefois, compte tenu des fortes variations saisonnières de la transparence de l'eau (Fig. 3.2), ces différences ne sont pas toujours significatives, sauf en 1992 où les lacs Crooked et Baptiste sont moins clairs que le lac Jenkins (Tableau 3.1A et 3.1B). De plus, en 1993, la transparence de l'eau au lac Jenkins a eu tendance à diminuer comparativement à 1991 et 1992, années où on avait observé la phase des eaux claires en début de saison.



Fig. 3.2. Variations saisonnières de la transparence de l'eau estimée par la profondeur du disque de Secchi (m) et de la profondeur de la zone euphotique (m), dans chacun des lacs et à chaque année.

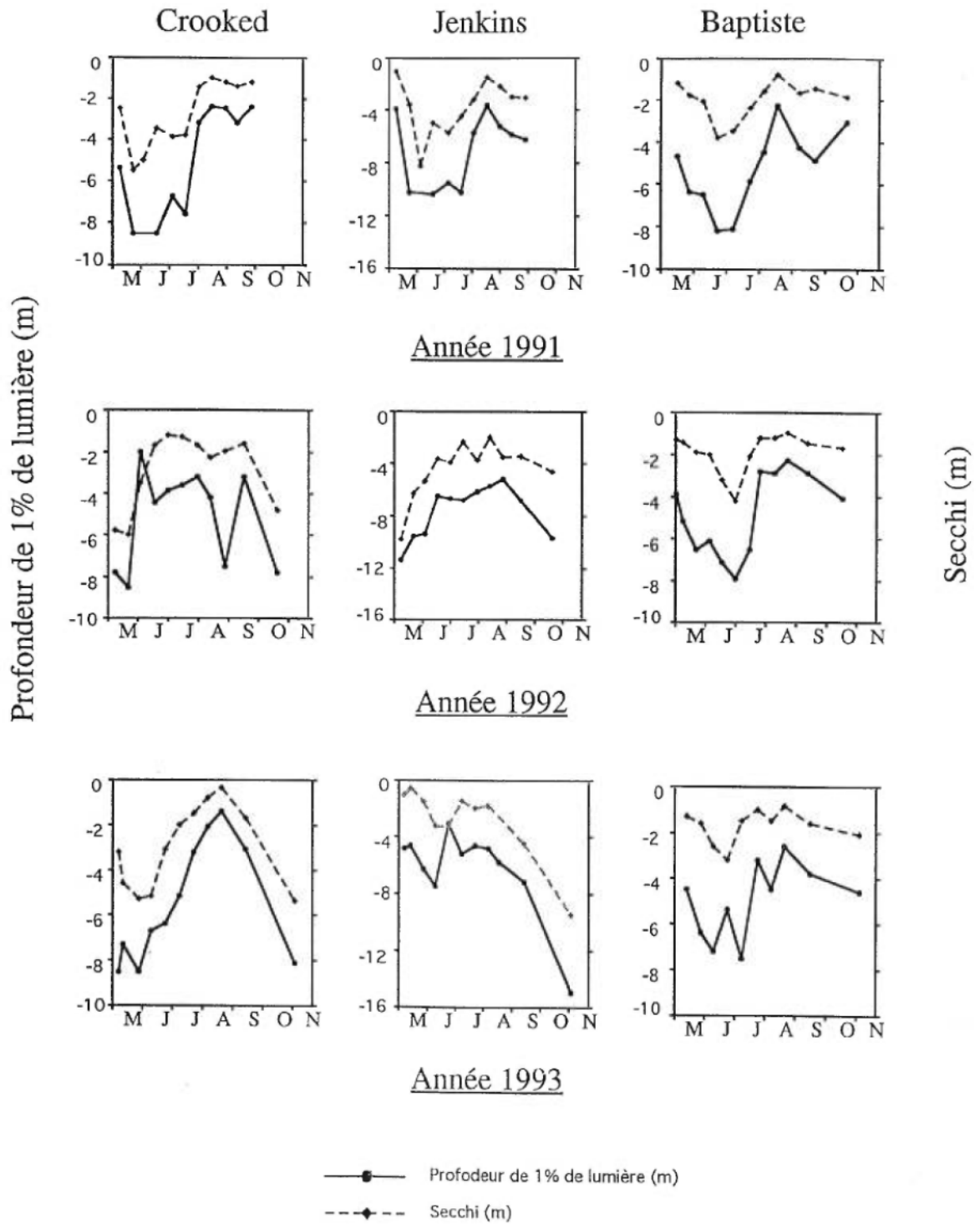


Tableau 3.1A. Valeurs moyennes en surface et écarts types des variables physico-chimiques dans chacun des lacs de 1991 à 1993 (période libre de glace: mai à septembre-novembre).

Variables physico-chimiques	Crooked	Jenkins	Baptiste
Température de l'eau °C (0 m)			
1991	16.9 ± 4.0	16.3 ± 4.2	14.9 ± 5.3
1992	15.2 ± 5.3	15.0 ± 4.8	14.3 ± 5.2
1993	14.6 ± 4.5	14.7 ± 5.8	15.0 ± 4.7
Profondeur zone euphotique (m)			
1991	5.0 ± 2.6	7.1 ± 2.7	5.3 ± 1.9
1992	5.1 ± 2.3	7.6 ± 2.0	4.8 ± 1.9
1993	5.5 ± 2.5	6.3 ± 3.2	5.0 ± 1.6
Profondeur du Secchi (m)			
1991	2.8 ± 1.6	3.7 ± 2.1	2.0 ± 0.9
1992	2.9 ± 1.8	4.4 ± 2.2	1.9 ± 0.9
1993	3.0 ± 1.8	2.9 ± 2.6	1.7 ± 0.7
Phosphore total (PT: µg/L)			
1991	66.5 ± 33.3	34.4 ± 9.3	50.4 ± 21.4
1992	61.7 ± 23.5	47.3 ± 17.2	55.3 ± 21.7
1993	69.9 ± 22.9	49.1 ± 19.7	61.5 ± 15.7
Phosphore total dissous (PDT: µg/L)			
1991	20.8 ± 11.0	15.4 ± 5.7	17.2 ± 13.4
1992	23.1 ± 15.2	22.4 ± 10.9	19.9 ± 14.5
1993	28.8 ± 12.6	15.8 ± 9.2	18.6 ± 6.6
Nitrates-nitrites (NO <sub>3</sub> -NO <sub>2</sub> : µg/L)			
1991	11.1 ± 14.2	9.7 ± 12.2	3.5 ± 5.0
1992	9.2 ± 10.7	52.9 ± 65.4	4.2 ± 6.1
1993	228.5 ± 123.8	7.2 ± 6.6	24.4 ± 35.8
Ammoniaque (NH <sub>4</sub> : µg/L)			
1991	44.8 ± 44.3	39.2 ± 45.6	9.2 ± 4.8
1992	247.0 ± 313.9	84.5 ± 84.4	41.1 ± 59.4
1993	201.0 ± 209.1	14.8 ± 7.3	37.9 ± 16.5
Silice (Si: µg/L)			
1991	3.1 ± 0.9	1.7 ± 0.5	0.3 ± 0.2
1992	0.6 ± 0.4	2.7 ± 0.4	0.3 ± 0.2
1993	1.7 ± 0.8	1.2 ± 2.0	0.2 ± 0.2
pH			
1991	8.1 ± 0.3	8.4 ± 0.3	8.4 ± 0.3
1992	8.3 ± 0.4	8.3 ± 0.4	8.4 ± 0.2
1993	8.2 ± 0.6	8.8 ± 0.4	8.5 ± 0.4
Ratio N/P			
1991	1.5 ± 2.0	1.5 ± 1.7	0.3 ± 0.2
1992	3.5 ± 4.2	3.1 ± 3.1	1.0 ± 2.1
1993	12.6 ± 10.2	0.6 ± 0.2	1.0 ± 0.4

Tableau 3.1B. Variations inter-lacs et inter-annuelles des variables physico-chimiques. Les niveaux de probabilité des tests significatifs (tests Kruskal-Wallis, P = niveau de probabilité) et l'ordre des lacs ou des années tels qu'établis par les comparaisons paires (tests de Mann-Whitney) sont indiqués pour chaque variable physico-chimique présentant des variations inter-lacs ou inter-annuelles significatives. L'année et le lac sont indiqués lorsque les variations significatives n'ont pas été observées dans tous les lacs ou à toutes les années. C = Crooked, J = Jenkins, B = Baptiste.

Variables physico-chimiques	Variations inter-lacs			Variations inter-annuelles		
	Prob.	Ordre	Années	Prob.	Ordre	Lacs
Température de l'eau °C	-	-	-	-	-	-
Profondeur zone euphotique (m)	P=0.02	C=B<J	92	-	-	-
Profondeur du Secchi (m)	P=0.003	C=B<J	92	-	-	-
Phosphore total (PT: µg/L)	P=0.02	C=B>J	91	-	-	-
Phosphore total dissous (PTD: µg/L)	P=0.007	C>J=B	93	-	-	-
Nitrates-nitrites (NO <sub>3</sub> -NO <sub>2</sub> : µg/L)	P=0.006	C>J=B	93	P=0.003	91=92<93	C
Ammoniaque (NH <sub>4</sub> : µg/L)	-	-	-	P=0.02	91<92=93	B
Silice (Si: µg/L)	P<0.001	C>J>B	91,93	P=0.0002	92<93<91	C
	P<0.001	J>C>B	92	P=0.006	93<91<92	J
pH	P=0.04	C<J=B	91	-	-	-
Ratio N/P	P=0.01	C>J=B	93	P=0.02	91=92<93	C
				P=0.01	91<92=93	B

### 3.2.2. Température et pH de l'eau

Les variations saisonnières de la température moyenne et du pH moyen dans les eaux de surface (0-3 m) sont assez bien corrélées ( $r$  de Kendall = 0.4-0.5 pour toutes les années combinées;  $p < 0.05$ ) (Fig. 3.3). Les pics de température les plus élevés ont été notés en août 1991 dans le lac Crooked (23°C) et le lac Baptiste (22°C) et à la fin août 1993 dans le lac Jenkins (25°C). La température moyenne de l'eau pendant la période d'échantillonnage ne variait pas significativement entre les lacs ou les années (Tableaux 3.1A et 3.1B).

Les trois lacs sont alcalins; l'étendue de variation du pH était de 7.6 à 9.0 en 1991, de 7.9 à 9.1 en 1992 et de 7.8 à 9.4 en 1993. Les maximums de pH étaient généralement observés à la fin de l'été. Dans l'ensemble, les variations inter-lacs et inter-annuelles du pH n'étaient pas statistiquement significatives sauf en 1991 où le pH au lac Crooked était légèrement inférieur à ceux des lacs Jenkins et Baptiste (Tableaux 3.1A et 3.1B).

### 3.2.3. Les éléments nutritifs

Les concentrations moyennes de phosphore total (PT) variaient de 34 à 70  $\mu\text{g/L}$  et celles de phosphore dissous total de 15 à 29  $\mu\text{g/L}$  (Tableau 3.1A). Les patrons de variation saisonnière du phosphore total (PT) et du phosphore dissous total (PDT) dans les eaux de surface (0-2.5m) étaient généralement bien corrélés ( $r$  de Spearman: 0.4-0.9;  $p < 0.05$ ) (Fig. 3.4). Dans les lacs Crooked et Baptiste, les patrons saisonniers de variation du PT et PDT ont été assez stables pendant les trois années

Fig. 3.3. Variations saisonnières de la température moyenne (°C) et du pH moyen dans les eaux de surface (0-3m) dans chacun des lacs et à chaque année.

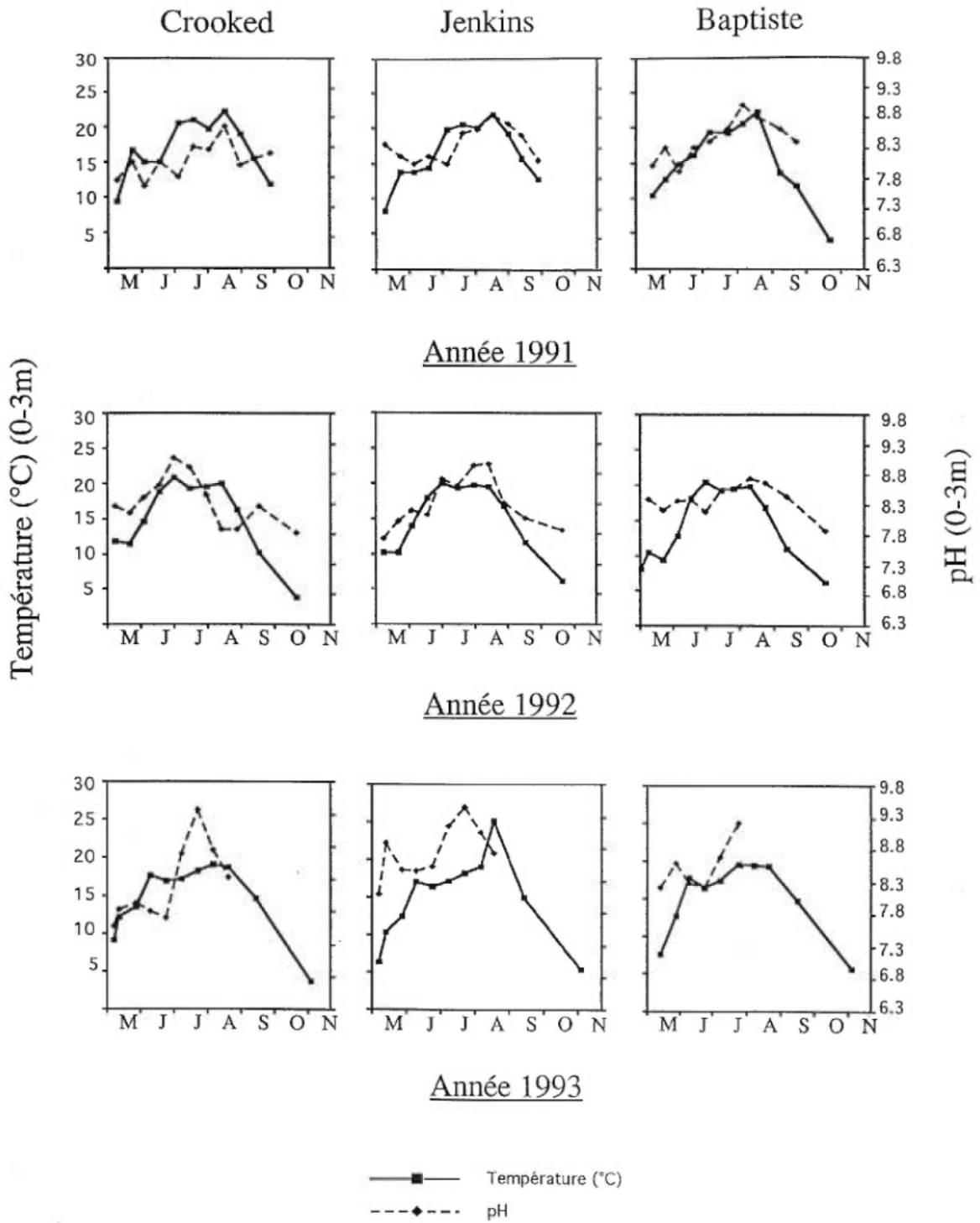
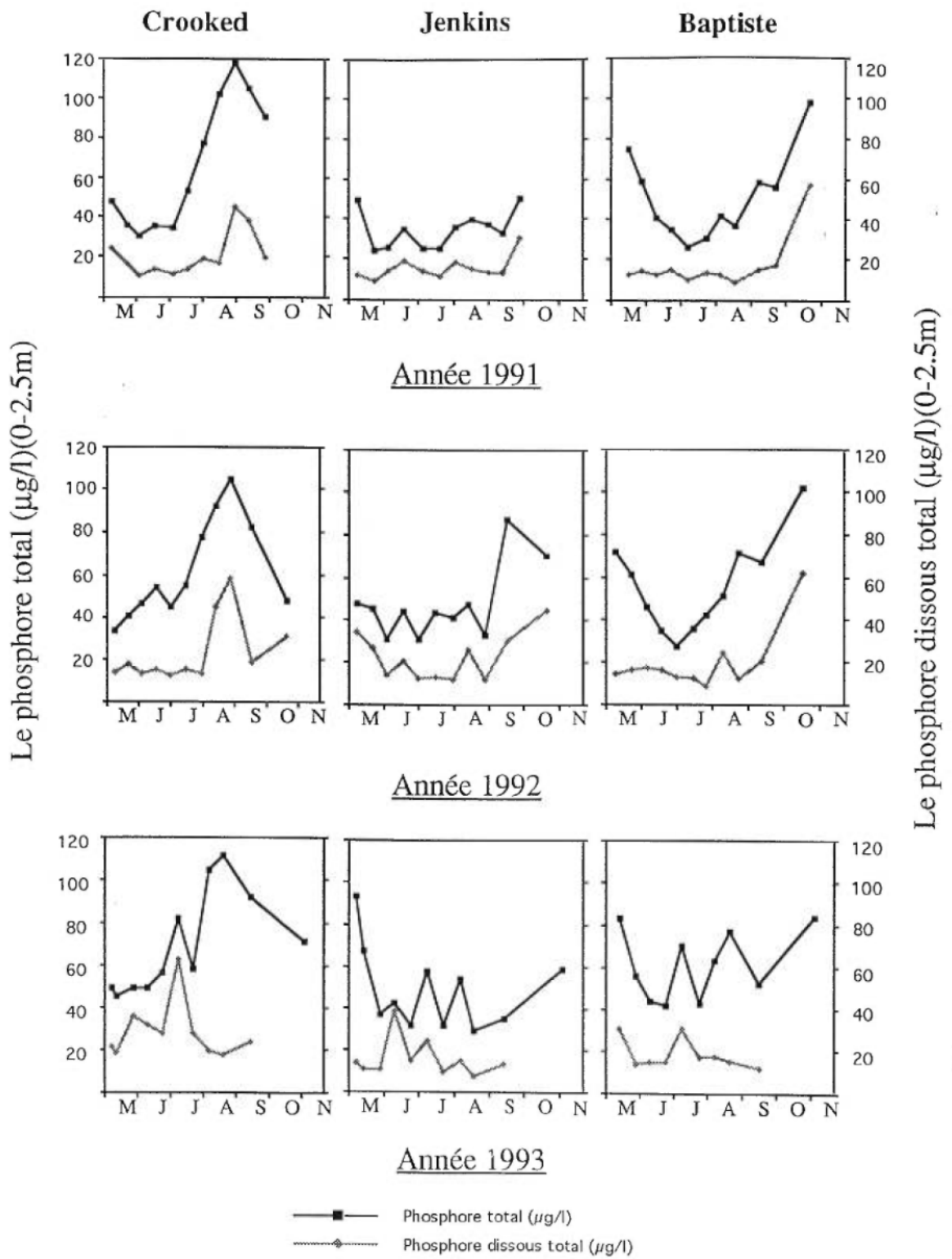


Fig.3.4. Variation saisonnière de la concentration de phosphore total (PT) et de phosphore dissous total (PDT) ( $\mu\text{g/l}$ ) dans les eaux de surface (0-2.5m) dans les trois lacs de 1991 à 1993.



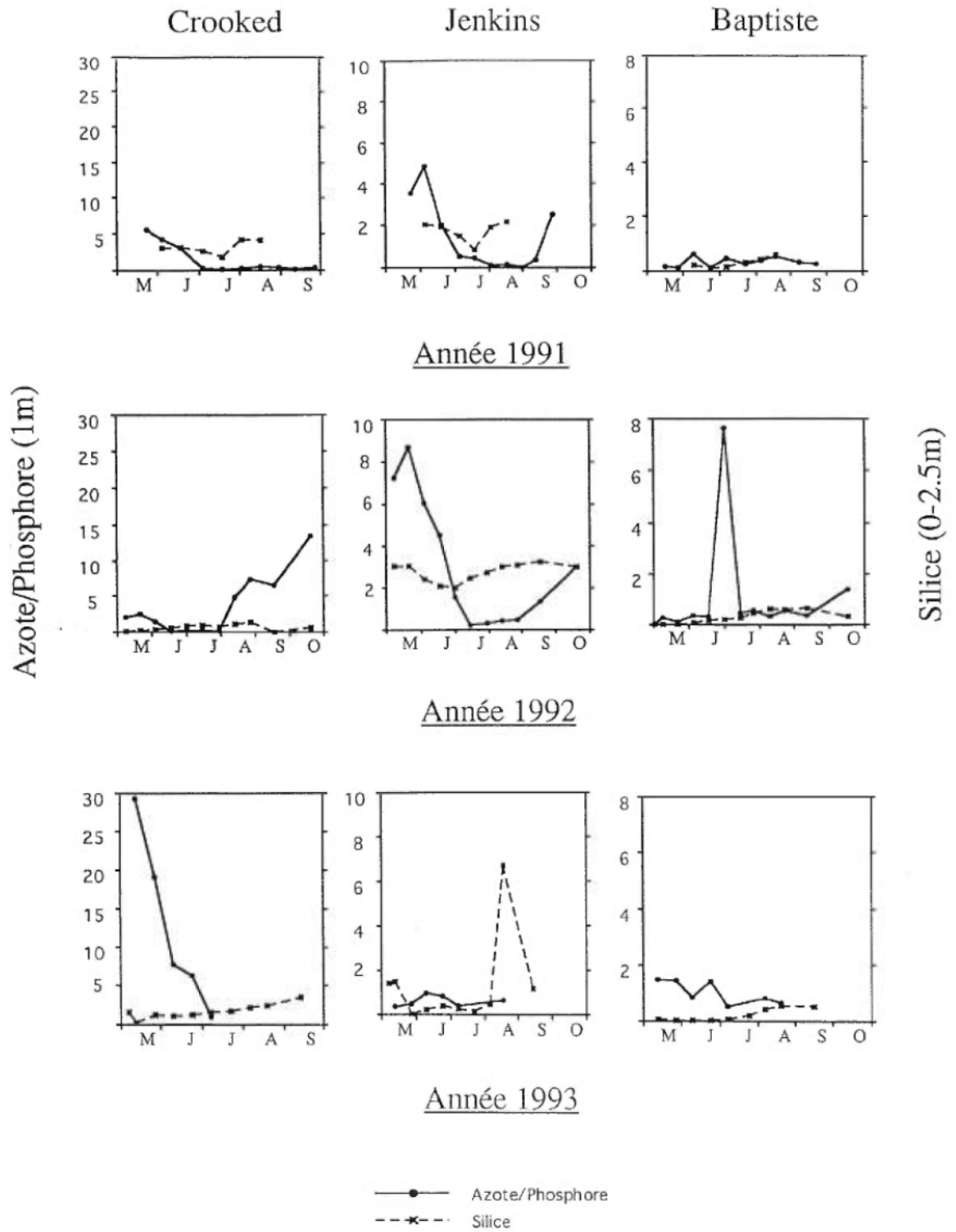


d'études. Les maximums de phosphore total étaient atteints au mois d'août dans le lac Crooked (104-120  $\mu\text{g/L}$ ), et au début et à la fin de l'été dans le lac Baptiste (pour les deux pics de PT: 75 et 98  $\mu\text{g/l}$ , 72 et 102  $\mu\text{g/l}$  et 83 et 84  $\mu\text{g/l}$  de 1991 à 1993 respectivement). Dans le lac Jenkins, le patron saisonnier changeait d'une année à l'autre: le maximum de concentration en phosphore total a été atteint à la mi-mai et à la fin du mois de septembre en 1991 (49 et 50  $\mu\text{g/l}$ ), au mois de septembre en 1992 (87  $\mu\text{g/l}$ ) et à la mi-mai en 1993 (94  $\mu\text{g/l}$ ). En général, le lac Crooked apparaît plus enrichi en phosphore que les deux autres lacs à la fin de l'été, mais compte tenu de la forte variabilité saisonnière, il n'existe de différences significatives entre les lacs qu'en 1991 pour le phosphore total et en 1993 pour le phosphore total dissous, les concentrations au lac Crooked étant effectivement en moyenne plus élevées (Tableaux 3.1A et 3.1B).

Les concentrations d'azote inorganique sont très variables au cours de la saison, d'un lac à l'autre et entre les années (Tableaux 3.1A et 3.1B). En 1993 en particulier, la concentration de nitrates-nitrites au lac Crooked était en moyenne 10 fois plus élevée qu'aux deux autres lacs et qu'en 1991 et 1992 dans le même lac. Les concentrations moyennes d'ammoniaque étaient aussi plus fortes en 1992 et 1993 qu'en 1991 au lac Baptiste. Bien que non significatif, le même patron de variation inter-annuelle a été observé au lac Crooked. Par contre, au lac Jenkins, les concentrations moyennes de nitrates-nitrites et d'ammoniaque avaient tendance à être plus fortes en 1992 qu'en 1991 et 1993.

Le rapport azote/phosphore total (N/P) était généralement inférieur à 10 dans tous les lacs, sauf en octobre 1992 et mai 1993 au lac Crooked (Fig. 3.5). Les patrons

Fig. 3.5. Variation saisonnière de la concentration en silice et du rapport azote/phosphore total (N/P) dans les eaux de surface (0-2.5m), dans les trois lacs de 1991 à 1993.



saisonniers de variation du rapport N/P à 1 m de profondeur indiquaient généralement des valeurs fortes au printemps ou pendant la phase des eaux claires et des valeurs très faibles à la fin de l'été, sauf au lac Crooked en octobre 1992. Le rapport N/P présentait des variations inter-lacs et inter-annuelles (Tableau 3.1A et 3.1B). En 1993, le rapport N/P dans le lac Crooked était plus élevé qu'aux lacs Jenkins et Baptiste. D'une année à l'autre, le rapport N/P était plus faible en moyenne en 1991 et 1992 qu'en 1993 au lac Crooked et moins fort en 1991 qu'en 1992 et 1993 au lac Baptiste.

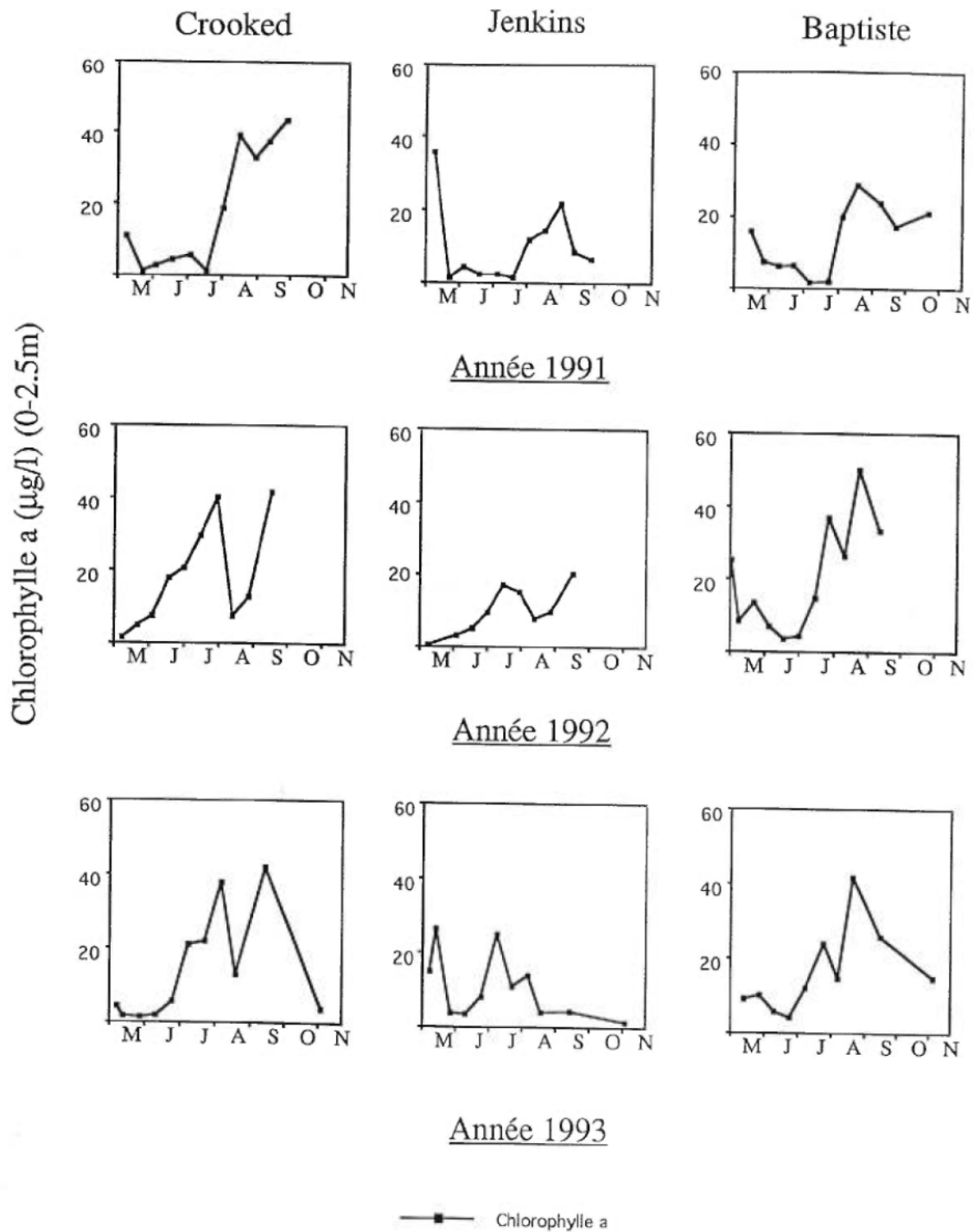
La silice présentait aussi des variations significatives entre les lacs et au cours des années (Tableaux 3.1A et 3.1B). En effet, en 1992, les plus fortes concentrations moyennes de silice ont été notées au lac Jenkins tandis qu'en 1991 et 1993, les plus fortes concentrations ont été observées dans le lac Crooked, le lac Baptiste ayant toujours les plus faibles concentrations. De plus, il y a davantage de silice en 1991 et 1993 qu'en 1992 dans le lac Crooked, et davantage en 1992 qu'en 1991 et 1993 au lac toujours les plus faibles concentrations. En général, les concentrations de silice diminuent durant l'été, en particulier en juillet (Fig. 3.5). Les concentrations augmentent à la fin de l'été avec un pic important en août 1993 au lac Jenkins.

### **3.3. Variations spatio-temporelles de la chlorophylle *a* et de la composition du phytoplancton**

#### **3.3.1. Chlorophylle *a***

Les concentrations de chlorophylle *a* dans les eaux de surface (0-2.5 m) variaient entre 0.5 et 50 µg/L au cours de la saison (Fig. 3.6 et Annexe 2) mais les

Fig. 3.6. Variation saisonnière de la concentration en chlorophylle a ( $\mu\text{g/l}$ ) dans les eaux de surface (0-2.5m), dans les trois lacs de 1991 à 1993.



valeurs moyennes en chlorophylle *a* se situaient entre 10 et 20  $\mu\text{g/L}$  et ne différaient pas significativement entre les années et entre les lacs (Tableaux 3.2A et 3.2B). Les patrons de variation saisonnière de la chlorophylle *a* changeaient légèrement d'un lac à l'autre ou d'une année à l'autre (Fig. 3.6). Toutefois, les minimums (1-6  $\mu\text{g/L}$ ) se produisaient soit en mai et au début juin (Crooked, Jenkins) ou à la fin juin et au début juillet (Baptiste) durant la phase des eaux claires et les maximums à la fin juillet et en août (20 à 50  $\mu\text{g/L}$ ), ces derniers étant parfois entrecoupés par des chutes temporaires (par exemple, en août 1992 et 1993 au lac Crooked: 7 et 13  $\mu\text{g/L}$ ).

### 3.3.2. Composition du phytoplancton

Les Cyanobactéries et les Diatomées étaient les deux groupes dominants du phytoplancton dans les trois lacs, tandis que les Chlorophytes étaient les moins abondants (Fig. 3.7, Tableau 3.2A, Annexe 3). Le groupe des Chrysophytes/Cryptophytes, Dinophytes/Euglénophytes avait une position intermédiaire.

Dans l'ensemble, les biomasses moyennes du phytoplancton total et des Cyanobactéries étaient similaires entre les lacs et au cours des années (Tableaux 3.2A et 3.2B). Des changements significatifs ont été observés entre les lacs ou les années seulement pour les Chlorophytes, l'ensemble des Chrysophytes, Cryptophytes, Dinophytes et Euglénophytes, et les Diatomées (Tableau 3.2A). En 1993, les Chlorophytes étaient plus abondants aux lacs Crooked et Baptiste qu'au lac Jenkins, tandis que le groupe des Chrysophytes/Cryptophytes/Dinophytes /Euglénophytes était



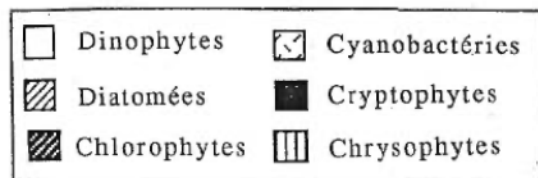
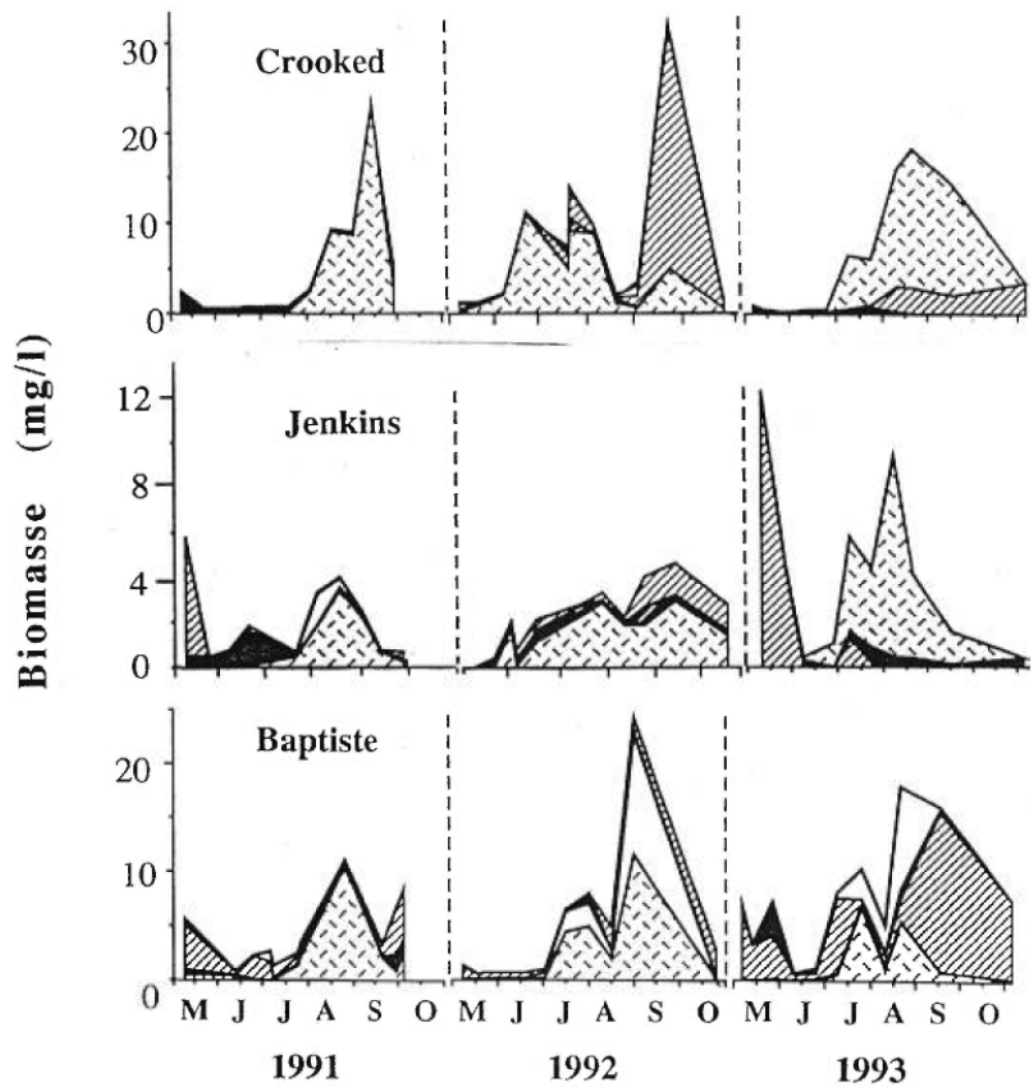
Tableau 3.2A. Valeurs moyennes et écarts types des variables phytoplanctoniques (Chlorophylle  $a$ , biomasse du phytoplancton total et des groupes taxonomiques) dans chacun des lacs de 1991 à 1993 (période libre de glace: mai à septembre-novembre).

Variables phytoplanctoniques	Crooked	Jenkins	Baptiste
Chlorophylle $a$ (Chlor. $a$ : $\mu\text{g/L}$ )			
1991	17.9 $\pm$ 16.9	10.1 $\pm$ 10.6	13.7 $\pm$ 9.3
1992	18.4 $\pm$ 14.5	9.8 $\pm$ 6.6	20.3 $\pm$ 15.3
1993	14.0 $\pm$ 14.1	10.6 $\pm$ 8.6	16.2 $\pm$ 10.8
Cyanobactéries (mg/L)			
1991	4639 $\pm$ 7257	945 $\pm$ 1145	1841 $\pm$ 3125
1992	4158 $\pm$ 3955	1480 $\pm$ 1070	2475 $\pm$ 4171
1993	3653 $\pm$ 4988	2297 $\pm$ 2844	1400 $\pm$ 2416
Chlorophytes (mg/L)			
1991	48 $\pm$ 63	19 $\pm$ 41	31 $\pm$ 26
1992	186 $\pm$ 375	31 $\pm$ 54	32 $\pm$ 50
1993	87 $\pm$ 211	18 $\pm$ 58	57 $\pm$ 75
Chrysophytes/Cryptophytes (mg/L)			
Dinophytes/Euglénophytes			
1991	435 $\pm$ 553	537 $\pm$ 473	855 $\pm$ 571
1992	390 $\pm$ 445	268 $\pm$ 256	1920 $\pm$ 3872
1993	141 $\pm$ 199	247 $\pm$ 207	1942 $\pm$ 3116
Diatomées (mg/L)			
1991	318 $\pm$ 701	564 $\pm$ 1461	1838 $\pm$ 1792
1992	2866 $\pm$ 7252	521 $\pm$ 506	1035 $\pm$ 910
1993	1124 $\pm$ 1383	1815 $\pm$ 3899	4417 $\pm$ 4331
Phytoplancton total (mg/L)			
1991	5441 $\pm$ 6988	2066 $\pm$ 1621	4566 $\pm$ 3314
1992	7601 $\pm$ 8537	2300 $\pm$ 1465	5462 $\pm$ 8028
1993	5005 $\pm$ 5657	4378 $\pm$ 3926	7817 $\pm$ 5573

Tableau 3.2B. Variations inter-lacs et inter-annuelles des variables phytoplanctoniques. Les niveaux de probabilité des tests significatifs (tests Kruskal-Wallis, P = niveau de probabilité) et l'ordre des lacs ou des années tels qu'établis par les comparaisons paires (tests de Mann-Whitney) sont indiqués pour chaque variable présentant des variations inter-lacs ou inter-annuelles significatives. L'année et le lac sont indiqués lorsque les variations significatives n'ont pas été observées dans tous les lacs ou à toutes les années. C = Crooked, J = Jenkins, B = Baptiste.

Variables phytoplanctoniques	Variations inter-lacs			Variations inter-annuelles		
	Prob.	Ordre	Années	Prob.	Ordre	Lacs
Chlorophylle <i>a</i> (Chlor. <i>a</i> : µg/L)	-	-	-	-	-	-
Cyanobactéries (mg/L)	-	-	-	-	-	-
Chlorophytes (mg/L)	P=0.01	C=B>J	93	P=0.02	91=92>93	J
Chrysophytes/Cryptophytes (mg/L) Dinophytes/ Euglénophytes	P=0.02	C=J<B	93	P=0.04	91=92>93	C
Diatomées (mg/L)	P=0.009	C=J<B	91,93	P=0.02 P=0.04	91<92=93 91=92<93	C B
Phytoplancton total (mg/L)	-	-	-	-	-	-

Fig. 3.7. Variation saisonnière de la biomasse des groupes de phytoplancton dans les trois lacs de 1991 à 1993. (Tiré de Zhang et Prepas, 1996).



beaucoup moins abondant aux lacs Crooked et Jenkins qu'au lac Baptiste. Les Diatomées étaient aussi moins abondantes aux lacs Crooked et Jenkins qu'au lac Baptiste en 1991 et 1993. Le patron de variation inter-annuelle était variable selon les lacs et les groupes phytoplanctoniques. Les Diatomées étaient moins abondantes en 1991 qu'en 1992 et 1993 au lac Crooked, et moins abondantes en 1991 et 1992 qu'en 1993 au lac Baptiste. Les deux autres groupes (Chlorophytes, Chrysophytes et autres) étaient mieux représentés en 1991 et 1992 qu'en 1993 au lac Jenkins et Crooked, respectivement (Tableau 3.2B).

Un patron de succession saisonnière du phytoplancton était apparent dans tous les lacs (Fig. 3.7). Le pic printanier de biomasse (> 5% de la biomasse totale) était souvent dominé par les Diatomés et/ou les Cryptophytes associés à quelques espèces de Chrysophytes ou de Chlorophytes occasionnellement importantes. Après la période des eaux claires, la biomasse des Cyanobactéries augmentait graduellement au cours de l'été. Ils dominaient généralement la communauté phytoplanctonique en août. Les Dinophytes étaient aussi dominants à la fin de l'été au lac Baptiste en 1992 et 1993. Un second pic de Diatomés a été observé en automne au lac Crooked en 1992 et au lac Baptiste en 1993.

Les patrons de succession saisonnière de certains groupes phytoplanctoniques variaient au cours des années. Ainsi, le pic printanier de Diatomés n'a pas été observé au lac Crooked de 1991 à 1993 et au lac Jenkins en 1992. Par ailleurs les Diatomés étaient parfois dominants pendant l'été (Crooked en 1992-1993 et Baptiste en 1993). Finalement, dans les lacs Crooked et Jenkins, les Cyanobactéries étaient dominants dès le mois de mai pendant l'année 1992.

Dix espèces de Cyanobactéries ont été trouvées dans les lacs étudiés (Tableau 3.3). Parmi elles, 7 espèces étaient dominantes: *Anabaena flos-aquae*, *Anabaena circinalis*, *Anabaena spiroides*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Gomphosphaeria naegeliana*, *Lyngbia birgei*, et *Microcystis aeruginosa*. La dominance et la dynamique des Cyanobactéries étaient différentes d'un lac à un autre et entre les espèces. *Anabaena flos-aquae* et *Anabaena circinalis* ont été trouvées à la fin juin et au début juillet alors que *Anabaena spiroides* était présente et dominante en été. *Aphanizomenon flos-aquae* dominait le phytoplancton à partir de la fin du mois de juillet jusqu'en octobre. *Gomphosphaeria naegeliana* devenait occasionnellement dominante en août et septembre (Jenkins et Crooked) mais n'était pas présente dans le lac Baptiste. *Lyngbia birgei* a été dominante dans tous les lacs étudiés sauf dans le lac Baptiste. *Microcystis aeruginosa* apparaissait fréquemment dans le lac Baptiste par rapport aux autres lacs mais elle était moins importante que les autres espèces de Cyanobactéries.

Parmi les Diatomés, plus de 11 taxons de phytoplancton ont été trouvés dans les lacs étudiés dont 7 espèces dominantes (Tableau 3.3): *Asterionella formosa*, *Cyclotella sp.*, *Fragilaria crotonensis*, *Fragilaria capucina*, *Melosira sp.*, *Stephanodiscus sp.*, et *Synedra cyclopum*. *Fragilaria crotonensis* atteignait sa biomasse maximale au printemps ou en été dans les lacs Crooked et Jenkins. *Stephanodiscus sp.* était dominante dans le lac Baptiste au printemps 1993 et dans le lac Crooked en été 1992. *Melosira sp.* a été dominante dans le lac Baptiste en 1993. *Asterionella formosa* a atteint plus que 80% de la biomasse dans le lac Jenkins au printemps 1993. Ce pic a été suivi par un pic plus faible de *Fragilaria capucina* tôt en juillet. *Cyclotella sp.* avait son pic de biomasse au printemps dans le lac Jenkins (1991)

Tableau: 3.3. Les espèces de Cyanobactéries et de Diatomés dominantes (> 5% de biomasse) dans les trois lacs pendant les trois années d'études

Lac	Année	Cyanobactéries	Diatomés
Crooked	1991	<i>Anabaena circinalis</i> , <i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Gomphosphaeria</i> <i>naegeliana</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Lyngbia birgei</i>	<i>Asterionella formosa</i> , <i>Synedra cycloppum</i> , <i>Stephanodiscus sp.</i>
	1992	<i>Anabaena circinalis</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Lyngbia birgei</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>	<i>Melosira sp.</i> , <i>Stephanodiscus sp.</i>
	1993	<i>Anabaena circinalis</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Lyngbia birgei</i>	<i>Melosira sp.</i> , <i>Stephanodiscus sp.</i> , <i>Synedra cycloppum</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i>
Jenkins	1991	<i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Lyngbia birgei</i>	<i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Cyclotella sp.</i> , <i>Synedra cycloppum</i>
	1992	<i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Lyngbia birgei</i> , <i>Gomphosphaeria naegeliana</i>	<i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Stephanodiscus sp.</i> , <i>Synedra cycloppum</i>
	1993	<i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Lyngbia birgei</i>	<i>Asterionella formosa</i> , <i>Fragilaria capucina</i> , <i>Cyclotella sp.</i>
Baptiste	1991	<i>Anabaena circinalis</i> , <i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Anabaena spiroides</i>	<i>Asterionella formosa</i> , <i>Stephanodiscus sp.</i> , <i>Melosira sp.</i> , <i>Cyclotella sp.</i>
	1992	<i>Anabaena circinalis</i> , <i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Anabaena spiroides</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>	<i>Asterionella formosa</i> , <i>Stephanodiscus sp.</i> , <i>Cyclotella sp.</i>
	1993	<i>Anabaena circinalis</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Anabaena spiroides</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>	<i>Melosira sp.</i> , <i>Stephanodiscus sp.</i> , <i>Cyclotella sp.</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i>

et dans le lac Baptiste (1992) et était succédée par *Stephanodiscus* sp. ou par *Synedra cyclopum* (Jenkins 1991).

### **3.4. Variations spatio-temporelles du zooplancton.**

#### **3.4.1. Richesse spécifique et composition du zooplancton**

L'importance relative des groupes et principaux taxons de zooplancton, en termes de densité et de biomasse, est indiqué aux tableaux 3.4A et 3.4B, respectivement.

Dans l'ensemble, la richesse spécifique du zooplancton variait de 17 à 24 taxons (Tableau 3.5). Elle changeait peu entre les lacs, excepté en 1991 où la richesse spécifique était plus faible aux lacs Crooked et Jenkins qu'au lac Baptiste ( $P=0.02$ , voir Tableau 3.6B). De plus, la richesse spécifique du zooplancton au lac Crooked était plus faible en 1991 qu'en 1992 et 1993 ( $P=0.02$ , voir Tableau 3.6B).

Les Rotifères étaient le groupe le plus diversifié dans tous les lacs (8-14 espèces) et le nombre d'espèces de Rotifères était plus élevé aux lacs Crooked et Jenkins en 1992 et 1993 qu'au lac Baptiste (Tableau 3.5). Un total de 15 espèces ou genres de Rotifères a été trouvé dans les trois lacs dont 5 taxons dominants: *Conochilus* sp., *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata* et *Polyarthra* sp. (Tableau 3.4A). Quatre autres genres de Rotifères présentaient occasionnellement des



Tableau: 3.4A. Importance relative (%) en densité des principaux taxons et groupes de zooplancton, dans chacun des lacs et chaque année. Cop: Copépodes.

	Densité (%)		
	1991	1992	1993
<b><u>Crooked</u></b>			
Rotifères	91.03	82.32	82.51
<i>Kellicottia longispina</i>	0.03	30.79	0.10
<i>Keratella cochlearis</i>	1.27	14.37	16.82
<i>Keratella quadrata</i>	4.16	16.55	23.15
<i>Conochilus sp.</i>	80.20	15.09	32.78
<i>Synchaeta sp.</i>	3.49	0.0	0.05
Cladocères	4.33	9.55	5.94
Cop.Cyclopoïdes	0.61	2.47	1.49
Nauplius	1.39	3.96	7.56
Cop.Calanoïdes	2.65	1.70	2.45
Invertébrés prédateurs*			
<i>Chaoborus flavicans</i>	256.68	160.69	30.27
<i>Leptodora kindtii</i>	0	0	0
<b><u>Jenkins</u></b>			
Rotifères	69.34	81.75	97.38
<i>Keratella cochlearis</i>	4.07	49.08	52.62
<i>Keratella quadrata</i>	1.92	14.26	9.82
<i>Polyarthra sp.</i>	16.73	1.89	27.25
<i>Conochilus sp.</i>	36.01	5.28	0.99
<i>Asplanchna priodonta</i>	3.56	0.44	0.05
<i>Pompholyx sp.</i>	1.58	3.67	3.07
<i>Euchlanis dilatata</i>	0.0	4.32	0.31
Cladocères	17.26	5.66	0.69
Cop.Cyclopoïdes	4.99	2.78	0.59
Nauplius	6.19	7.56	1.24
Cop.Calanoïdes	2.23	2.26	0.1
Invertébrés prédateurs*			
<i>Chaoborus flavicans</i>	187.33	96.67	32.4
<i>Leptodora kindtii</i>	0.0008	0.0004	0.0007
<b><u>Baptiste</u></b>			
Rotifères	71.6	47.74	58.53
<i>Kellicottia longispina</i>	9.75	6	22.6
<i>Keratella cochlearis</i>	0.78	23.38	18.36
<i>Keratella quadrata</i>	5.72	1.19	8.19
<i>Polyarthra sp.</i>	3.55	1.17	3.05
<i>Conochilus sp.</i>	45.87	14.35	1.5
<i>Asplanchna priodonta</i>	2.56	0.87	0.10
Cladocères	3.18	24.6	8.27
Cop.Cyclopoïdes	5.16	20.82	20.18
Nauplius	19.37	5.43	12.62
Cop.Calanoïdes	0.69	1.4	0.4
Invertébrés prédateurs*			
<i>Chaoborus flavicans</i>	2.18	1.37	2.5
<i>Leptodora kindtii</i>	11.42	22.36	5.79

\* : Densité (ind/m<sup>3</sup>)

Tableau 3.4B. Importance relative (%) en biomasse des principaux taxons et groupes de zooplancton, dans chacun des lacs et à chaque année. Cop: Copépodes. M: mâle. D: Daphnia.

	Biomasse (%)		
	1991	1992	1993
<b>Crooked</b>			
<b>Rotifères</b>	2.12	1	5.86
<i>Polyarthra</i> sp.	1.36	0.01	3.89
<b>Cladocères</b>	71.66	94.58	83.11
<i>D. pulicaria</i>	71.61	94.58	82.8
- <i>D. pulicaria</i> M	0.0	8.89	0.0
- <i>D. pulicaria</i> éphipiale	0.0	18.81	0.0
<i>Ceriodaphnia</i> sp.	0.0	0.0	0.19
<i>Diaphanosoma leuchtenbergianum</i>	0.0	0.0	0.04
<b>Cop. Cyclopoïdes</b>	0.87	0.51	1.95
<i>Mesocyclops edax</i>	0.45	0.03	1.37
<i>Tropocyclops prasinus mexicanus</i>	0.18	0.13	0.18
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	0.0	0.05	0.0
<i>Copépodites</i> (C1-C5)	0.21	0.28	0.36
<b>Nauplii</b>	0.14	0.07	0.85
<b>Cop. Calanoïdes</b>	25.22	3.84	8.25
<i>Skistodiaptomus oregonensis</i>	12.54	1.04	5.03
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i>	7.88	0.81	0.42
<i>Copépodites</i> (C1-C5)	4.78	0.9	2.4
<b>Jenkins</b>			
<b>Rotifères</b>	0.93	1.7	27.89
<i>Keratella cochlearis</i>	0.01	0.28	5.7
<i>Keratella quadrata</i>	0.02	0.53	4.58
<i>Polyarthra</i> sp.	0.13	0.11	15.03
<b>Cladocères</b>	94.39	86.87	58.86
<i>D. pulicaria</i>	90.43	85.24	38.27
<i>Ceriodaphnia</i> sp.	3.81	1.63	20.58
<b>Copépodes Cyclopoïdes</b>	1.01	2	4.97
<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	0.39	0.1	1.94
<i>Copépodites</i> (C1-C5)	0.63	1.67	2.74
<b>Nauplii</b>	0.14	0.52	0.96
<b>Cop. Calanoïdes</b>	3.53	8.91	7.31
<i>Skistodiaptomus oregonensis</i>	0.0	2.6	2.09
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i>	2.43	3.63	4.46
<i>Copépodites</i> (C1-C5)	1.1	2.69	0.77
<b>Baptiste</b>			
<b>Rotifères</b>	11.68	1.43	3.85
<i>Conochilus</i> sp.	2.43	0.29	0.07
<i>Asplanchna priodonta</i>	7.45	0.77	0.49
<b>Cladocères</b>	47.56	62.23	37.18
<i>D. galeata-mendotae</i>	32.32	37.04	15.87
<i>Bosmina longirostris</i>	0.77	18.6	9.78
<i>Chydorus</i> sp.	0.44	1.01	2.9
<i>Diaphanosoma leuchtenbergianum</i>	6.45	2.2	6.3
<b>Cop. Cyclopoïdes</b>	18.88	24.45	46.49
<i>Mesocyclops edax</i>	3.67	3.81	2.42
<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	2.93	2.12	4.16
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	3.28	0.49	0.04
<i>Copépodites</i> (C1-C5)	9	17.96	39.87
<b>Nauplii</b>	5.23	0.57	4.58
<b>Cop. Calanoïdes</b>	16.64	11.08	7.88
<i>Skistodiaptomus oregonensis</i>	14.32	8.9	5.87
<i>Copépodites</i> (C1-C5)	2.33	2.18	2.01

Tableau 3. 5. Richesse spécifique du zooplancton, des groupes taxonomiques et des prédateurs invertébrés dans les trois lacs en 1991, 1992 et 1993.

	Crooked			Jenkins			Baptiste		
	1991	1992	1993	1991	1992	1993	1991	1992	1993
Rotifères	8	11	14	9	12	14	9	11	9
Cladocères	3	2	4	3	2	2	6	6	6
Cyclopoïdes	4	5	3	2	3	2	3	4	3
Calanoïdes	2	3	2	1	2	2	1	1	1
Invertébrés	1	1	1	2	2	2	2	2	2
<b>Total</b>	<b>18</b>	<b>22</b>	<b>24</b>	<b>17</b>	<b>21</b>	<b>22</b>	<b>21</b>	<b>24</b>	<b>21</b>

abondances moyennes dont: *Synchaeta sp.*, *Asplanchna priodonta*, *Pompholyx sp.* et *Euchlanis dilatata*.

Le nombre d'espèces de Cladocères variait de 2 à 6, et la plus grande richesse en espèces de Cladocères a été notée au lac Baptiste (Tableau 3.5). Les Daphnies étaient principalement représentées par *Daphnia pulicaria* dans les lacs Crooked et Jenkins et par *Daphnia galeata mendotae* dans le lac Baptiste (Tableau 3.4B). Au lac Crooked, des mâles de *Daphnia pulicaria* et des femelles éphippiales ont été observés en 1992. Les petits Cladocères étaient représentés par: *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia sp.*, *Chydorus sp.* et *Diaphanosoma leuchtenbergianum*.

Le nombre d'espèces de Copépodes Cyclopoïdes variait de 2 à 5 et celui des Calanoïdes de 1 à 3 (Tableau 3.5). Quatre espèces de Cyclopoïdes étaient dominantes: *Mesocyclops edax*, *Diacyclops bicuspidatus thomasi*, *Tropocyclops prasinus mexicanus* et *Acanthocyclops vernalis* (Tableau 3.4B). Trois espèces de Cyclopoïdes, dont certaines d'origine littorale, étaient très faiblement représentées: *Eucyclops speratus*, *Macrocyclops fuscus* et *Mesocyclops sp.* Le nombre minimal d'espèces de Copépodes Calanoïdes a été noté au lac Baptiste (Tableau 3.5). Trois espèces de Calanoïdes ont été retrouvées dans les trois lacs: *Skistodiaptomus oregonensis*, *Acanthodiaptomus denticornis* et *Diaptomus leptopus*. Les trois genres ont été trouvés dans le lac Crooked avec une dominance des deux premiers; *Acanthodiaptomus denticornis* était dominant au lac Jenkins et un seul Calanoïde (*Skistodiaptomus oregonensis*) était présent au lac Baptiste (Tableau 3.4B).

Parmi les prédateurs invertébrés (Tableau 3.5), les Chaoboridés étaient représentés par *Chaoborus flavicans*, présent dans les trois lacs mais très abondant aux lacs Crooked et Jenkins et le Cladocère prédateur *Leptodora kindtii*, présent en grand nombre seulement dans le lac Baptiste (Tableau 3.4A).

Les patrons saisonniers de variation de la richesse spécifique indiquent en général une augmentation du nombre d'espèces durant l'été, en juillet et/ou août, avec parfois aussi des hausses en mai dans certains lacs et certaines années (Fig. 3.8). L'augmentation de la diversité du peuplement zooplanctonique est généralement attribuable à une augmentation du nombre d'espèces de Rotifères (en mai ou durant l'été) mais aussi en partie à l'accroissement du nombre d'espèces de Cyclopoïdes (Crooked et Baptiste) ou de Cladocères (Baptiste).

#### **3.4.2. Abondance du zooplancton et des groupes taxonomiques**

La densité du zooplancton total a varié en moyenne d'un minimum 37 ind./L au lac Crooked en 1993 à un maximum de 212 ind./L au lac Baptiste en 1991 (Fig. 3.9, Tableau 3.6A, Annexe 4A). Toutefois, compte tenu de la forte variabilité saisonnière, les différences inter-lacs ou inter-annuelles de la densité moyenne du zooplancton total ne sont pas statistiquement significatives, sauf en 1993, où la densité du zooplancton total est plus élevée au lac Jenkins qu'aux deux autres lacs (Tableau 3.6B).

Dans l'ensemble, les Rotifères étaient dominants en terme de densité (48 à 97%), mais plus particulièrement dans les lacs Crooked et Jenkins. Les Cladocères

Fig. 3.8. Variation saisonnière de la richesse spécifique du zooplancton dans chaque lac et à chaque année.

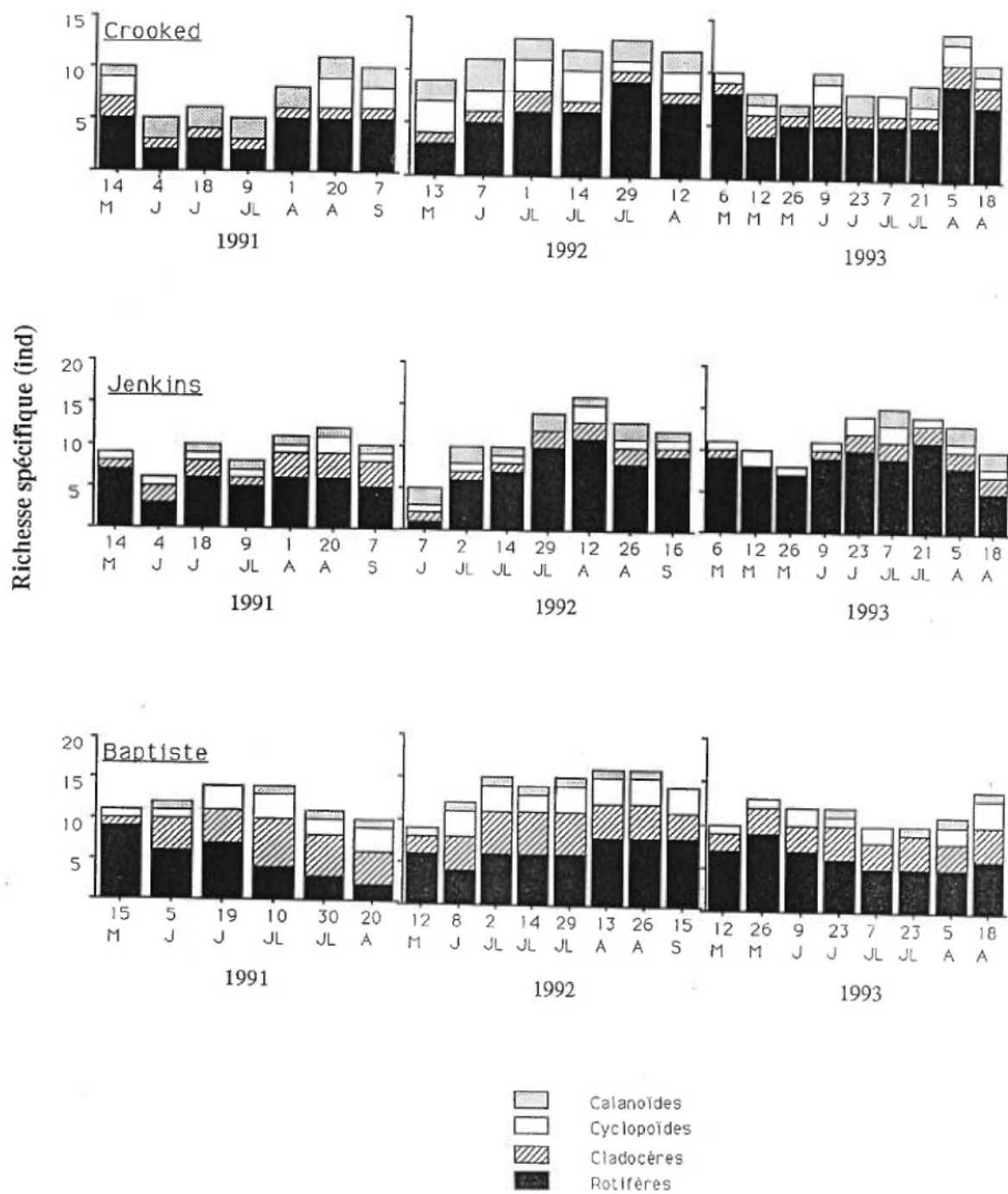
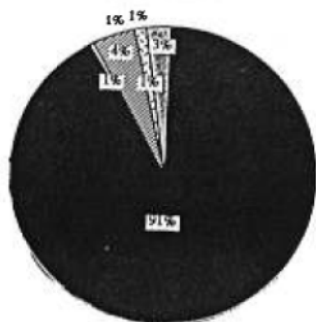


Fig. 3.9. Densité relative en pourcentage (%) des grands groupes taxonomiques du zooplancton dans les trois lacs pendant les trois années



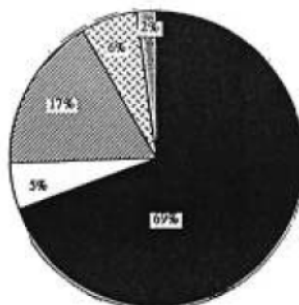
Crooked

162 ind/l



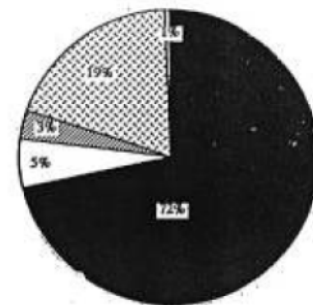
Jenkins

56 ind/l



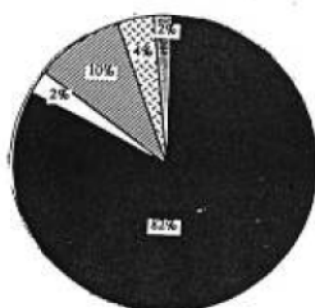
Baptiste

212 ind/l

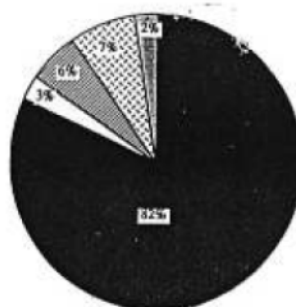


Année 1991

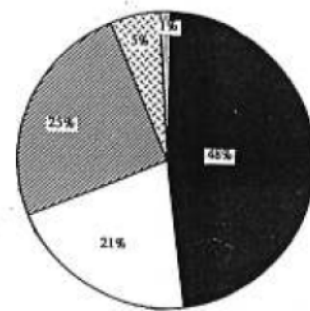
142 ind/l



107 ind/l

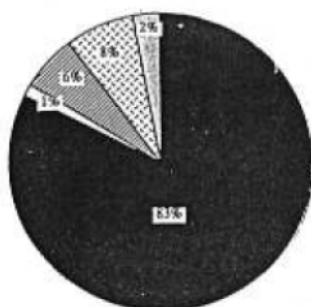


84 ind/l

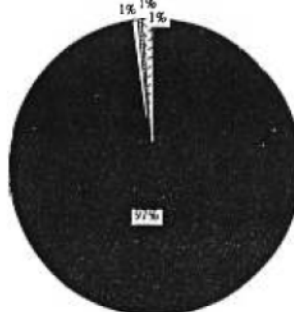


Année 1992

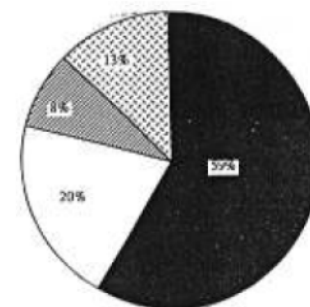
37 ind/l



167 ind/l



39 ind/l



Année 1993

- Rotifères
- Cyclopoïdes
- Cladocères
- Nauplius
- Calanoides

Tableau 3.6A. Valeurs moyennes et écarts types des abondances (Nb/L) des groupes ou taxons de zooplancton dans chacun des lacs de 1991 à 1993 (période libre de glace: mai à septembre-novembre).

Variabiles zooplanctoniques	Crooked	Jenkins	Baptiste
Densité des Rotifères (Nb/L)			
1991	147.7 ± 317.9	38.6 ± 43.4	151.5 ± 167.9
1992	117.0 ± 92.7	87.4 ± 129.5	40.2 ± 19.0
1993	30.7 ± 17.6	163.4 ± 222.8	22.8 ± 23.1
Densité des Cladocères (Nb/L)			
1991	7.0 ± 4.6	9.6 ± 5.8	6.7 ± 7.7
1992	13.6 ± 11.9	6.0 ± 6.3	20.7 ± 24.2
1993	2.2 ± 2.1	1.2 ± 1.6	3.2 ± 3.2
Densité des <i>Daphnia</i> (Nb/L)			
1991	7.0 ± 4.6	7.2 ± 7.0	2.7 ± 2.4
1992	13.5 ± 11.9	5.2 ± 6.6	5.0 ± 3.9
1993	2.1 ± 2.1	0.4 ± 0.4	0.6 ± 0.6
Densité des Nauplies (Nb/L)			
1991	2.3 ± 5.9	3.4 ± 9.1	41.0 ± 100.4
1992	5.6 ± 4.3	8.1 ± 8.3	4.6 ± 3.5
1993	2.8 ± 1.6	2.1 ± 1.5	4.9 ± 3.2
Densité des Cyclopoïdes (Nb/L)			
1991	1.0 ± 1.8	2.8 ± 3.4	10.9 ± 10.5
1992	3.5 ± 2.4	3.0 ± 1.3	17.5 ± 29.7
1993	0.6 ± 0.4	1.0 ± 0.8	7.9 ± 10.1
Densité des Calanoïdes (Nb/L)			
1991	4.4 ± 3.1	1.2 ± 1.0	1.5 ± 1.6
1992	2.4 ± 1.1	2.4 ± 1.6	1.2 ± 0.9
1993	0.9 ± 0.9	0.2 ± 0.2	0.2 ± 0.1
Densité du zooplancton (Nb/L)			
1991	162.4 ± 318.9	55.7 ± 54.9	211.7 ± 241.9
1992	142.1 ± 92.4	106.9 ± 127.0	84.1 ± 42.6
1993	37.1 ± 19.9	167.8 ± 223.2	39.0 ± 33.4

Tableau 3.6B. Variations inter-lacs et inter-annuelles des densités du zooplancton total et des groupes zooplanctoniques. Les niveaux de probabilité des tests significatifs (tests Kruskal-Wallis, P = niveau de probabilité) et l'ordre des lacs ou des années tels qu'établis par les comparaisons paires (tests de Mann-Whitney) sont indiqués pour chaque variable présentant des variations inter-lacs ou inter-annuelles significatives. L'année et le lac sont indiqués lorsque les variations significatives n'ont pas été observées dans tous les lacs ou à toutes les années. C = Crooked, J = Jenkins, B = Baptiste.

Variables zooplanctoniques	Variations inter-lacs			Variations inter-annuelles		
	Prob.	Ordre	Années	Prob.	Ordre	Lacs
Densité des Rotifères (Nb/L)	P=0.009	J>C=B	93	-	-	-
Densité des Cladocères (Nb/L)	-	-	-	P<0.04	91=92>93	C,J,B
Densité des <i>Daphnia</i> (Nb/L)	P=0.005	C>J=B	93	P<0.04	91=92>93	C,J,B
Densité des Nauplies (Nb/L)	-	-	-	P=0.02	91<92=93	C,J
Densité des Cyclopoïdes (Nb/L)	P=0.007 P=0.003	C<J<B C=J<B	91 93	P=0.002	91=92>93	J
Densité des Calanoïdes (Nb/L)	P=0.01	C>J=B	93	P<0.002	91=92 >93	C,J
Densité du zooplancton (Nb/L)	P=0.002	J>C=B	93	-	-	-
Densité des Chaoboridés (Nb/L)	P<0.001	C=J>B	91,92,93	P<0.05	91=92>93	C,J
Densité des <i>Leptodora</i> (Nb/L)	P<0.001	C=J<B	91,92,93	-	-	-
Richesse spécifique	P=0.02	C=J<B	91	P=0.02	91<93=92	C

avaient une faible importance en terme de densité (généralement < 10%) excepté en 1991 au lac Jenkins (17%) et en 1992 au lac Baptiste (25%). Les Copépodes, en particulier les Cyclopoïdes, représentaient une fraction importante de la communauté seulement au lac Baptiste en 1992 et 1993 (20-21%) où ils s'associaient avec un grand nombre de nauplii (5-13%), ces dernières étant également très abondantes en 1991 (19%). Dans tous les lacs, les Calanoïdes étaient toujours très peu représentés (< 3%).

Plusieurs groupes taxonomiques affichaient des variations inter-lacs et inter-annuelles d'abondance significatives (Tableaux 3.6A et 3.6B). En 1993, les Rotifères étaient plus abondants au lac Jenkins qu'aux deux autres lacs. Par contre, les Daphnies et les Calanoïdes étaient plus nombreux au lac Crooked qu'aux deux autres lacs. La densité moyenne des Cyclopoïdes était maximum au lac Baptiste, intermédiaire au lac Jenkins et plus faible au lac Crooked, en 1991 et 1993. En ce qui concerne les variations inter-annuelles, tous les crustacés (Cladocères et Copépodes), à l'exception des nauplius qui ont vu leur densité diminuer en 1993 comparativement à 1991 et 1992.

Parmi les Rotifères (Tableau 3.4A), *Conochilus sp.* était le genre le plus dominant en 1991 et ceci dans les trois lacs. En 1992 et 1993, plusieurs espèces de Rotifères se sont partagés la dominance dont *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra sp.* et *Conochilus sp.*

Les Cladocères (Tableaux 3.4A et 3.4B), en particulier *Daphnia pulicaria*, était abondants aux lacs Crooked et Jenkins. *Daphnia galeata-mendotae* était importante au lac Baptiste. Parmi les petits Cladocères, *Ceriodaphnia sp.*, *Bosmina longirostris* et

*Chydorus sp.* étaient les plus importantes et représentaient entre 4 et 12% du zooplancton total dans certains lacs ou certaines années.

Pour les Copépodes Calanoïdes et Cyclopoïdes (Tableau 3.4A), tous les adultes et les stades copépodites des différentes espèces représentaient entre 3% à 21% du zooplancton total.

### 3.4.3. Biomasse du zooplancton et des groupes taxonomiques

La biomasse moyenne du zooplancton total variait d'un minimum de 12 µg/L au lac Baptiste en 1993 à un maximum de 334 µg/L au lac Crooked en 1992 (Fig. 3.10, Annexe 4B). La biomasse moyenne du zooplancton total était significativement plus élevée au lac Crooked qu'aux deux autres lacs en 1993, mais elle ne différait pas entre les lacs en 1991 et 1992. Une baisse significative de la biomasse moyenne du zooplancton total a été notée en 1993 pour tous les lacs (Tableaux 3.7A et 3.7B).

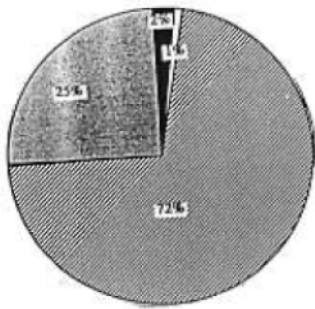
Les Cladocères étaient les plus dominants en terme de biomasse (37 à 95%) (Fig. 3.10). Les Copépodes Calanoïdes et/ou Cyclopoïdes étaient occasionnellement sous-dominants (Crooked en 1991 et Baptiste en 1991, 1992 et 1993), ainsi que les Rotifères (Jenkins en 1993 et Baptiste en 1991). Les nauplii étaient généralement peu représentées en terme de biomasse.

Il existe des différences inter-lacs et inter-annuelles dans la biomasse des grands groupes taxonomiques (Tableau 3.7B). Au niveau des variations inter-lacs, les

Fig. 3.10. Biomasse relative (%) des grands groupes taxonomiques du zooplancton dans les trois lacs pendant les trois années.

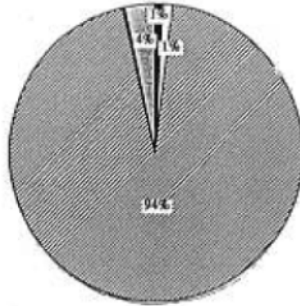
Crooked

123 µg/l



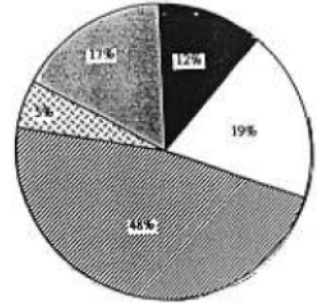
Jenkins

233 µg/l



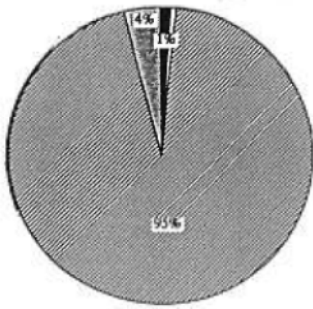
92  
Baptiste

61 µg/l

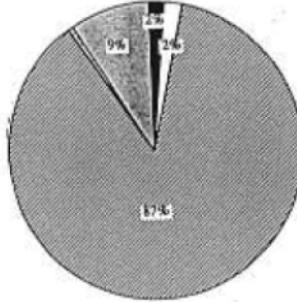


Année 1991

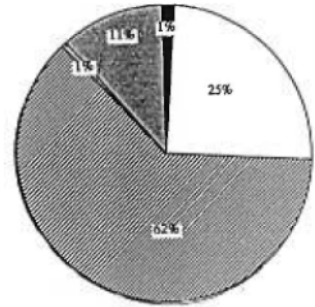
334 µg/l



129 µg/l

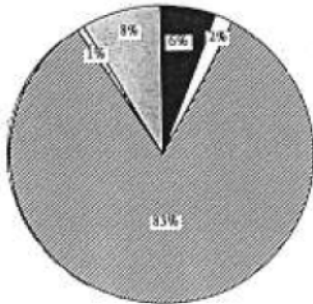


76 µg/l

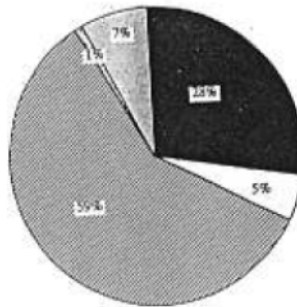


Année 1992

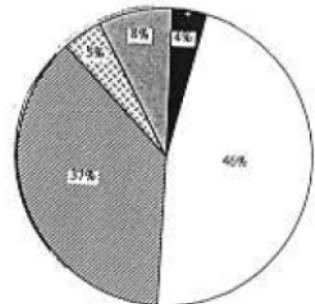
42 µg/l



16 µg/l



12 µg/l



Année 1993

- Rotifères
- Cyclopoïdes
- ▨ Cladocères
- ▧ Nauplius
- ▩ Calanoïdes

Tableau 3.7A. Valeurs moyennes et écarts types des biomasses ( $\mu\text{g/L}$ ) des groupes ou taxons de zooplancton dans chacun des lacs de 1991 à 1993 (période libre de glace: mai à septembre-novembre).

Variables zooplanctoniques	Crooked	Jenkins	Baptiste
<b>Biomasse des Rotifères (<math>\mu\text{g/L}</math>)</b>			
1991	2.6 $\pm$ 4.0	2.2 $\pm$ 1.9	7.1 $\pm$ 11.4
1992	3.3 $\pm$ 3.3	2.2 $\pm$ 2.0	1.1 $\pm$ 0.3
1993	2.5 $\pm$ 1.9	4.3 $\pm$ 5.6	0.5 $\pm$ 0.6
<b>Biomasse des Cladocères (<math>\mu\text{g/L}</math>)</b>			
1991	88.2 $\pm$ 49.2	219.7 $\pm$ 193.6	28.9 $\pm$ 30.5
1992	316.1 $\pm$ 311.6	111.8 $\pm$ 121.9	47.1 $\pm$ 47.8
1993	35.0 $\pm$ 35.0	9.2 $\pm$ 10.6	4.4 $\pm$ 4.5
<b>Biomasse des <i>Daphnia</i> (<math>\mu\text{g/L}</math>)</b>			
1991	88.2 $\pm$ 49.2	211.0 $\pm$ 203.7	19.9 $\pm$ 21.9
1992	316.1 $\pm$ 311.6	109.7 $\pm$ 122.4	29.8 $\pm$ 27.8
1993	34.9 $\pm$ 35.0	6.0 $\pm$ 5.7	2.1 $\pm$ 2.5
<b>Biomasse des Nauplies (<math>\mu\text{g/L}</math>)</b>			
1991	0.2 $\pm$ 0.4	0.3 $\pm$ 0.8	3.2 $\pm$ 7.8
1992	0.2 $\pm$ 0.2	0.7 $\pm$ 0.7	0.4 $\pm$ 0.3
1993	0.4 $\pm$ 0.2	0.2 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.4
<b>Biomasse des Cyclopoïdes (<math>\mu\text{g/L}</math>)</b>			
1991	1.1 $\pm$ 1.3	2.4 $\pm$ 2.1	11.5 $\pm$ 4.4
1992	1.7 $\pm$ 0.7	2.6 $\pm$ 2.2	18.5 $\pm$ 23.9
1993	0.8 $\pm$ 1.1	0.8 $\pm$ 0.6	5.5 $\pm$ 5.9
<b>Biomasse des Calanoïdes (<math>\mu\text{g/L}</math>)</b>			
1991	31.0 $\pm$ 20.5	8.2 $\pm$ 7.6	10.1 $\pm$ 10.8
1992	12.8 $\pm$ 9.8	11.5 $\pm$ 5.9	8.6 $\pm$ 7.1
1993	3.5 $\pm$ 3.0	1.1 $\pm$ 1.8	0.9 $\pm$ 1.0
<b>Biomasse du zooplancton (<math>\mu\text{g/L}</math>)</b>			
1991	123.1 $\pm$ 48.7	232.7 $\pm$ 195.3	60.8 $\pm$ 33.7
1992	334.2 $\pm$ 318.4	128.7 $\pm$ 121.6	75.7 $\pm$ 67.0
1993	42.2 $\pm$ 34.2	15.6 $\pm$ 11.3	11.9 $\pm$ 6.9



Tableau 3.7B. Variations inter-lacs et inter-annuelles des biomasses du zooplancton total et des groupes zooplanctoniques. Les niveaux de probabilité des tests significatifs (tests Kruskal-Wallis, P = niveau de probabilité) et l'ordre des lacs ou des années tels qu'établis par les comparaisons paires (tests de Mann-Whitney) sont indiqués pour chaque variable présentant des variations inter-lacs ou inter-annuelles significatives. L'année et le lac sont indiqués lorsque les variations significatives n'ont pas été observées dans tous les lacs ou à toutes les années. C = Crooked, J = Jenkins, B = Baptiste.

Variables zooplanctoniques	Variations inter-lacs			Variations inter-annuelles		
	Prob.	Ordre	Années	Prob.	Ordre	Lacs
Biomasse des Rotifères ( $\mu\text{g/L}$ )	P=0.002	C=J>B	93	-	-	-
Biomasse des Cladocères ( $\mu\text{g/L}$ )	P=0.02	C=J>B	91	P<0.05	91=92>93	C,J,B
	P=0.003	C>J=B	93	P<0.04	91=92>93	C,J,B
Biomasse des <i>Daphnia</i> ( $\mu\text{g/L}$ )	P=0.04	C=J>B	91	P=0.03	91<92=93	C
	P=0.001	C>J=B	93			
Biomasse des Nauplies ( $\mu\text{g/L}$ )	P=0.02	C=B>J	93	P=0.03	91=92>93	J
Biomasse des Cyclopoïdes ( $\mu\text{g/L}$ )	P<0.003	C=J<B	91,92,93	P<0.05	91=92>93	B
Biomasse des Calanoïdes ( $\mu\text{g/L}$ )	P=0.002	C>J=B	91	P=0.002	91=92>93	C,J
Biomasse du zooplancton total ( $\mu\text{g/L}$ )	P=0.01	C>J=B	93	P<0.009	91=92>93	C,J,B

biomasses des Cladocères, des Daphnies et des Calanoïdes étaient généralement plus fortes au lac Crooked et/ou Jenkins qu'au lac Baptiste. Inversement, celle des Cyclopoïdes était plus forte au lac Baptiste qu'aux deux autres lacs. Finalement, la biomasse des nauplii était plus forte aux lacs Crooked et Baptiste qu'au lac Jenkins. Au niveau des variations inter-annuelles, la biomasse de tous les groupes sauf celles des Rotifères et des nauplii a diminué en 1993, comparativement à 1991 et 1992.

Parmi les Cladocères (Tableau 3.4B), l'espèce la plus dominante en terme de biomasse est *Daphnia pulicaria* dans les lacs Crooked et Jenkins. Par contre, au lac Baptiste c'est l'espèce *Daphnia galeata-mendotae* qui était dominante. Pour les petits Cladocères, on trouvait selon les années et les lacs, des assemblages différents des quatre espèces suivantes: *Ceriodaphnia*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sp.* et *Diaphanosoma leuchtenbergianum*. Le lac Baptiste était le plus riche en Cladocères de petite taille où ils contribuaient significativement à la biomasse totale du zooplancton.

Parmi les Copépodes Cyclopoïdes (Tableau 3.4B), les espèces les plus fréquentes en termes de biomasse étaient *Mesocyclops edax*, *Diacyclops bicuspidatus thomasi*, *Acanthocyclops vernalis* et *Tropocyclops prasinus mexicanus*. Toutefois, les adultes participaient très faiblement à la biomasse du zooplancton total (< 5%), en particulier aux lacs Crooked et Jenkins. Les biomasses relatives de Cyclopoïdes les plus élevées ont été notées dans le lac Baptiste (19 à 46%).

Parmi les Copépodes Calanoïdes (Tableau 3.4B), les espèces les plus importantes en biomasse étaient *Skistodiatomus oregonensis*, *Acanthodiatomus denticornis* et *Diatomus leptopus*. Dans le lac Crooked, *Skistodiatomus oregonensis*

et *Acanthodiptomus denticornis* constituaient respectivement en 1991, 12% et 8% de la biomasse totale du zooplancton. Les Calanoïdes étaient peu importants en biomasse dans le lac Jenkins. Dans le lac Baptiste, on a noté la présence de *Skistodiptomus oregonensis* uniquement.

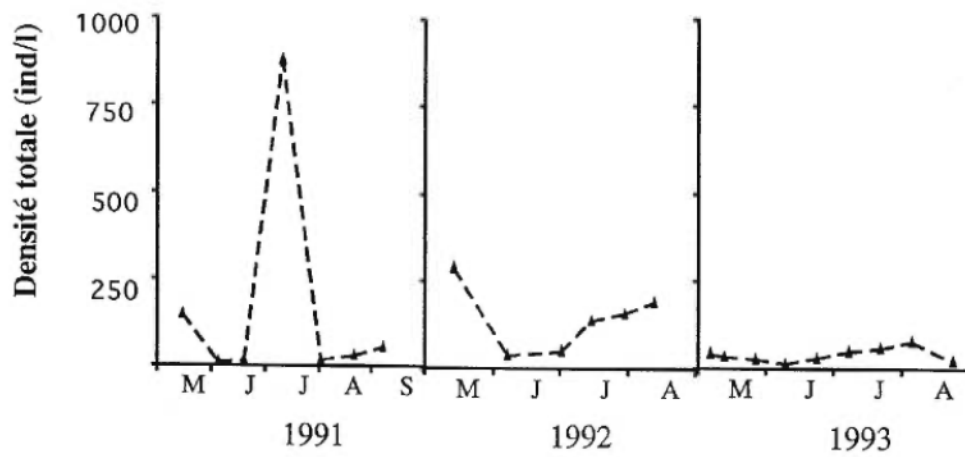
### **3.5. Variations saisonnières du zooplancton**

#### **3.5.1. Densité du zooplancton total et des groupes taxonomiques**

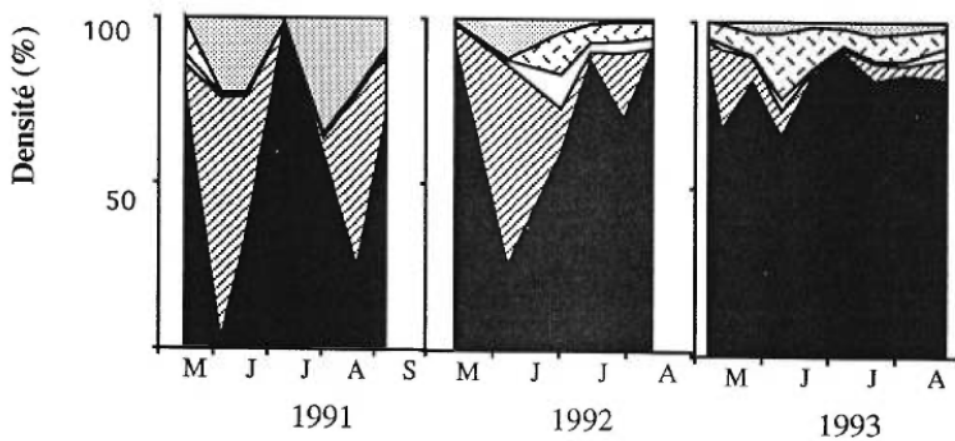
Il n'y a pas un patron stable de variation saisonnière de la densité du zooplancton total, les pics de densité étant observés à différentes périodes du cycle saisonnier (mai, juillet et août) selon les lacs ou les années (Figs. 3.11A, B et C). Les maximums correspondaient pour la plupart à une augmentation de l'abondance des Rotifères sauf au lac Baptiste en 1992 où le pic de la fin juin correspondait à une augmentation de l'abondance relative des Cyclopoïdes et des Rotifères. Par contre, les périodes de faible densité correspondaient toujours à une importance accrue des Cladocères ou les Copépodes. Les patrons de succession des groupes taxonomiques indiquaient la prépondérance des Rotifères et des nauplii au début mai, suivie par le développement des Cladocères en mai ou juin. Durant l'été, le peuplement zooplanctonique était plus diversifié et incluait des Copépodes, des Cladocères et des Rotifères. Le patron de succession saisonnière des groupes de zooplancton était plus net dans le lac Baptiste qu'aux deux autres lacs.

Fig. 3.11. Variation saisonnière de la densité du zooplancton total (en haut) et de la densité relative (%) des quatre groupes zooplanctoniques (en bas) dans le lac Crooked (A), Jenkins (B) et Baptiste (C).

Crooked (A)

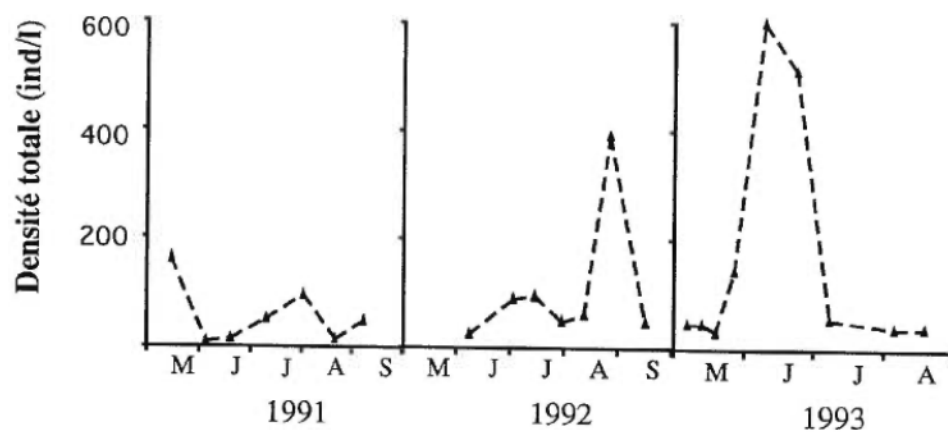


---▲--- Zooplancton total

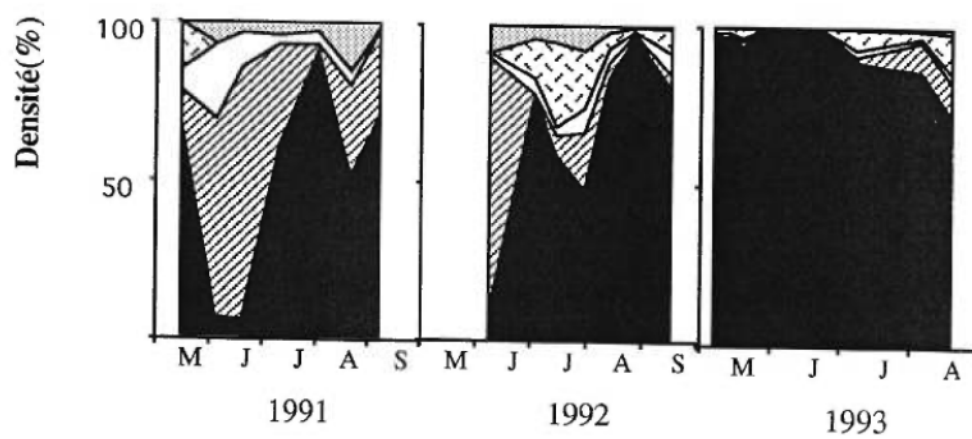



 Calanoïdes  
 Nauplius  
 Cyclopoides  
 Cladocères  
 Rotifères

## Jenkins (B)

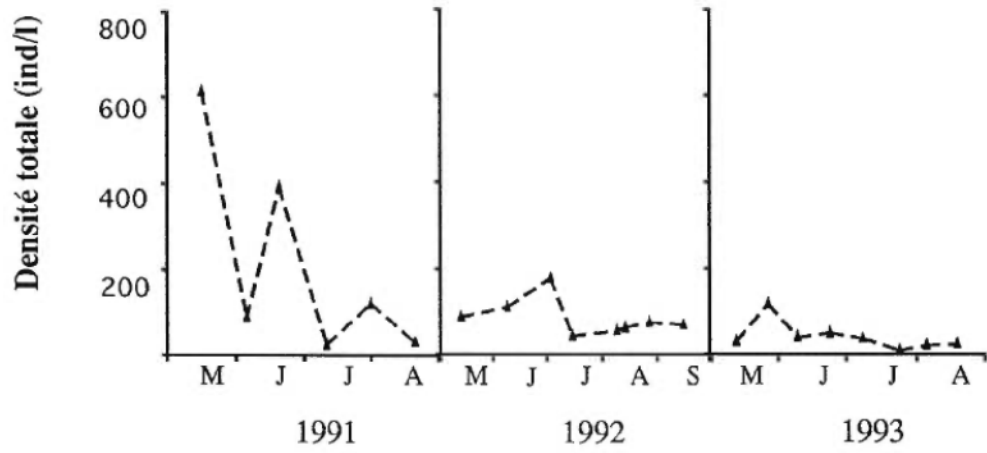


---▲--- Zooplancton total

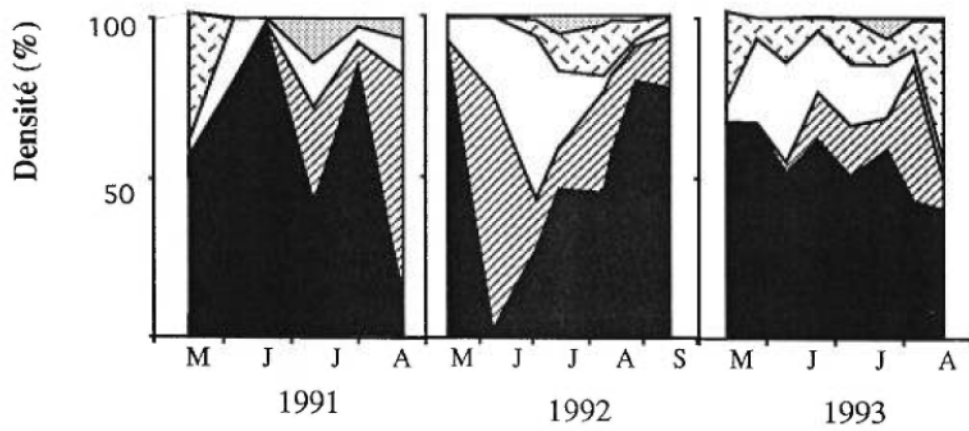



 Calanoïdes  
 Nauplius  
 Cyclopoïdes  
 Cladocères  
 Rotifères

Baptiste (C)



---▲--- Zooplancton total




 Calanoïdes  
 Nauplius  
 Cyclopoïdes  
 Cladocères  
 Rotifères

### 3.5.2. Biomasse du zooplancton total et des groupes taxonomiques

Comme pour la densité, il n'y a pas un patron stable de variation saisonnière de la biomasse du zooplancton total, les pics de biomasse étant observés à différentes périodes du cycle saisonnier selon les lacs ou les années (Figs. 3.12A, B et C). Les pics correspondaient pour la plupart à une augmentation de la biomasse des Cladocères. Les patrons de succession des groupes taxonomiques indiquaient la prépondérance des Cladocères pendant la majorité du cycle saisonnier aux lacs Crooked et Jenkins, sauf à certaines périodes en juillet et août au lac Crooked où la contribution des Calanoïdes était importante, et au printemps 1993 au lac Jenkins où les Rotifères étaient très abondants. Au lac Baptiste, la succession des peuplements était plus nette et stable au cours des années. Les Rotifères, les nauplii et les Cyclopoïdes dominaient en mai puis étaient remplacés par les Cladocères et les Calanoïdes au cours de l'été.

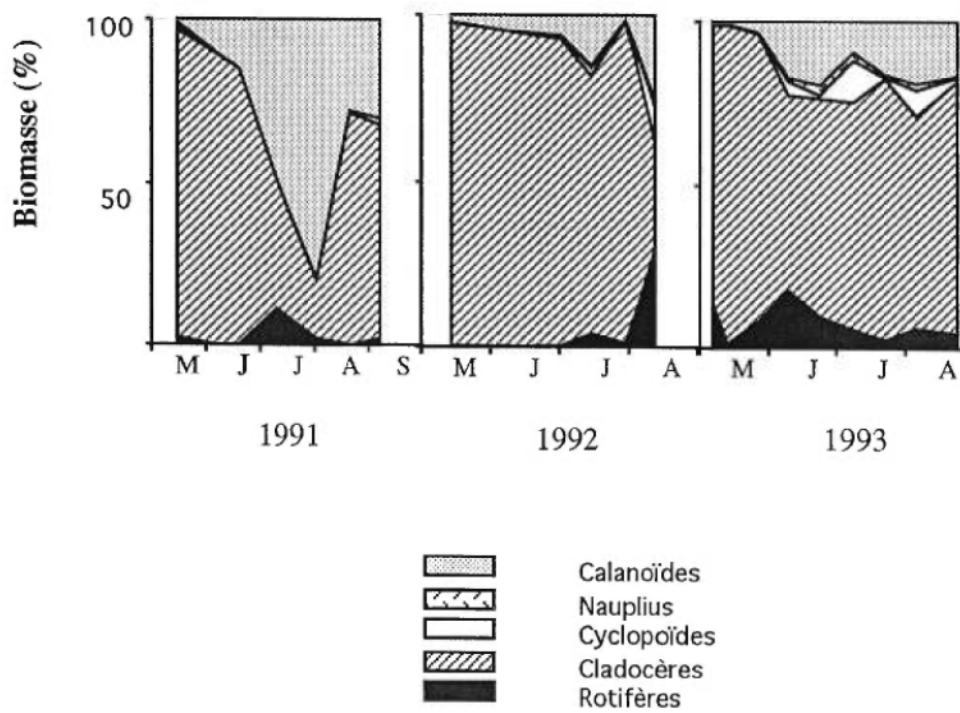
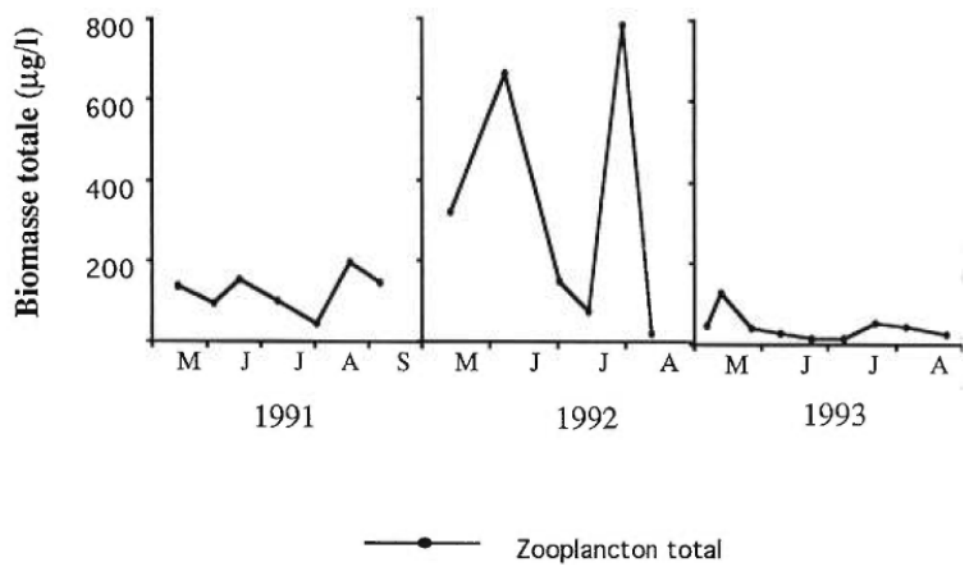
### 3.5.3. Structure en taille de la communauté zooplanctonique.

Le micro-zooplancton (100-200  $\mu\text{m}$ ) était constitué des nauplii et des Rotifères: *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata* (Jenkins), *Polyarthra sp.* (Crooked et Jenkins), et *Conochilus sp.* (Baptiste) (Tableau 3.8). Le meso-zooplancton (200-800  $\mu\text{m}$ ) incluait les Rotifères prédateurs *Asplanchna priodonta* (Baptiste), les Daphnies immatures et les petits Cladocères: *Ceriodaphnia sp.* (dans les trois lacs), *Diaphanosoma leuchtenbergianum* (Crooked et Jenkins), *Bosmina ongirostris* et *Chydorus sp.* (Baptiste), le Cyclopoïde *Tropocyclops prasinus mexicanus* (Crooked) et les Copépodites (C1-C3) (Tableau 3.8). Finalement, le macro-zooplancton (> 800  $\mu\text{m}$ )

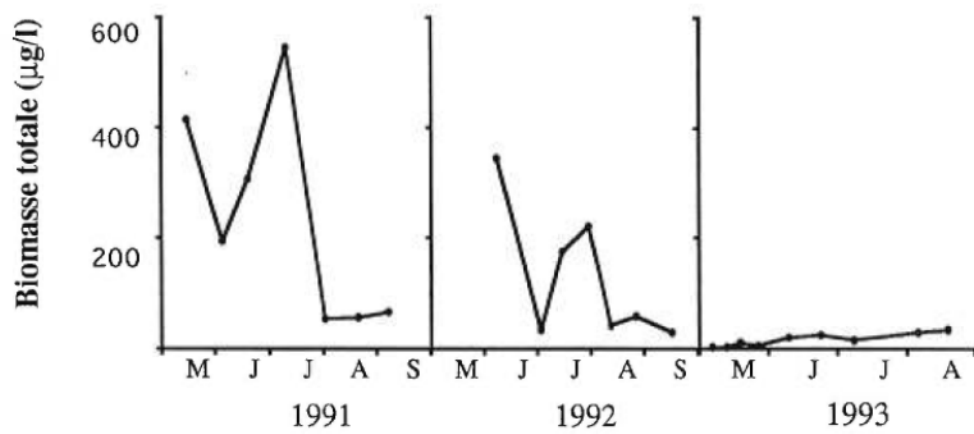


Fig. 3.12. Variation saisonnière de la biomasse du zooplancton total (en haut) et de la biomasse relative (%) des quatre groupes zooplanctoniques (en bas) dans le lac Crooked (A), Jenkins (B) et Baptiste (C). Les panneaux pour le lac Baptiste ont une échelle différente.

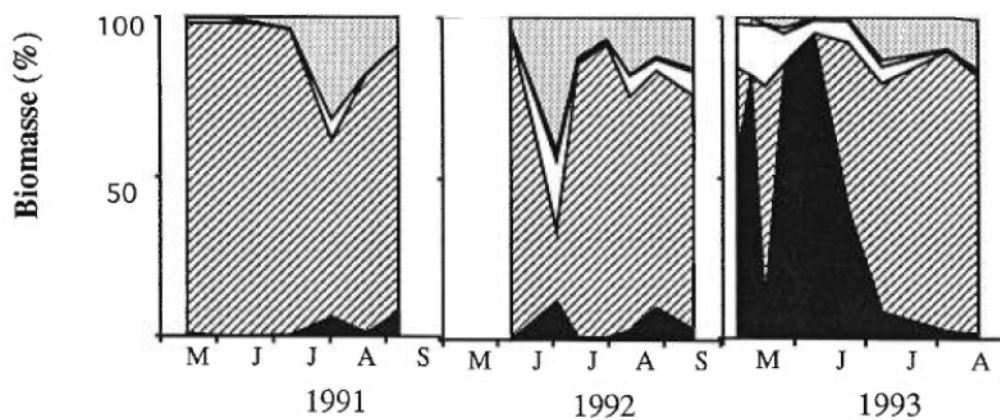
## Crooked (A)



## Jenkins (B)



—●— Zooplancton total



 Calanoïdes  
 Nauplius  
 Cyclopoïdes  
 Cladocères  
 Rotifères

## Baptiste (C)

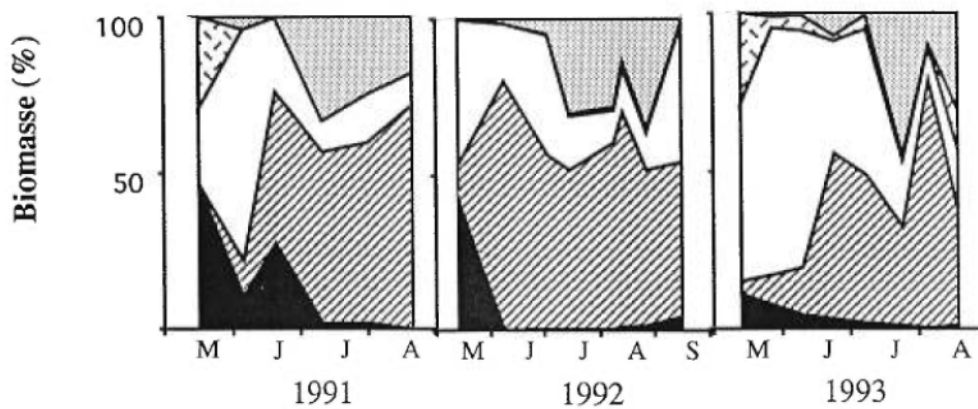
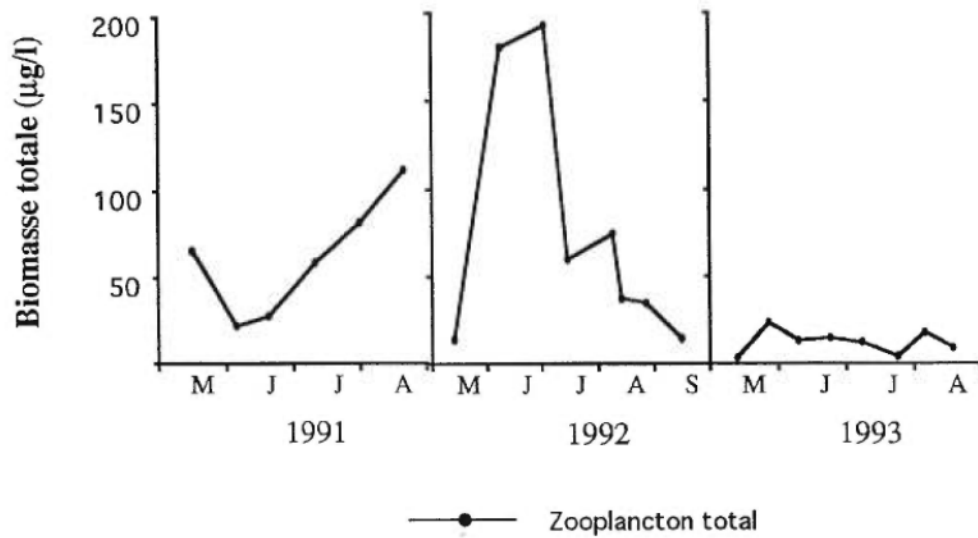


Tableau 3.8. Classes de taille et espèces zooplanctoniques.

Classe de taille	Espèces zooplanctoniques
100-200 $\mu\text{m}$	- Rotifères - Nauplii
200-500 $\mu\text{m}$	- <i>Asplanchna priodonta</i> - <i>Euchlanis sp</i> - <i>Bosmina longirostris</i> - <i>Chydorus sp.</i> - <i>Tropocyclops prasinus mexicanus mâle</i> - Copépodites C1
500-800 $\mu\text{m}$	- <i>Tropocyclops prasinus mexicanus femelle</i> - <i>Ceriodaphnia sp</i> - <i>Diaphanosoma leuchtenbergianum</i> - Daphnia immatures - Copépodites (C2-C3)
> 800 $\mu\text{m}$	- Daphnia sp - Copépodes Cyclopoïdes - Copépodes Calanoïdes - Copépodites (C4-C5)

était formé principalement de *Daphnia pulicaria* (Crooked et Jenkins) et *Daphnia galeata-mendotae* (Baptiste), des Cyclopoïdes: *Mesocyclops edax*, *Diacyclops bicuspidatus thomasi* et *Acanthocyclops vernalis* dans les trois lacs, des Calanoïdes: *Skistodiaptomus oregonensis* (dans les trois lacs) et *Acanthodiaptomus leptopus* (Crooked et Baptiste) et enfin des Copépodites (C4-C5) (Tableau 3.8).

Le macro-zooplancton (> 800 µm) était dominant aux lacs Crooked et Jenkins, mais son importance relative diminuait en 1993 dans le lac Jenkins où le micro-zooplancton (100 à 200 µm) était dominant au printemps et le méso-zooplancton (500-800 µm) à la fin août (Fig. 3.13). Au lac Baptiste, le méso-zooplancton (200-500 µm et 500-800 µm) était important de mai à juillet particulièrement en 1992 et 1993 et le micro-zooplancton était dominant en mai 1991 (Fig. 3.13). La biomasse relative du macro-zooplancton était moindre au lac Baptiste qu'aux deux autres lacs. Au lac Baptiste à toutes les années et au lac Jenkins en 1993, le patron de succession des classes de taille du zooplancton indique la prépondérance des espèces de petites tailles (micro- et meso-zooplancton) au début de la succession et des espèces de grande taille (macro-zooplancton) en fin de succession.

#### 3.5.4. Les prédateurs invertébrés

La densité maximale de *Chaoborus flavicans* a été enregistrée dans les lacs Crooked et Jenkins en 1991 (760 et 638 ind/L respectivement) (Fig. 3.14). L'abondance des Chaoboridés a fortement diminué en 1992 pour atteindre un minimum en 1993. Au lac Crooked, les maximums saisonniers ont été notés en mai-juin 1991 (760 ind/L), en mai et août 1992 (177 et 270 ind/L) et en juin 1993 (123 ind/L).

Fig. 3.13. Variation saisonnière de la biomasse relative (%) des divers classes de taille du zooplancton dans les trois lacs pendant les trois années.

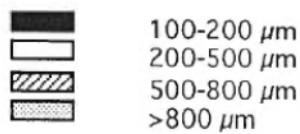
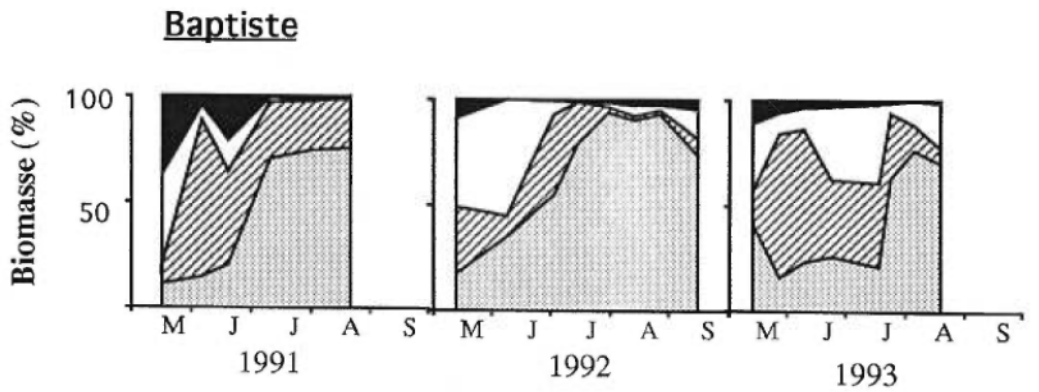
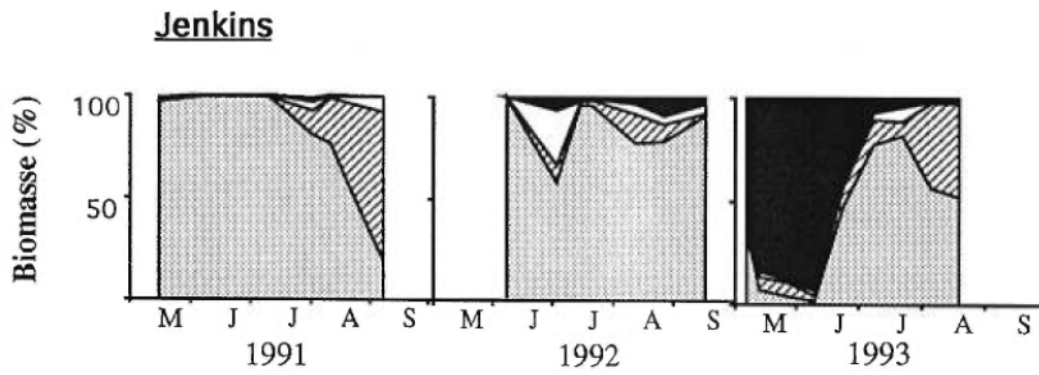
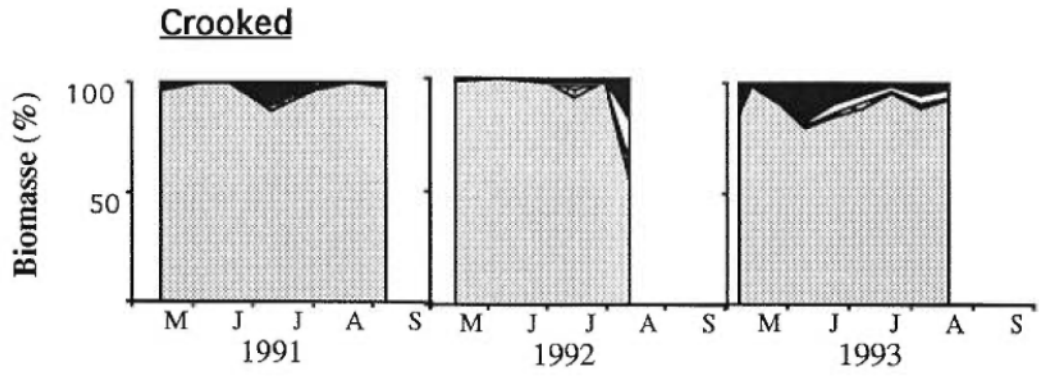
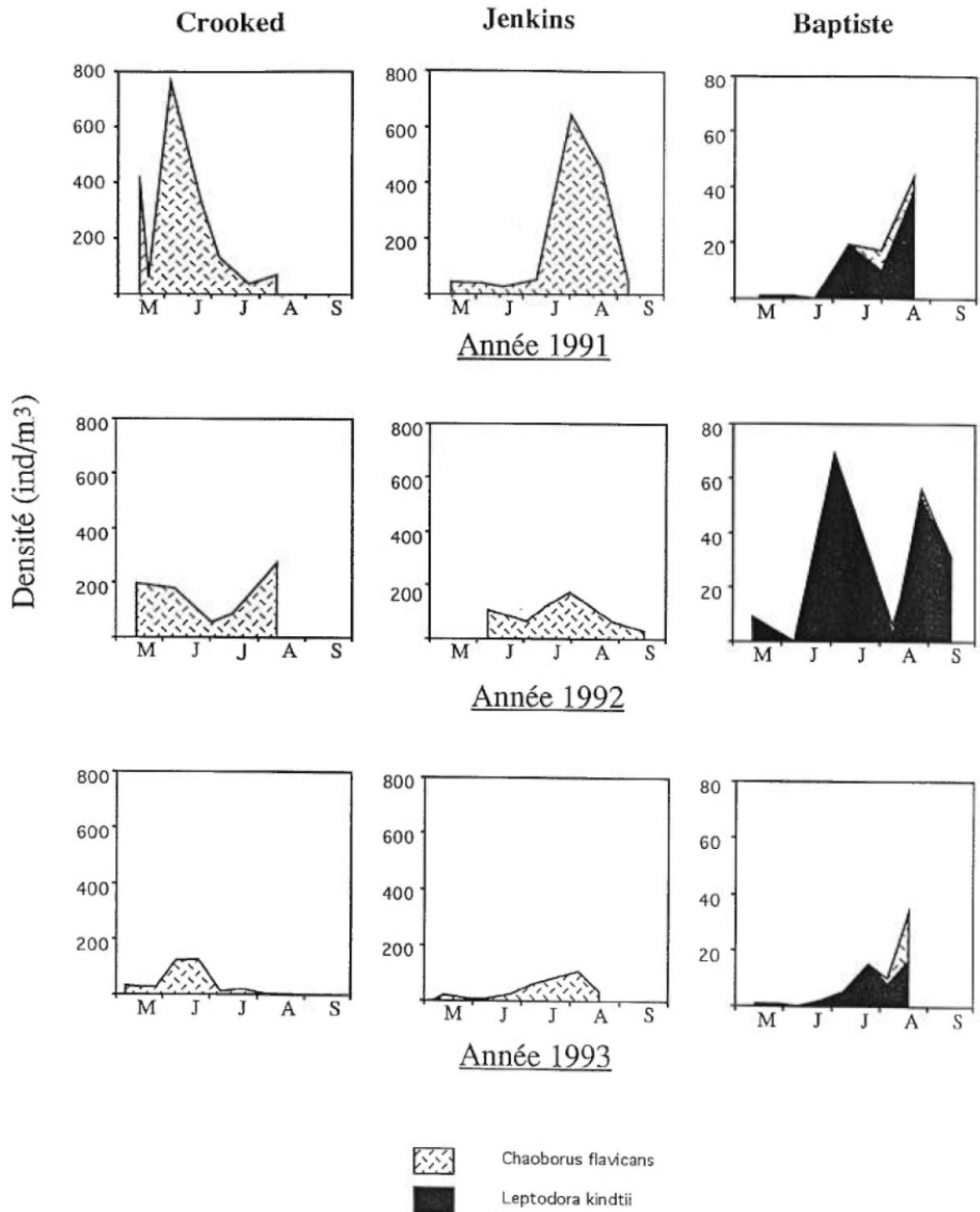




Fig. 3.14. Variation saisonnière de la densité des prédateurs invertébrés dans les trois lacs de 1991 à 1993.



Au lac Jenkins, un seul pic de densité a été enregistré à la fin juillet pendant les trois années (638, 165 et 107 ind./L respectivement), tandis que les densités minimales étaient notées en mai et juin.

Au lac Baptiste, la densité des Cladocères prédateurs *Leptodora kindtii* était d'un ordre de grandeur plus faible (<80 ind./L) que celle des Chaoboridés dans les deux autres lacs (Fig. 3.14). Les densités maximales ont été notées en 1992 et les plus faibles en 1991 et 1993 lorsque *Leptodora kindtii* coexistait avec *Chaoborus flavicans*. Le patron de variation saisonnière de *Leptodora kindtii* est similaire chaque année avec un maximum d'abondance en juillet et août. Il est beaucoup plus prononcé en 1992 lorsque *Chaoborus flavicans* est très peu abondant.

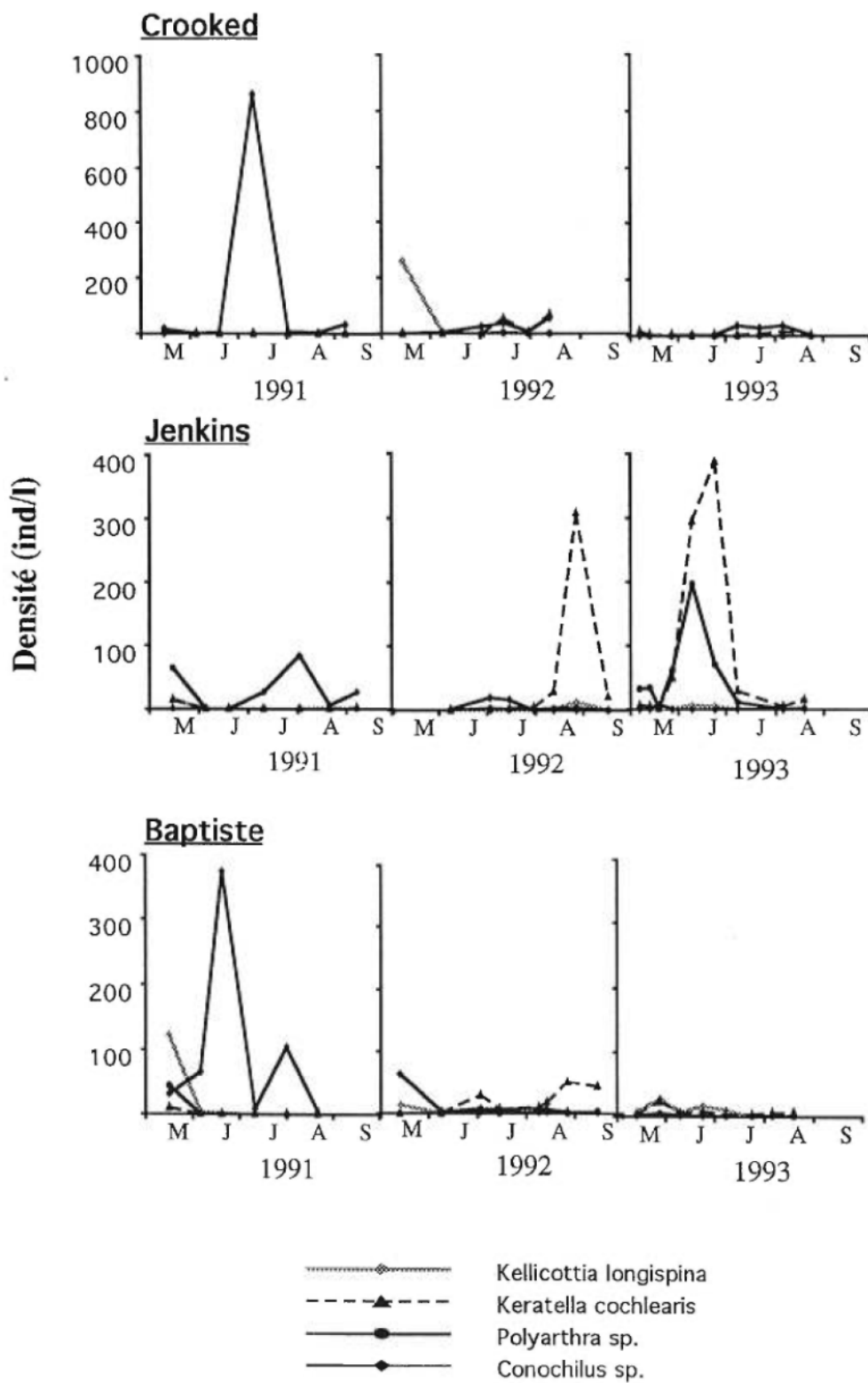
### **3.6. Dynamique des populations**

#### **3.6.1. Les Rotifères**

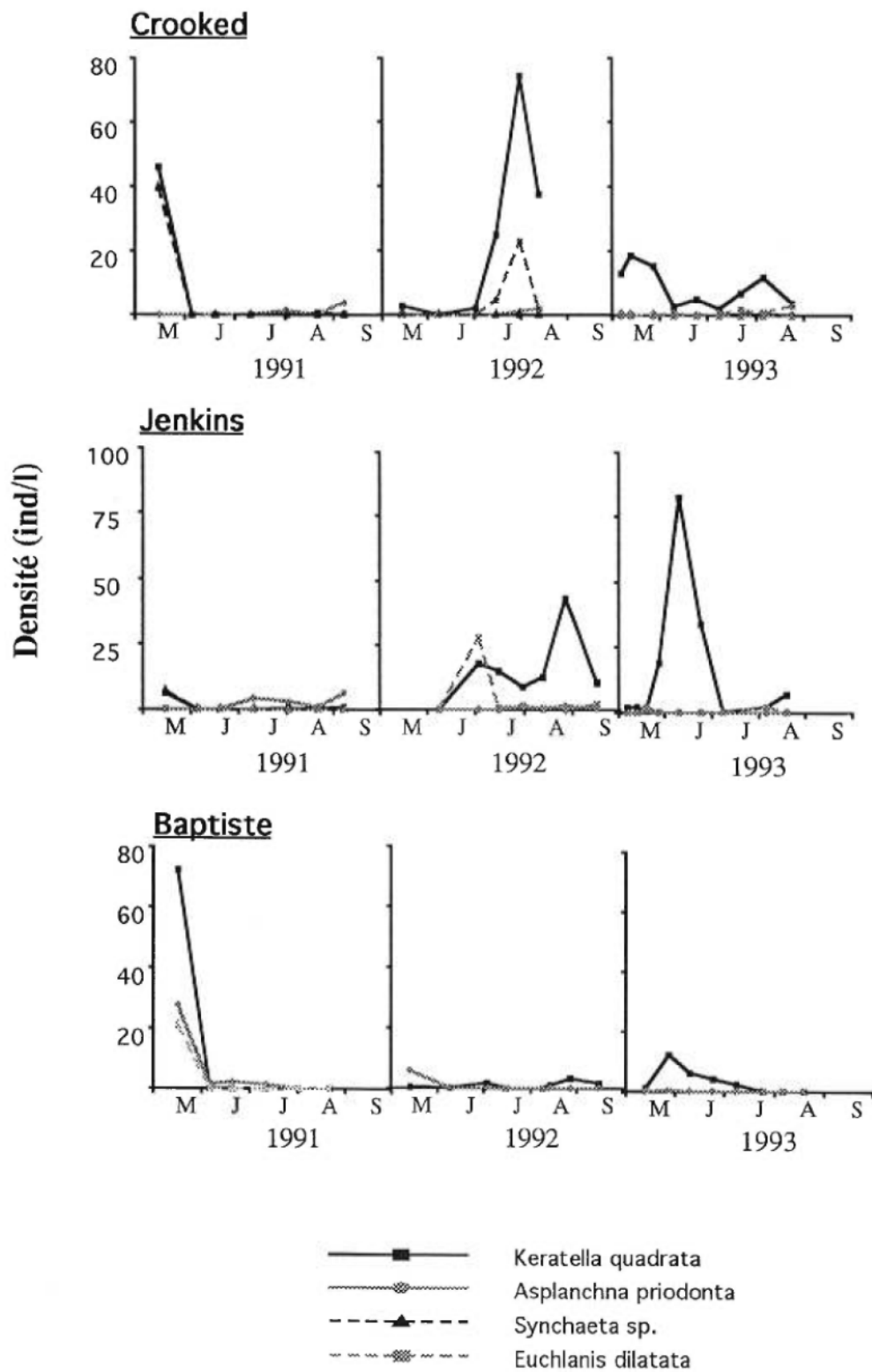
La dynamique des Rotifères est très variable selon les espèces, les lacs et les années. *Conochilus sp.* était dominant au mois de juin et juillet 1991 dans les trois lacs. *Keratella cochlearis* présentait deux pics importants de densité en août 1992 et juin 1993 au lac Jenkins, tandis que *Polyarthra sp.* était aussi dominante en juin 1993 (Figs. 3.15A et 3.15B). *Kellicottia longispina* se développait au printemps, en particulier en mai 1992 au lac Crooked et en mai 1991 au lac Baptiste. *Keratella quadrata* était abondante au printemps en 1991, en particulier aux lacs Crooked et Baptiste, mais présentait un développement estival de juin à août en 1992 et 1993. Les autres espèces

Fig. 3.15A et B. Variation saisonnière de 8 taxons de Rotifères dans les trois lacs de 1991 à 1993.

Fig. 3.15 A



**Fig. 3.15 B**



(*Synchaeta sp.*, *Asplanchna priodonta* et *Euchlanis dilatata* étaient occasionnellement dominantes en mai ou durant l'été.

### 3.6.2. Les Cladocères

Parmi les gros Cladocères (Fig. 3.16A), *Daphnia pulicaria* était dominante en terme de biomasse au lac Crooked et Jenkins. Des pics importants de biomasse ont été notés au mois de juin 1991 au lac Jenkins et en mai et juillet 1992 au lac Crooked. La biomasse de *Daphnia pulicaria* était de 2 ordres de grandeur plus faible au lac Baptiste qu'aux deux autres lacs et elle a fortement diminué en 1993 dans les trois lacs. *Daphnia galeata-mendotae* était présente en très faible densité aux lacs Crooked et Jenkins en 1991 seulement mais dominait au lac Baptiste en 1991 et 1992. Sa biomasse était aussi très réduite en 1993.

Quant aux petits Cladocères (Fig. 3.16B), *Ceriodaphnia sp.*, présente en très faible biomasse au lac Crooked en 1993, dominait les autres petits Cladocères au mois d'août au lac Jenkins pendant les trois années et au lac Baptiste en 1991. *Chydorus sp.* a été notée en juin 1991 et 1992 au lac Crooked. *Bosmina longirostris* était occasionnellement importante au mois de juin 1992 au lac Baptiste. Finalement, *Diaphanosoma leuchtenbergianum* a eu des développements sporadiques en août 1991 au lac Baptiste et en mai 1993 au lac Crooked.

Fig. 3.16. Variation saisonnière de la biomasse des gros Cladocères (A) et des petits Cladocères (B) dans les trois lacs de 1991 à 1993.



Fig. 3.16 A

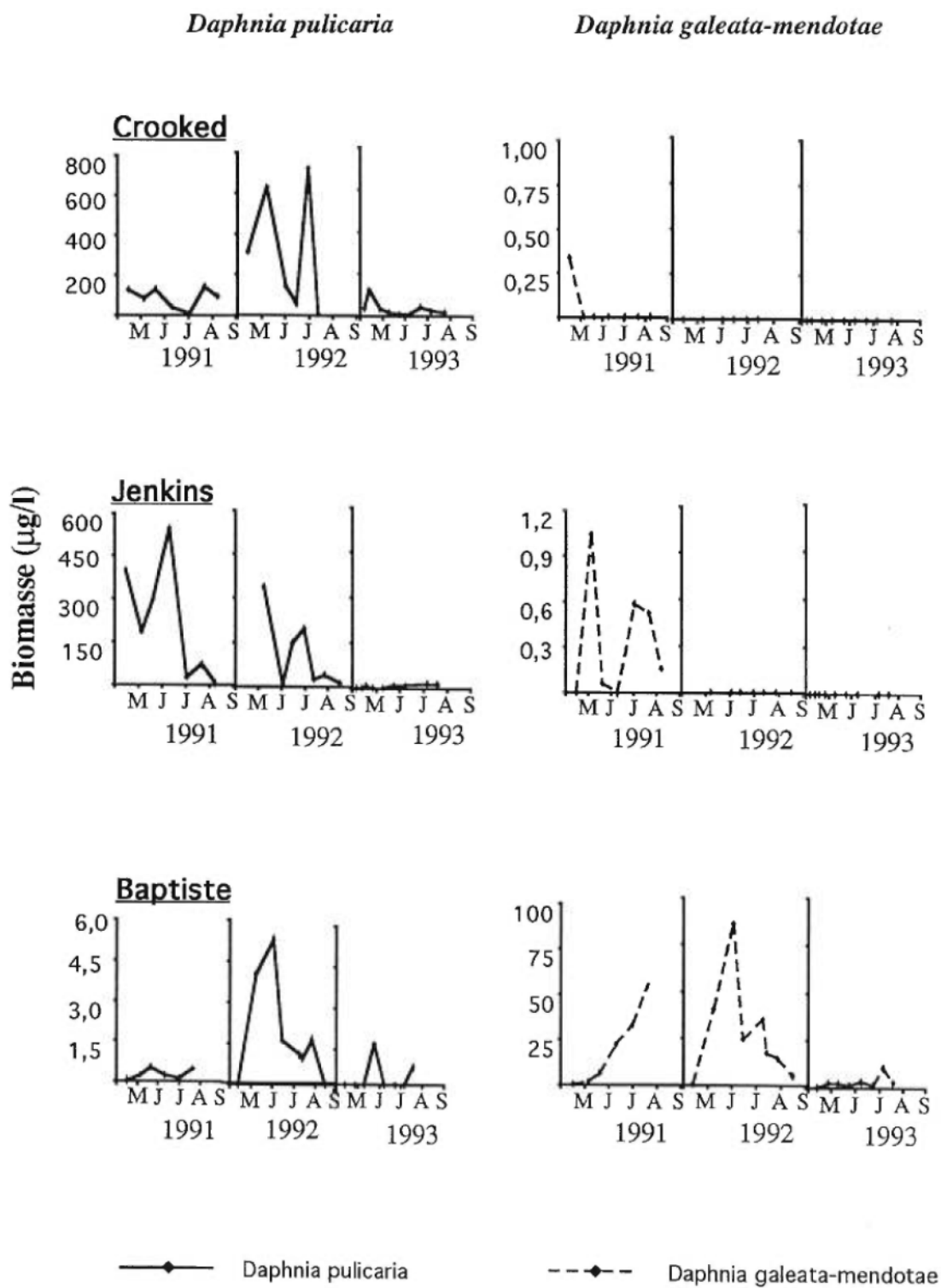
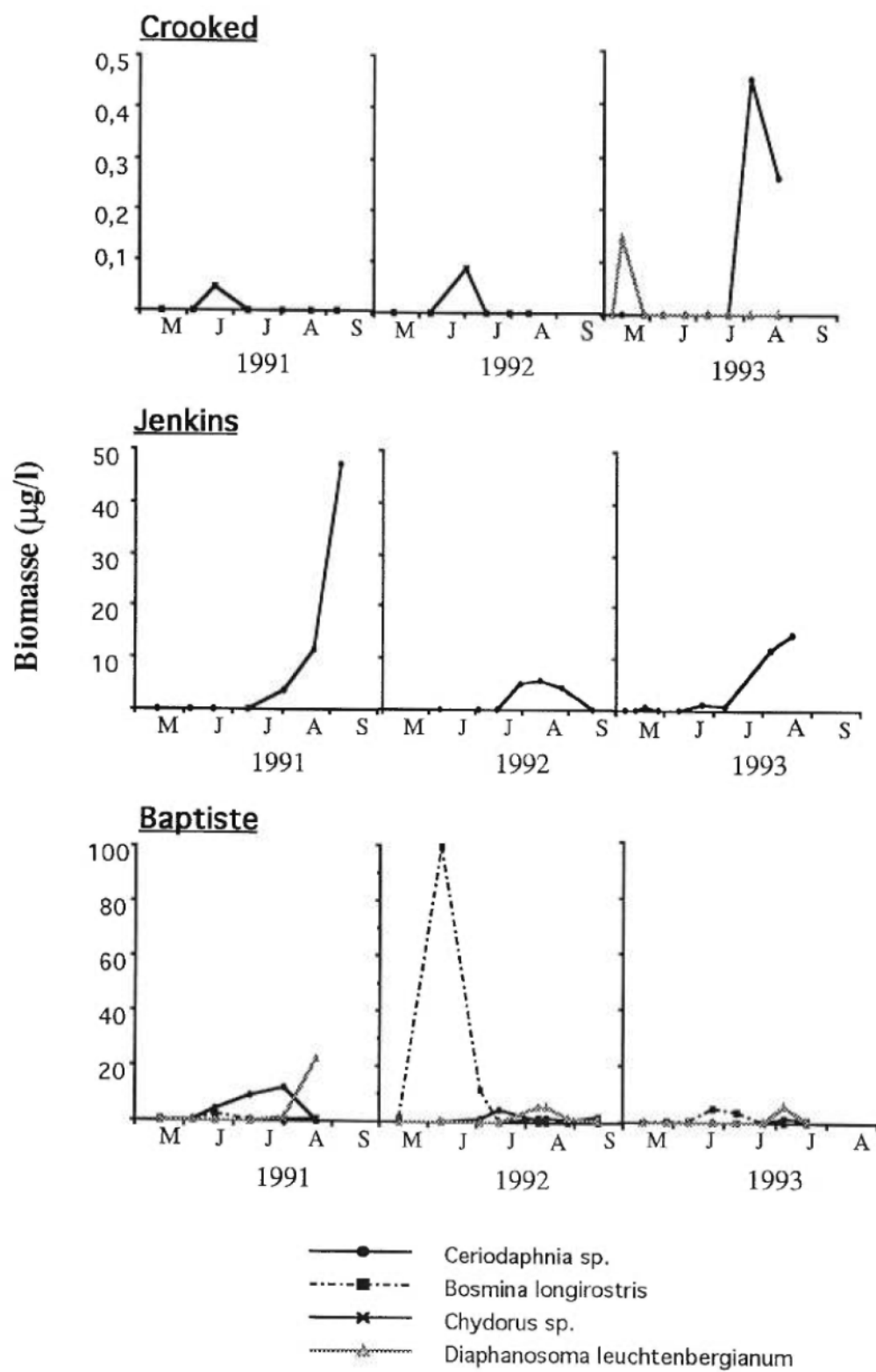


Fig. 3.16B



### 3.6.3. Les Copépodes

Les variations saisonnières de la biomasse des Copépodes Cyclopoïdes (Fig. 3.17A) montrent une forte abondance de *Mesocyclops edax* aux lacs Crooked et Baptiste, avec des pics de biomasse très importants en août 1991 et 1993 au lac Crooked, ainsi qu'en août 1991 et juin et août 1992 au lac Baptiste. *Diacyclops bicuspidatus thomasi* était toujours dominant en début de saison aux lacs Jenkins (1991 et 1993) et Baptiste (1991 et 1992). *Acanthocyclops vernalis* est importante seulement en juillet et août 1991 au lac Baptiste. Enfin, *Tropocyclops prasinus mexicanus* moins fréquent, était l'espèce de Cyclopoïdes dominante en mai 1991 et août 1992 au lac Crooked et en août 1992 au lac Jenkins.

Les variations saisonnières de la biomasse des Copépodes Calanoïdes (Fig. 3.17B) montrent le développement estival important de *Skistodiaptomus oregonensis* en 1991 au lac Crooked, en 1992 au lac Jenkins et en 1991 et 1992 au lac Baptiste. *Acanthodiaptomus denticornis* se développait surtout en 1991 et 1992 au lac Jenkins. Finalement, *Diaptomus leptopus* était présente en plus faible densité en 1991 et 1992 au lac Crooked.

### 3.7. Contrôle environnemental de la variation saisonnière du zooplancton

Les tableaux 3.9A et 3.9B présentent le sens des coefficients de corrélations non paramétriques calculés pour évaluer les effets des facteurs environnementaux abiotiques (physico-chimie des eaux) et biotiques (phytoplancton et invertébrés

Fig. 3.17. Variation saisonnière des Copépodes Cyclopoïdes (A) et Calanoïdes (B) dans les trois lacs de 1991 à 1993.

Fig. 3.17. A

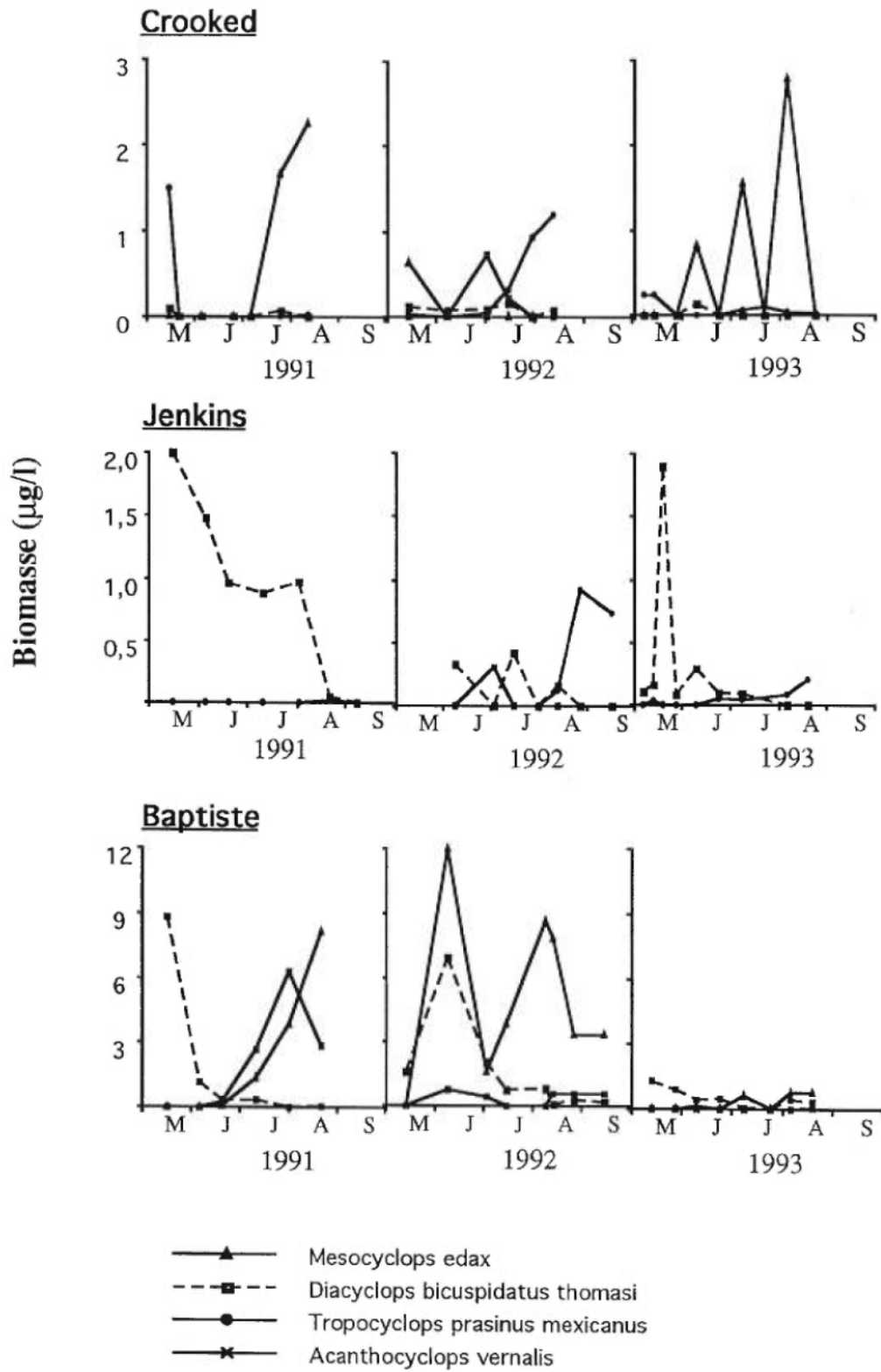


Fig. 3.17 B

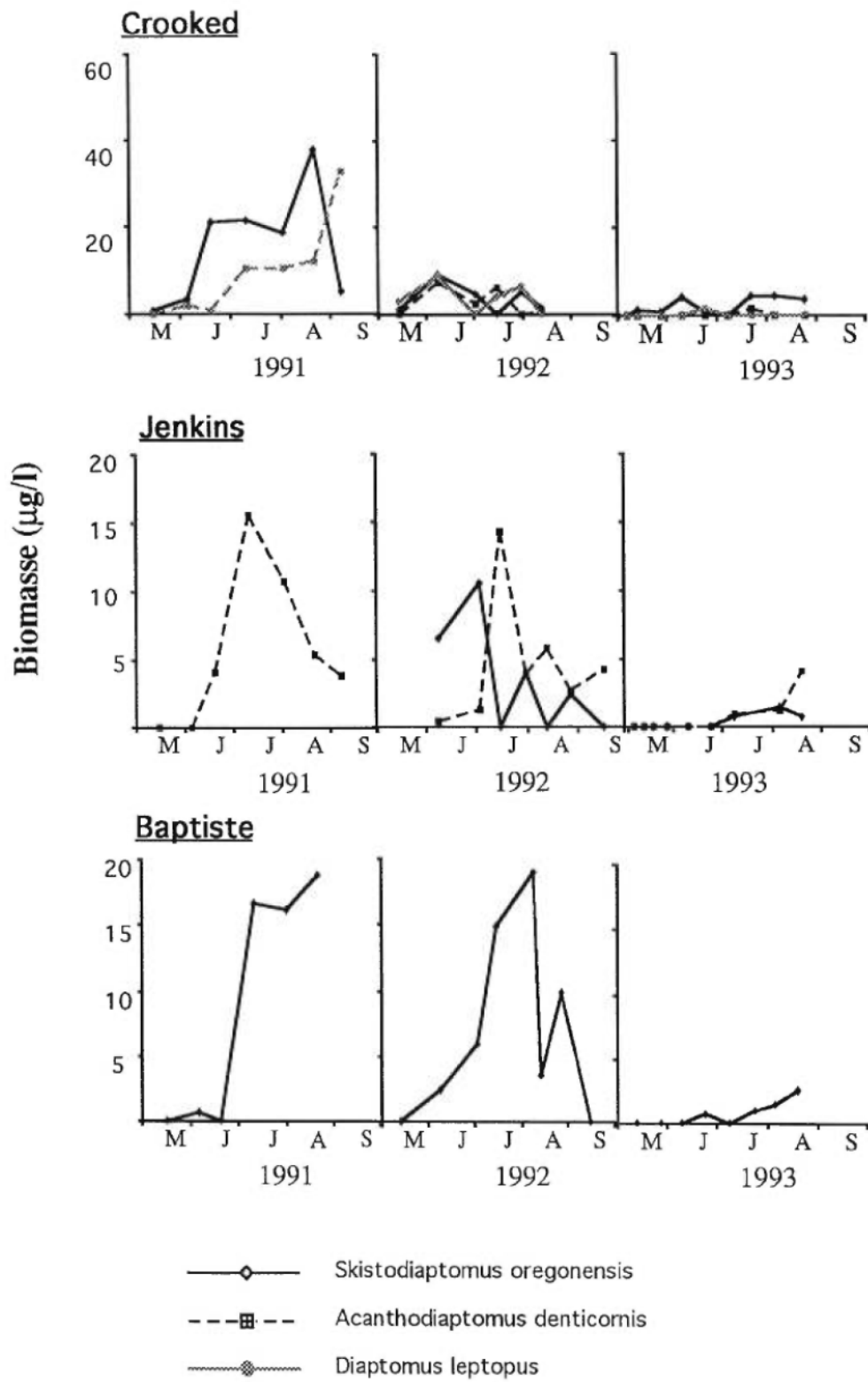


Tableau 3.9A. Sens des corrélations significatives de Kendall ( $r = 0.3$  à  $0.7$ ) entre les variables zooplanctoniques (densité et/ou biomasse) et les variables physicochimiques pour chacun des lacs et pour l'ensemble des années.

Variables	Crooked	Jenkins	Baptiste
Température de l'eau °C	Calanoïdes (+)	Calanoïdes (+) Nb. d'espèces (+)	Cladocères (+) <i>Daphnia</i> (+) Calanoïdes (+) Rotifères (-)
Profondeur zone euphotique (m)	Cyclopoïdes (-) Calanoïdes (-) Nb. d'espèces (-)	Calanoïdes (+)	Cyclopoïdes (+)
Profondeur du Secchi (m)	Cyclopoïdes (-) Nb. d'espèces (-)	Cladocères (+) <i>Daphnia</i> (+) Calanoïdes (+)	Cyclopoïdes (+)
Phosphore total (PT: µg/L)	Cladocères (-) <i>Daphnia</i> (-)	Calanoïdes (-)	Cladocères (-) <i>Daphnia</i> (-) Calanoïdes (-)
Phosphore total dissous (PTD: µg/L)	Cladocères (-) <i>Daphnia</i> (-) Calanoïdes (-)		Cladocères (-) <i>Daphnia</i> (-) Calanoïdes (-)
Nitrates-nitrites (NO <sub>3</sub> -NO <sub>2</sub> : µg/L)	Calanoïdes (-)	Nb. d'espèces (-)	Cladocères (-) <i>Daphnia</i> (-) Calanoïdes (-) Nauplies (+)
Ammoniaque (NH <sub>4</sub> : µg/L)	Calanoïdes (-)		Nauplies (+)
Silice (Si: µg/L)	Nauplies (-)	Cladocères (+) <i>Daphnia</i> (+) Calanoïdes (+)	Cladocères (+) <i>Daphnia</i> (+) Calanoïdes (+) Nauplies (-)
pH	Cyclopoïdes (+) Calanoïdes (+)	Nb. d'espèces (+)	
Ratio N/P	Calanoïdes (-)	Calanoïdes (-)	Calanoïdes (+)

Tableau 3.9B. Sens des corrélations significatives de Kendall ( $r = 0.3$  à  $0.7$ ) entre les variables zooplanctoniques (densité et/ou biomasse) et les variables phytoplanctoniques et les invertébrés prédateurs pour chacun des lacs et pour l'ensemble des années.

Variabiles	Crooked	Jenkins	Baptiste
Chlorophylle <i>a</i> (Chlor. <i>a</i> : µg/L)	Cyclopoïdes (+) Nb. d'espèces (+)	Nauplies (+)	Nauplies (-)
Phytoplancton total (mg/L)	Cyclopoïdes (+) Nb. d'espèces (+)		Cyclopoïdes (-)
Cyanobactéries (mg/L)	Cyclopoïdes (+) Nauplies (+) Calanoïdes (+) Nb. d'espèces (+)	Nb. d'espèces (+)	Rotifères (-) Cladocères (+) <i>Daphnia</i> (+) Calanoïdes (+) Cyclopoïdes (-)
Chlorophytes (mg/L)		Rotifères (-) Cladocères (+) <i>Daphnia</i> (+) Calanoïdes (+)	
Chrysophytes/Cryptophytes (mg/L) Dinophytes/ Euglénophytes			
Diatomées (mg/L)	Cyclopoïdes (+) Nauplies (+) Rotifères (+) Nb. d'espèces (+)	Cladocères (-)	Cladocères (-) <i>Daphnia</i> (-) Calanoïdes (-)
Invertébrés prédateurs <i>Chaoborus flavicans</i>	Biomasse zooplancton (+)	Biomasse zooplancton (+) Cladocères (+) <i>Daphnia</i> (+) Calanoïdes (+)	Cyclopoïdes (-)
Invertébrés prédateurs <i>Leptodora kindtii</i>			Cladocères (+) <i>Daphnia</i> (+) Calanoïdes (+)



prédateurs) sur la variation saisonnière des variables zooplanctoniques dans chacun des lacs pour l'ensemble des années.

Les relations observées avec la température de l'eau indiquent un patron saisonnier de la succession des peuplements zooplanctoniques et sont plus prononcées dans le lac Baptiste. Elles indiquent que les Rotifères se développent au printemps lorsque les températures de surface sont encore fraîches tandis que les Calanoïdes et les Cladocères se développent durant l'été. Au lac Jenkins, La richesse spécifique de la communauté zooplanctonique tend à augmenter avec l'accroissement de la température de l'eau durant l'été.

Les relations avec la transparence de l'eau et la profondeur de la zone euphotique diffèrent selon les lacs. Au lac Crooked, les peuplements de Copépodes (Cyclopoïdes et Calanoïdes) sont moins abondants durant la phase des eaux claires et la richesse du peuplement est plus faible. Par contre, aux lacs Jenkins et Baptiste, les peuplements de Crustacés (Cladocères et Copépodes) sont plus importants lorsque la transparence de l'eau s'accroît.

Pour les éléments nutritifs, l'abondance des Calanoïdes et des Cladocères diminuait lorsque les concentrations de phosphore et d'azote augmentaient tandis que celle des nauplii était plus forte lorsque les concentrations d'azote étaient plus hautes. Les relations étaient inversées avec la concentration de silice. Les Calanoïdes présentaient une relation négative avec le ratio N/P aux lacs Crooked et Jenkins et une relation positive au lac Baptiste.

Finalement, le pH est corrélé positivement avec le développement des Copépodes au lac Crooked et l'augmentation du nombre d'espèces au lac Jenkins.

Au niveau des facteurs biotiques, les relations établies avec les variables du zooplancton diffèrent aussi entre les lacs. Au lac Crooked, la chlorophylle *a*, la biomasse du phytoplancton total, des Cyanobactéries et des Diatomés présentent des relations positives avec la richesse spécifique et la plupart des peuplements zooplanctoniques. Au lac Jenkins, on note surtout une augmentation de l'abondance des Cladocères et des Calanoïdes et une diminution des Rotifères durant le développement des Chlorophytes et une relation inverse entre les Diatomés et les Cladocères. Finalement au lac Baptiste, les Cyanobactéries sont positivement associées au développement des Cladocères et des Calanoïdes et inversement à celui des Cyclopoïdes et des Rotifères.

Au niveau des invertébrés prédateurs, les relations indiquent que l'augmentation de l'abondance des Chaoboridés dans les lacs Crooked et Jenkins s'associe avec les plus hautes biomasses de zooplancton, en particulier des Cladocères, des Daphnies et des Calanoïdes. Au lac Baptiste, on observe aussi une relation positive entre le Cladocère prédateur *Leptodora kindtii* et les Cladocères et Calanoïdes. Dans ce lac, l'abondance des Cyclopoïdes décroît lorsque celle des Chaoboridés augmente.

### **3.8. Phases de la succession saisonnière du zooplancton**

Nos résultats indiquent l'existence de succession saisonnière du zooplancton en termes de densité ou de biomasse car les trois premiers plans d'ordination expliquent

une forte proportion de la variabilité saisonnière dans la structure du zooplancton en termes de densité (76 à 93%) ou de biomasse (76 à 98%). Dans l'ensemble, on distingue 3 à 4 phases dans la succession du zooplancton

Les Annexes 5A, 5B et 5C indiquent les relations ( $r$  de Spearman) entre les coordonnées des échantillons sur les trois premiers axes d'ordination et 1) les taxons de zooplancton et 2) les variables environnementales abiotiques (physico-chimie des eaux) et biotiques (chlorophylle  $a$ , phytoplancton et prédateurs invertébrés). En général, les peuplements printaniers sont corrélés à de faibles températures, des eaux claires, de faibles concentrations en phosphore et de faibles biomasses de phytoplancton et des Cyanobactéries. Par contre, pendant la phase estivale ce sont les fortes températures, les concentrations élevées en phosphore, les biomasses importantes du phytoplancton et des Cyanobactéries et la baisse de la transparence qui s'associent aux peuplements estivaux.

### **3.8.1. Succession saisonnière du zooplancton au lac Crooked**

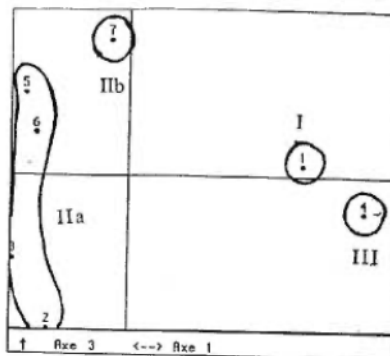
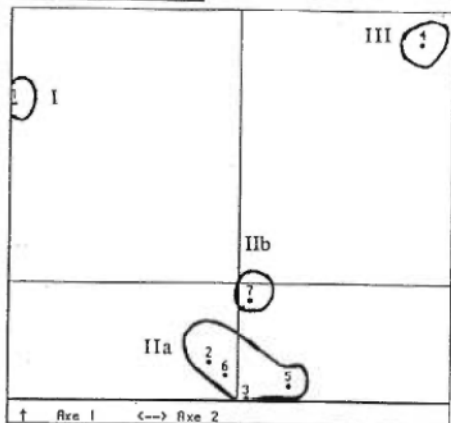
Dans ce lac polymictique, on distingue généralement trois phases dans la succession saisonnière de la densité des taxons de zooplancton (Fig. 3.18 A): la phase printannière (mai), la phase du début d'été (juin- début juillet) et la phase de la fin d'été (juillet à septembre). Le patron de succession est plus net en 1992 qu'en 1991 et 1993 où certaines dates se dissocient de la séquence saisonnière (9 juillet en 1991; 18 août en 1993). Chaque phase (ou groupe) de la succession saisonnière correspond à un peuplement zooplanctonique et à des conditions environnementales

Fig. 3.18. Distribution des échantillons et des groupements saisonniers basée sur les densités (A) ou les biomasses (B) des taxons de zooplancton dans les trois premiers plans de projection de l'analyse en coordonnées principales, dans le lac Crooked de 1991 à 1993.

## A

## Crooked-Densité

Année 1991



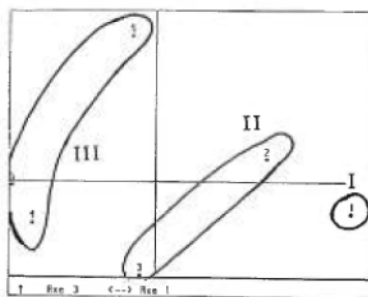
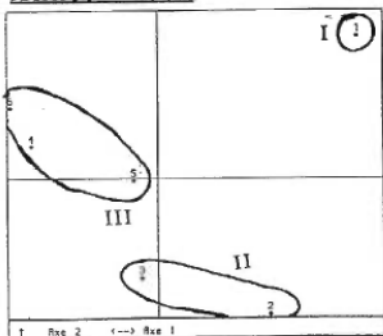
I- 14 mai

IIa- 4 juin et 18 juin /  
1 et 20 août

IIb- 7 septembre

III- 9 juillet

Année 1992

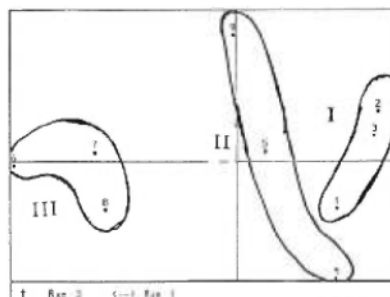
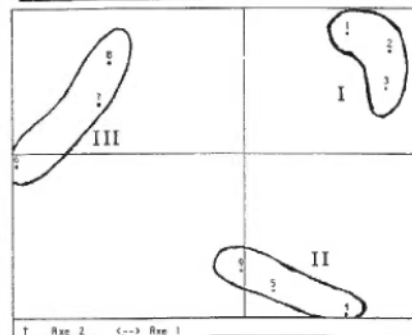


I- 13 mai

II- 7 juin au 1 juillet

III- 14 juillet au 12 août

Année 1993



I- 6 mai au 26 mai

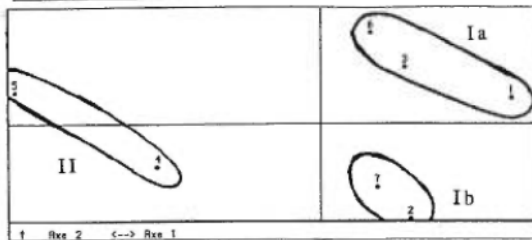
II- 9 au 23 juin /  
18 juillet

III- 7 juillet au 5 août

## B

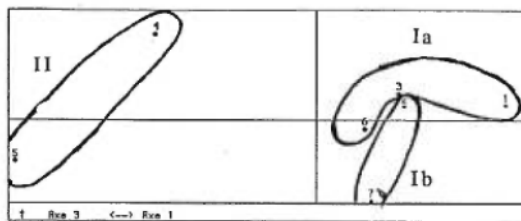
## Crooked-Biomasse

## Année 1991

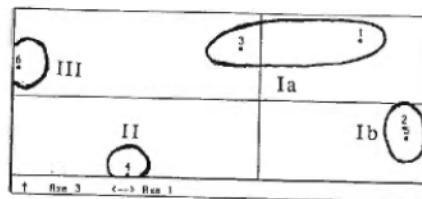
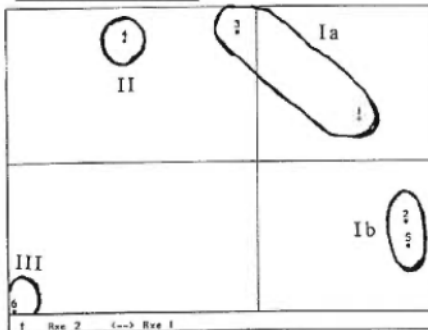
Ia- 14 mai / 18 juin /  
20 août

Ib- 4 juin / 7 septembre

II- 9 juillet et 1 août



## Année 1992



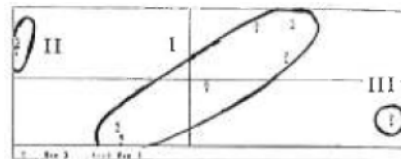
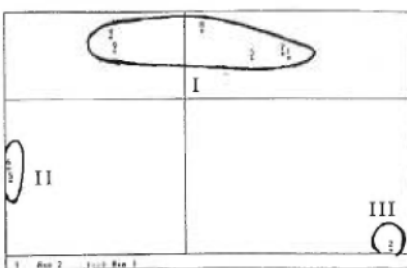
Ia- 13 mai / 1 juillet

Ib- 7 juin / 29 juillet

II- 14 juillet

III- 12 août

## Année 1993

I- 6 mai /  
26 mai au 9 juin /  
21 juillet au 18 août

II- 23 juin et 7 juillet

III- 12 mai

caractéristiques (Tableau 3.10). Le maximum de densité du zooplancton était surtout observé au début de la saison, suite au développement des Rotifères *Kellicottia longispina* et/ou *Keratella cochlearis* et *K. quadrata*, des stades copépodites de Calanoïdes, des Cyclopoïdes (*Tropocyclops prasinus mexicanus*) et des Cladocères *Daphnia pulicaria*. Durant l'été, ceux sont plutôt d'autres espèces de Rotifères (*Conochilus unicornis*, *Euchlanis dilatata*, *Keratella cochlearis*, *Asplanchna priodonta*) et les Copépodes (*Tropocyclops prasinus*) qui sont responsables des groupements saisonniers.

En termes de biomasse, le patron de succession au lac Crooked est plus difficile à discerner car les groupes associent des dates non successives (Fig. 3.18 B). Les développements très sporadiques des Cladocères (*Daphnia pulicaria* en 1993), des Rotifères (*Conochilus*, *Asplanchna priodonta* et *Filinia* en 1991 et 1992, *Keratella quadrata* en 1993) et des Copépodes (Calanoïdes en 1991 et Cyclopoïdes en 1992 et 1993)) expliquent les changements rapides et aléatoires du zooplancton et l'absence d'un patron de succession saisonnière (Tableaux 3.10).

Au niveau des relations avec les conditions environnementales (Tableau 3.10 et Annexe 5A), les peuplements printaniers s'associent avec la période des eaux claires correspondant à une faible biomasse des Cyanobactéries et à une forte biomasse de Chlorophytes, à des apports accrus en phosphore et à une limitation en silice. Par contre, les peuplements estivaux correspondent aux périodes de forte abondance des Cyanobactéries, à des concentrations élevées de phosphore et de chlorophylle *a* et un faible ratio N/P.

Tableau 3.10. Caractéristiques du zooplancton et de l'environnement pour chaque phase de la succession dans le lac Crooked.

Crooked	Dates	Espèces importantes densité élevée	Espèces importantes densité moyenne	Espèces importantes densité faible	Variables environnementales corrélées avec Axe I ou II	Variables corrélées avec Axe III
<b>Densité 91</b>						
I	14 mai	DZoo Cal 1		Aspr, Cono, Cal 3-5 DZoo	pH faible	Aspr, Phyto, Cyano Chlor a (+) % lumière (-)
IIa	4 et 18 juin 1 et 20 août		Cal 1 et 3-5, Aspr			
IIb	7 septembre	Aspr	Cono, Cal 1 et 3-5	DZoo		
III	9 juillet	DZoo Cono, Cal 3-5		Aspr, Cal 1	NH <sub>4</sub> , N/P faibles, pH élevé	
<b>Densité 92</b>						
I	13 mai	DZoo Kelo, Cal 1 et 3-4	TRMe	Keco, Cono, Naup	PTD élevé, Si faible	
II	7 juin et 1 juillet		Cal 3-4, Kelo, Keco, Cono, Naup, TRMe, Cal 1		PTD faible	
III	14 juillet au 12 août	Keco, Cono, TRMe, Naup		DZoo, Kelo, Cal 1 et 3-4	PT, Si élevés	
<b>Densité 93</b>						
I	6 au 26 mai	Kequ, DPul, TRMe		Pomp, Cono, Eudi, Cal 3-5	Azote et trans. élevées, Cyano. faible	McEd, Cyc 3-4, Naup (-)
II	9 juin et 23 juin 18 août	Pomp	Cono, Eudi, Cal 3-5	Kequ, DPul, TRMe, Cal 4-5		
III	7 juillet au 5 août	Cono, Eudi, Cal 3-5	Kequ, DPul, TRMe, Pomp, Kequ		Cyano, T, chlor a, SI, PT élevées et Trans. et azote faible	

NB. Liste des codes: voir annexe 6.



Tableau 3.10. (Suite)

Crooked	Dates	Espèces importantes élevée Biomasse	Espèces importantes moyenne Biomasse	Espèces importantes faible Biomasse	Variables environnementales corrélées avec Axe I ou II	Variables corrélées avec Axe III
<b>Biomasse 91</b>						
1a	14 mai			Cono, Cal 3-5	Chloro élevées	Crypto (-)
	18 juin/20 août					Chryso (+)
1b	4 juin		Cono, Cal 3-5		Chloro faibles	Chlor. a (-)
II	7 septembre				Chloro faibles	
	9 juillet/1 août		Cono, Cal 3-5			
<b>Biomasse 92</b>						
1a	13 mai/1 juillet		DBTh, AcVe	Fili, Aspr		Cyano (-)
1b	7 juin/29 juillet		Fili, Aspr	AcVc		
II	14 juil		Acve	Fili, Aspr	Cyano élevées	
III	12 août		Fili, Aspr		AcVe	
<b>Biomasse 93</b>						
I	6 mai/26 mai au 9 juin/21 juil au	Cyc 3-4	BZoo, Kehi, Unro, DPul		PT élevé	Kehi, Unro (+)
II	18 août 23 juin et 7 juillet			BZoo, Kequ, DPul	NO2-NO3 faible	
III	12 mai	BZoo, Kcqu, DPul		Cyc 3-4, Kehi, Unro	NO2-NO3 élevé	T (-)

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

### 3.8.2. Succession saisonnière du zooplancton au lac Jenkins

La succession saisonnière du zooplancton au lac Jenkins basée sur la densité des taxons se caractérise aussi par trois à quatre phases successioneuses selon les années (Fig. 3.19 A). En général pour 1991 et 1993 (Tableaux 3.11 et Annexe 5B), le premier groupe (mai) correspond à la phase printanière dominée par les Rotifères (*Kellicottia longispina*, *Notholca* sp.); le deuxième groupe rassemble les échantillons de juin caractérisés par la faible densité du zooplancton en 1991 ou à l'inverse par la grande importance des Rotifères en 1993 (*Kellicottia longispina*, *Keratella* spp. et *Polyarthra* sp., *Synchaeta* sp.) et le développement des premiers stades de Copépodes Cyclopoïdes; le troisième groupe englobe les échantillons de juillet-août et septembre où les Rotifères tels que *Conochilus unicornis* et *Asplanchna priodonta* en 1991 ou *Euchlanis dilatata* en 1993 ainsi que le Calanoïde *Skistodiptomus oregonensis* prennent de l'importance. Pour l'année 1992, le patron est décalé car l'échantillonnage n'a débuté que le 7 juin et s'est poursuivi ensuite du 2 juillet au 16 septembre. Les copépodites de Calanoïdes prédominent en juin puis sont remplacés par les Rotifères (*Keratella cochlearis*, *Euchlanis dilatata*) et les Cyclopoïdes (*Tropocyclops prasinus mexicanus*) durant l'été.

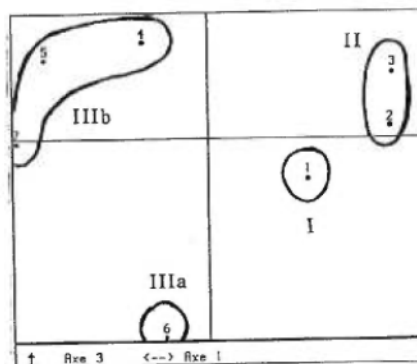
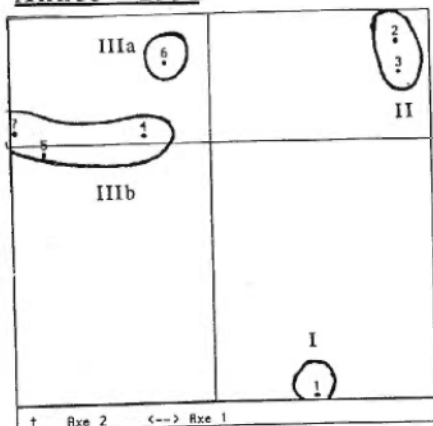
Les ordinations basées sur la biomasse (Fig. 3.19 B) indiquent aussi un patron de succession saisonnière en deux étapes principales subdivisées en sous-groupes: printemps- début été (mai à juillet) et fin été - début automne (août à septembre). Les biomasses sont plus fortes en début de saison à cause du développement des gros Cladocères *Daphnia pulicaria*, des copépodites et adultes de Copépodes (en particulier

Fig. 3.19. Distribution des échantillons et des groupements saisonniers basée sur les densités (A) ou les biomasses (B) des taxons de zooplancton dans les trois premiers plans de projection de l'analyse en coordonnées principales, dans le lac Jenkins de 1991 à 1993.

## A

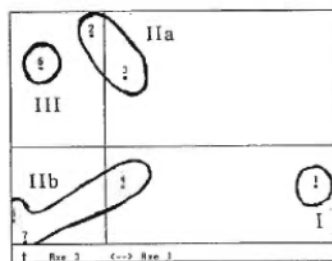
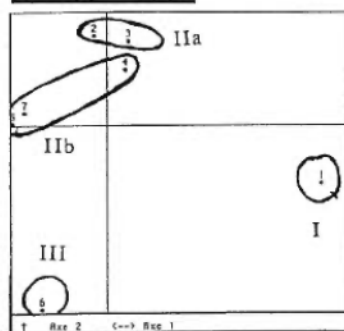
## Jenkins-Densité

## Année 1991



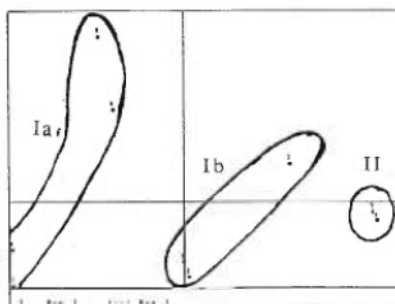
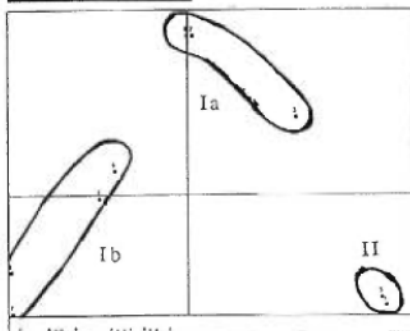
- I- 14 mai
- II- 4 juin et 18 juin
- IIIa- 20 août
- IIIb- 9 juillet et 1 août/  
7 septembre

## Année 1992



- I- 7 juin
- IIa- 2 et 14 juillet
- IIb- 29 juillet et 12 août  
/ 16 septembre
- III- 26 août

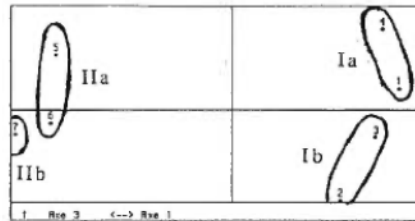
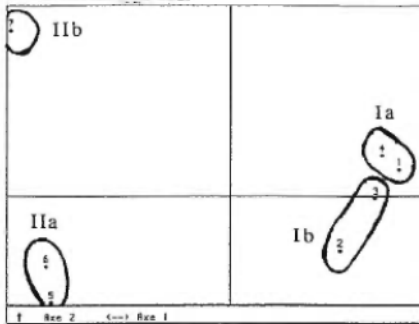
## Année 1993



- Ia- 6 au 26 mai
- Ib- 7 juillet au 18 août
- II- 9 et 23 juin

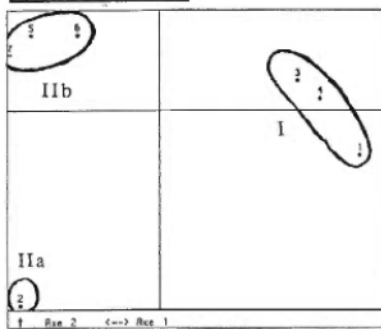
**B**  
**Jenkins-Biomasse**

**Année 1991**



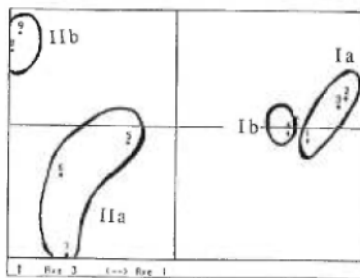
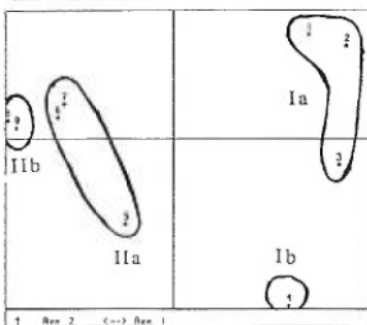
Ia- 14 mai et 9 juillet  
Ib- 4 et 18 juin  
IIa- 1 août et 20 août  
IIb- 7 septembre

**Année 1992**



I- 7 juin /  
14 et 29 juillet  
IIa- 2 juillet  
IIb- 12 août au 16 septembre

**Année 1993**



Ia- 6 au 26 mai  
Ib- 9 juin  
IIa- 23 juin au 21 juillet  
IIb 5 et 18 août

Tableau 3.11. Caractéristiques du zooplancton et de l'environnement pour chaque phase de la succession dans le lac Jenkins.

Jenkins	Dates	Espèces corrélées Densité élevée	Espèces corrélées Densité moyenne	Espèces corrélées Densité faible	Variables environnementales corrélées avec Axe I ou II	Variables environnementales corrélées avec Axe III
<b>Densité 91</b>						
I	14 mai	DZoo, Kelo, Poly		Cono, Aspr		PDT (+)
II	4 et 18 juin			Dzoo, Cono, Aspr		Kelo (-), Si (-)
IIIa	20 août	Kelo		Dzoo		
IIIb	9 juillet au 7 septembre	Cono, Aspr	Dzoo	Kelo		
<b>Densité 92</b>						
I	7 juin	Cal 3-4		Keco, TPMe, Naup	Chloro et PT élevés	Cal 1 (+)
IIa	2 et 14 juillet	Eudi, Cyc 2, Naup	Cal 3-4, Keco,	TPMe	Chloro moyen, PT faible	PT (-)
IIb	29 juillet et 12 août/16 septembre	Keco, TPMe	Eudi, Cyc 2, Naup	Cal 3-4	Chloro faible; PT élevé	
III	26 août	Keco, TPMe	Naup	Cal 3-4, Eudi, Cyc 2	Chloro faible; PT moyen	
<b>Densité 93</b>						
Ia	6 au 26 mai	Noth	Poly, Kehi, Kelo, Keco, Kequ, Sync	Aspr, Eudi, SkOr	PT élevé	Naup (+)
Ib	7 juillet au 18 août	Eudi, SkOr	Aspr, Cyc 1-2, Keco, Kelo, Kequ, Poly, Sync	Noth, Kehi	PT faible	
II	9 et 23 juin	Aspr, Cyc 1, Kehi, Kelo, Keco, Kequ, Poly, Sync, Cyc 2		Noth, Eudi, SkOr	PT et N/P élevées	

NB. Liste des codes: voirr annexe 6.

Tableau 3.11 (Suite)

Jenkins	Dates	Espèces corrélées		Espèces corrélées		Variables environnementales corrélées avec l'Axe I ou II		Variables environnementales corrélées avec l'Axe III	
		Biomasse élevée	Biomasse moyenne	Biomasse faible	Espèces corrélées	Variables environnementales corrélées avec l'Axe I ou II	Variables environnementales corrélées avec l'Axe III		
<b>Biomasse 91</b>									
Ia	14 mai au 9 juillet	BZoo, Pomp, DPul, Cyc 4-5		TPMe, Cerio, Cal 2		Cyano faibles			
Ib	4 et 18 juin	BZoo, Pomp, DPul, Cyc 4-5	TPMe, Cerio, Cal 2			Cyano faibles		Si (-)	
Ila	1 et 20 août	Cal 2	TPMe, Cerio, DPul, Cyc 4-5	BZoo, Pomp		Crypto-Chryso faibles et Cyano élevées			
IIf	7 septembre	TRMe, Cerio		BZoo, Pomp, DPul, Cyc 4-5, Cal 2		Crypto-Chryso faibles et Cyano élevées			
<b>Biomasse 92</b>									
I	7 juin 14 et 29 juillet	Bzoo, DPul, Cal 5	Cono			Si moyen			
Ila	2 juillet	Cyc 1, Cono		Bzoo, DPul, Cal 5		Si faible			
IIf	12 août au 16 sept.	Kelo, Keco, Hemi, TRMe	DPul, Cal 5, Cyc 1	BZoo, Cono		Si élevé			
<b>Biomasse 93</b>									
I	6 au 26 mai	Noth	Kehi, Poly, Sync	DPul, Cerio, Cono, Eudi, Aspr, TPMe, AcDe, SkOr		Cyano, T° faibles; No2-No3 élevé		Aspr (-)	
Ib	9 juin	Keco, Kequ, Cyc 1, Kehi, Poly, Sync	Cono, Aspr	Noth, Eudi, DPul, Cerio, TPMe, AcDe, SkOr		N/P, Secchi élevés; Phyto faible			
Ila	23 juin au 21 juillet	Bzoo, Cono, Eudi, Aspr	Keco, Kequ, Poly, Cyc 1, DPul, Cerio, TPMe, AcDe, SkOr	Kehi, Sync, Noth		Cyano intermédiaire			
IIf	5 et 18 août	Bzoo, DPul, Cerio, TPMe, AcDe, SkOr	Cono, Eudi	Keco, Kequ, Kehi, Poly, Noth, Sync, Aspr, Cyc 1		Cyano, T° élevées			

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

*Diacyclops bicuspidatus thomasi*) et des Rotifères (en particulier *Notholca* sp., *Synedra* sp. *Keratella* spp. et *Polyarthra* sp.). À la fin de l'été, ce sont les Rotifères coloniaux (*Conochilus unicornis*, de plus grande taille (*Euchlanis* sp.) ou prédateur (*Asplanchna priodonta*) ainsi que les Cladocères (*Daphnia pulicaria*, *Ceriodaphnia* sp.) et les Copépodes (*Tropocyclops prasinus mexicanus*, *Acanthocyclops denticornis* et *Skistodiaptomus oregonensis*) qui caractérisent les peuplements.

Les facteurs environnementaux reliés à la distribution saisonnière des échantillons sont durant la phase printanière, la faible température (en 1993), la faible biomasse des Cyanobactéries (1991 et 1993), la forte biomasse de Chlorophytes (en 1992) et les fortes concentrations d'azote (1993) (Tableau 3.11). Pour la phase estivale, ce sont la biomasse du phytoplancton, le phosphore total, la baisse de transparence et du rapport N/P.

### 3.8.3. Succession saisonnière du zooplancton au lac Baptiste

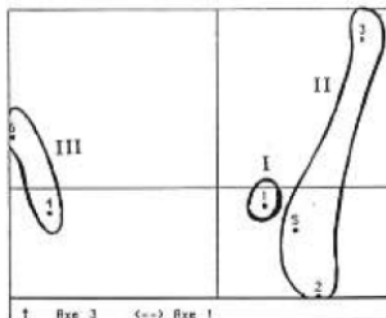
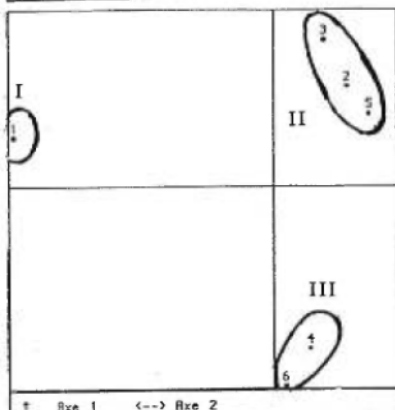
Au lac Baptiste, les ordinations en densité (Fig. 3.20A; Tableau 3.12) démontrent clairement l'existence de trois phases successives au cours de la succession saisonnière. Le groupe I correspond aux échantillons de printemps (mai) caractérisés par le développement des Rotifères (*Conochilus unicornis* et *Keratella hiemalis*). Le deuxième groupe rassemble les échantillons de juin où s'associent des peuplements à Rotifères (*Conochilus* et *Keratella*) et les petits Cladocères (*Bosmina*) et Copépodes (*Diacyclops bicuspidatus thomasi* et *Acanthocyclops vernalis*). Le troisième groupe rassemble les échantillons de juillet et de la mi-août ou les gros Cladocères



Fig. 3.20. Distribution des échantillons et des groupements saisonniers basée sur les densités (A) ou les biomasses (B) des taxons de zooplancton dans les trois premiers plans de projection de l'analyse en coordonnées principales, dans le lac Baptiste de 1991 à 1993.

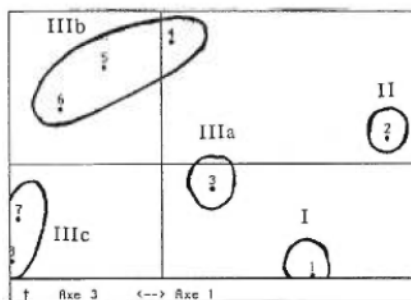
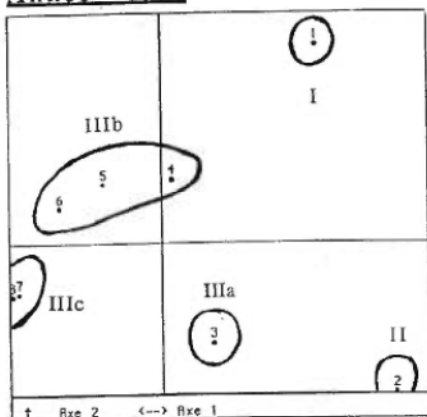
**A**  
**Baptiste-Densité**

**Année 1991**



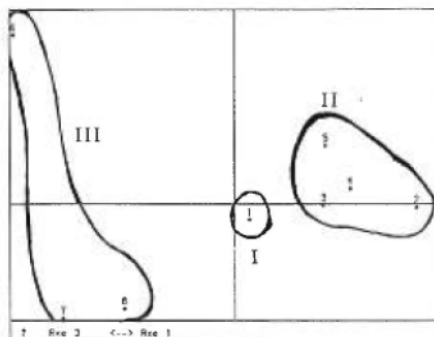
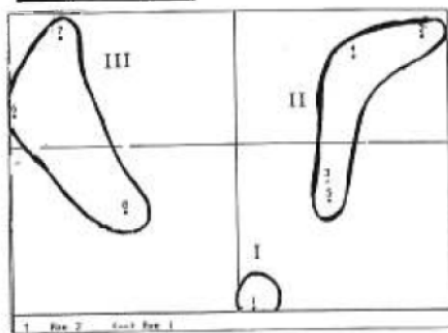
- I- 15 mai
- II- 5 et 19 juin / 30 juillet
- III- 10 juillet / 20 août

**Année 1992**

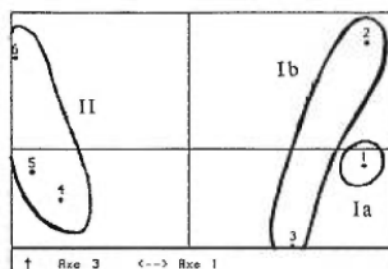
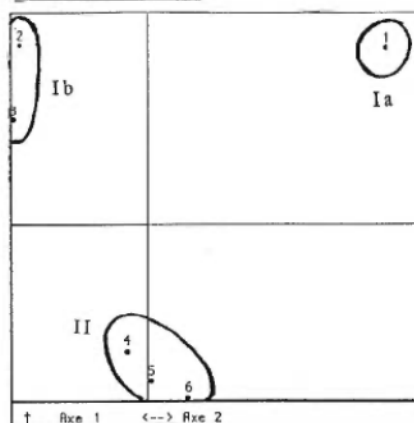


- I- 12 mai
- II- 8 juin
- IIIa- 2 juillet
- IIIb- 14 juillet au 13 août
- IIIc- 26 août et 15 septembre

**Année 1993**



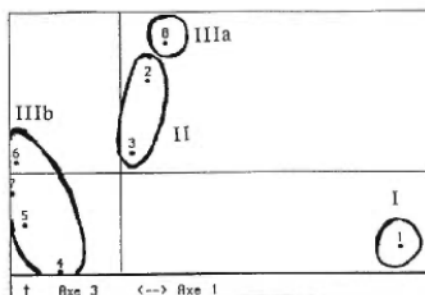
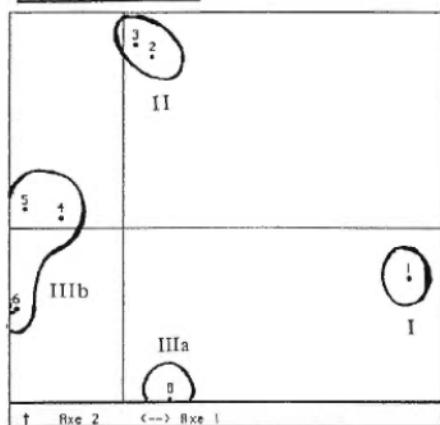
- I- 12 mai
- II- 26 mai au 7 juillet
- III- 23 juillet au 18 août

**B****Baptiste-Biomasse****Année 1991**

Ia- 15 mai

Ib- 5 et 19 juin

II- 10 juillet au 20 août

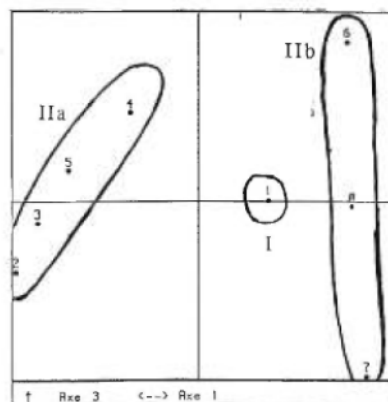
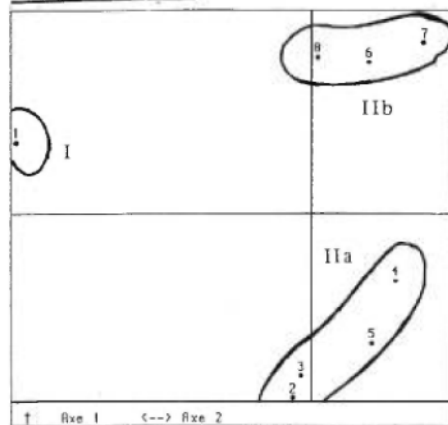
**Année 1992**

I- 12 mai

II- 8 juin et 2 juillet

IIIa- 14 juillet au 26 août

IIIb- 15 septembre

**Année 1993**

I- 12 mai

IIa- 26 mai au 7 juillet

IIb- 23 juillet au 18 août

Tableau 3.12. Caractéristiques du zooplancton et de l'environnement pour chaque phase de la succession dans le lac Baptiste.

Baptiste	Dates	Espèces importantes	Espèces corrélées	Espèces corrélées	Variables environnementales corrélées avec Axe I ou II	Variables corrélées avec Axe III
		Densité élevée	Densité moyenne	Densité faible		
<b>Densité 91</b>						
I	15 mai		Cono		PDT élevé, T et NH4 faible	
II	5 et 19 juin/30 juillet	Cono			PDT élevé, T et NH4 faible	
III	10 juillet/20 août			Cono	PDT faible, NH4 élevé	
<b>Densité 92</b>						
I	12 mai	Cono	Bolo, DBTh, Cyc3-4	Pomp, Chyd, Dile, AcVe, Keco	Cyano, Crypt/Chryso, Phyt, NO2-NO3, Si, Chlor a faibles	
II	8 juin	DBTh, AcVe, Bolo, Cyc 3-4		Cono, Keco, Pomp, Chyd, Dileu	Cyano, Crypt/Chryso, Phyt, NO2-NO3, Si, Chlor a faibles	
IIIa	21 juillet	AcVe	DBTh, AcVe, Bolo, Cyc 3-4, Cono, Keco, Pomp, Chyd, Dileu		Cyano, Crypt/Chryso, Phyt, NO2-NO3, Si, Chlor a faibles	
IIIb	14 juillet au 13 août	Dile	Keco, Pomp, Cono, Chyd, DBTh, AcVe, Cyc 3-4	Bolo, DBTh, Cyc 3-4	Cyano, Crypt/Chryso, Phyt, NO2-NO3, Si, Chlor a élevé	TP et PTD (-)
IIIc	26 août et 15 septembre	Keco, Pomp, Chyd, Dile	AcVe	Cono, Bolo, DBTh, Cyc 3-4	Cyano, Crypt/Chryso, Phyt, NO2-NO3, Si, Chlor a élevé	
<b>Densité 93</b>						
I	12 mai	Kehi	Kelo, Kequ, Bolo	DGM, Cal 4-5, Cyc 2-4	Transp. si, Chlor a intermédiaire	
II	26 mai au 7 juillet	DZoo, Kelo, Kequ, Cyc 2-4, Bolo	DGM, Cal 4-5, Kehi		Trans élevée, Si, Chlor a faibles	
III	23 juillet au 18 août	DGM, Cal 4-5	Cyc 2-4	Kelo, Kequ, Kehi, Cyc 2-4, Bolo	Trans faible Si, Chlor a élevés	

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Tableau 3.12. Suite.

Baptiste	Dates	Espèces importantes	Espèces importantes	Variables	Variables
		Biomasse élevée	Biomasse moyenne	environnementales	environnementales
				corrélées avec Axe I ou II	corrélées avec Axe III
<b>Biomasse 91</b>					
Ia	15 mai	Kequ, Poly, Aspr, DBTh, Cyc 2	BZoo, Cyc 3-4	Cyano, T, Si, NH <sub>4</sub> , Si, pH faibles	NO <sub>2</sub> -NO <sub>3</sub> (+)
Ib	5 et 19 juin	Cyc 3-4	Kequ, Poly, Aspr, DBTh, Cyc 2, DGM, Chyd, MeEd, AcVe	Trans élevée	
II	10 juillet au 20 août	BZoo, DGM, Chyd, Dile, MeEd, AcVe		Cyano, T, Si, NH <sub>4</sub> , Si, pH élevées	
<b>Biomasse 92</b>					
I	12 mai		Bolo, DBTh, Cyc 3-4	Cyan, Cryot/Chrys, Phyto faibles, PTD élevé	AcVe (+)
II	8 juin et 2 juillet	BZoo, DGM, Bolo, DBTh, Cyc 3-4	SkOr	TP, NO <sub>2</sub> -NO <sub>3</sub> , Chlor a faibles	
IIIa	14 juillet au 26 août	SkOr	BZoo, Pomp, DGM, DBTh, Cyc 3-4	Cyan, Cryot/Chrys, Phyto élevés, PTD faible	
IIIb	15 septembre	Pomp		TP, NO <sub>2</sub> -NO <sub>3</sub> , Chlor a élevés	
<b>Biomasse 93</b>					
I	12 mai		Kequ, Cono, Bolo, Cyc 1	Chloro faible	Cal 3-4 (+)
Ila	26 mai au 7 juillet	Kelo, Kequ, Aspr, Bolo, Cyc 2-4	Dile, SkOr, Aspr	Trans élevée, Si, Chlor a faibles	
IIf	23 juillet au 18 août	Dile, SkOr	Kelo, Kequ, Aspr, Bolo, Cyc 2-4	Trans faible, Si, Chlor a élevés	

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

(*Diaphanosoma*, *Daphnia pulicaria*) et les Chydoridés reprennent de l'importance. Finalement, on observe aussi une dernière étape à la fin août et septembre avec un nouveau développement des Rotifères (*Pomphylx* et *Keratella cochlearis*).

Les ordinations basées sur la biomasse (Fig. 3.20B; Tableau 3.12) des taxons de zooplancton reflètent aussi une succession saisonnière en trois ou quatre étapes où on observe sensiblement la même succession d'espèces qu'en densité. Les peuplements printaniers se caractérisent par la prédominance des Rotifères (*Keratella quadrata*, *Polyarthra* et *Asplanchna priodonta*) et des jeunes stades copépodites. Le peuplement de juin se distingue par la prédominance des Cyclopoïdes adultes (*Diacyclops bicuspidatus thomasi*) et des Cladocères (*Bosmina*, *Daphnia galeata mendotae*).

À la fin de l'été, les Cladocères (*Daphnia galeata mendotae*, *Diaphanosoma*, *Chydoridés*) et les Copépodes (*Mesocyclops edax*, *Acanthocyclops vernalis*, *Skistodiaptomus oregonensis*) complètent leur développement. En 1992, la succession se termine avec l'accroissement de la biomasse de *Pomphylx*.

Les facteurs environnementaux reliés à la distribution saisonnière des échantillons sont durant la phase printanière, la concentration élevée de phosphore total dissous, les plus faibles concentrations d'azote dissous, des eaux froides et transparentes ainsi que la faible biomasse de tous les groupes phytoplanctoniques. Pour la phase estivale, ce sont la forte biomasse du phytoplancton (Cyanobactéries et Chlorophytes) et de chlorophylle *a*, l'augmentation du phosphore total et la baisse de transparence.

**CHAPITRE 4**  
**DISCUSSION**

## 4. Discussion

### 4.1. Abondance et structure du zooplancton dans les lacs hypereutrophes

Le Tableau 4.1 résume les données de la présente étude sur les niveaux des nutriments, l'abondance du phytoplancton, la structure et la richesse spécifique du zooplancton dans les lacs hypereutrophes de l'Alberta.

La densité moyenne du zooplancton total varie de 37 à 162 ind/l tandis que la biomasse moyenne s'étend de 12 à 334  $\mu\text{g/l}$ . L'abondance du zooplancton dans les lacs Crooked, Jenkins et Baptiste est analogue à celle rapportée dans d'autres lacs hypereutrophes de l'Alberta (17-127 ind/L) (Pinel-Alloul, 1993), mais aussi à celle enregistrée dans les lacs oligo-mesotrophes du Québec (8-240 ind/L) (Pinel-Alloul, 1990).

De plus, la biomasse du zooplancton est aussi comparable à celle repertoriée dans les lacs hypereutrophes et eutrophes des prairies de l'Alberta (Pinel-Alloul, 1993: 4-138  $\mu\text{g/L}$ ; Ghadouani, 1995: données non publiées: 13-184  $\mu\text{g/L}$ ; Pinel-Alloul et al., 1996: 22-200  $\mu\text{g/L}$ ).



Tableau 4.1. Éléments nutritifs (valeurs moyennes et extrême sur toute la colonne d'eau), biomasse du phytoplancton, abondance, structure e richesse spécifique du zooplancton dans les trois lacs hypereutrophes de l'Alberta pendant les trois années.

Lacs	Crooked			Jenkins			Baptiste		
	1991	1992	1993	1991	1992	1993	1991	1992	1993
<b>Nutriments</b>									
PT	80 (31-237)	56 (27-618)	253 (27-482)	136 (22-706)	101 (25-742)	116 (22-719)	145 (27-384)	97 (26-404)	111 (32-802)
PDT	32 (11-116)	36 (12-110)	42 (10-205)	56 (10-393)	75 (10-188)	35 (6-154)	120 (11-327)	112 (12-386)	53 (76-373)
NH <sub>4</sub>	106 (8-586)	509 (0-3628)	371 (0-797.5)	475 (0.1-1950)	328 (5-2733)	225 (2.3-1590)	368 (0-2255)	404 (0-2070)	197 (0-934)
NO <sub>3</sub> +NO <sub>2</sub>	12.4 (0-40)	9.8 (0-37)	151 (2.6-3071)	15 (0-91)	55 (0-156)	21 (0-109)	36 (0-204)	51 (0-198)	145 (0-378)
<b>Phytoplancton</b>									
Cyanobactéries (mg/l)	4639	4158	3653	945	1480	2297	1841	2475	1400
Diatomés (mg/l)	318	2866	1124	564	521	1815	1838	1035	4417
Phyt. (mg/l)	5441	7601	5005	2066	2300	4378	4566	5462	7817
<b>Densité</b>									
DZoo. (ind/l)	162	142	37	56	107	167	212	84	39
DRoti. (%)	91	82	83	69	82	97	72	48	59
DClad. (%)	4	10	6	17	6	1	3	25	8
DCyl (%)	1	2	1	5	3	1	5	2	20
DCal (%)	3	2	2	2	2	0	1	1	0
<b>Biomasse</b>									
BZoo (µg/l)	123	334	42	233	129	16	61	76	12
BRoti. (%)	2	1	6	1	2	28	12	1	4
BClad. (%)	72	95	83	94	87	59	48	62	37
BCyl (%)	1	0	2	1	2	5	19	24	46
BCal (%)	25	4	8	4	9	7	17	11	8
<b>Richesse spéc.</b>	18	22	24	17	21	22	21	24	21

NB. Liste des codes: Voir annexe 6.

#### 4.1.1. Densité

En termes de densité, les Rotifères dominent la communauté zooplanctonique des lacs hypereutrophes car leur abondance augmente avec l'eutrophisation (Karabin et al., 1985; Harman et al., 1995). Dans ces milieux, les Rotifères sont plus sélectifs que les grands Cladocères et peuvent éviter d'ingérer les filaments de Cyanobactéries toxiques (Kirk et Gilbert, 1992). Nos résultats confirment la prédominance des Rotifères (48-97% de la densité du zooplancton total) dans les milieux hypereutrophes de l'Alberta (Tableau 4.1) tel que noté par Pinel-Alloul (1993). *Conochilus* sp. était l'espèce de Rotifères la plus abondante en 1991 dans les trois lacs. Selon Pourriot (1977), cette espèce est indicatrice de niveaux trophiques élevés car elle se nourrit de débris et de bactéries en suspension dont l'abondance augmente avec l'eutrophisation (Karabin et al., 1985). D'autre part, *Conochilus* sp. est moins affecté par les Crustacés. Sa forme coloniale réduit la prédation par les Copépodes Cyclopoïdes et l'interférence mécanique avec *Daphnia*. En effet, sa grande taille empêche son entrée dans la chambre branchiale de *Daphnia* et lui évite de subir des dommages lors de la filtration de l'eau par ces grands Cladocères (Gilbert, 1988; Fousman, 1996).

En plus de *Conochilus* sp., d'autres espèces de Rotifères ont dominé le zooplancton des lacs hypereutrophes de l'Alberta en 1992 et 1993, en particulier *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra* sp., *Pompholyx* sp., *Euchlanis dilatata*, *Synchaeta* sp. et *Asplanchna priodonta*. Quelques espèces étaient aussi présentes occasionnellement: *Filinia* sp., *Brachionus* sp., *Notholca* sp., *Hexarthra mira*, *Ascomorpha* sp., *Trichocerca* sp. et *Platias* sp. Karabin et al. (1985) classe la majorité de ces espèces comme indicatrices d'eutrophisation et

explique leur dominance par leur mode de nutrition. Ainsi, *Keratella cochlearis*, *Conochilus* sp., *Pompholyx* sp. et *Filinia* sp., au régime détritivore et bactérivore, peuvent atteindre 60% et 80% de la biomasse totale des Rotifères dans les milieux eutrophes et hypereutrophes. *Euchlanis dilatata*, *Brachionus* sp. et *Platyas* sp. sont aussi des espèces caractéristiques des lacs eutrophes (Gannon et Stemberger, 1978), de même que *Trichocerca* sp. (Karabin., 1985). *Brachionus* se nourrit de détritus, de bactéries et des algues des milieux eutrophes; *Trichocerca* utilise les colonies et les filaments d'algues comme substrats pour contrer la sédimentation et peut se nourrir d'algues filamenteuses; *Euchlanis dilatata* vit attaché aux colonies pendant les floraisons de phytoplancton (Pourriot, 1977). Les autres espèces (*Keratella quadrata*, *Kellicottia longispina*, *Polyarthra* sp. et *Synchaeta* sp.) sont plutôt ubiquistes et se retrouvent aussi bien dans les milieux oligo-mésotrophes et acides (Pinel-Alloul et al., 1990) que dans les milieux eutrophes où elles se développent au printemps et utilisent davantage le nanophytoplancton que les détritus et des bactéries (Pourriot, 1977).

#### 4.1.2. Biomasse

En termes de biomasse, les Cladocères étaient prédominants (37-94% de la biomasse totale) dans les lacs hypereutrophes de l'Alberta (Tableau 4.1). Ceci est lié à leur forte biomasse par rapport aux Rotifères. Les Cladocères dominants étaient *Daphnia pulicaria* dans les lacs Crooked et Jenkins et *Daphnia galeata-mendotae* dans le lac Baptiste. Les petits Cladocères (*Bosmina longirostris*, *Chydorus* sp., *Ceriodaphnia* sp. et *Diaphanosoma leuchtenbergianum*) ne contribuaient significativement à la biomasse totale du zooplancton qu'au lac Baptiste.

*Daphnia pulicaria* est généralement abondante dans les lacs eutrophes ou hypereutrophes car elle démontre une grande résistance aux toxines des Cyanobactéries (DeMott, 1991). De plus, elle exhibe une très forte diversité clonale lui permettant de coloniser les différents habitats littoraux et profonds (Tessier et Leibold, 1997). *Daphnia galeata-mendotae*, de plus petite taille, est plutôt une espèce de milieux oligomésotrophes très commune dans les lacs d'origine glaciaire de l'Amérique du Nord (Pinel-Alloul, 1987; Pinel-Alloul et al., 1990) et très sensible à l'acidité (Yan et al, 1995). Mais, elle peut aussi dominer dans les milieux eutrophes (Goulden et al, 1982).

Parmi les autres Cladocères, *Chydorus sp.* et *Ceriodaphnia sp.* sont communément retrouvées dans les lacs eutrophes. *Chydorus*, espèce associée au périphyton, colonise souvent la zone limnétique après une floraison de Cyanobactéries qu'elle utilise comme substrat (Gannon et Stemberger, 1978; Havens, 1991; Hann et al, 1994). *Bosmina longirostris* est une espèce eurytope commune dans les lacs oligotrophes, aux eaux froides et acides (Pinel-Alloul, 1979; Pinel-Alloul et al., 1990) mais aussi dans les milieux eutrophes (Gannon et Stemberger, 1978; Weglenska, 1988; Gemza, 1995). Dans les lacs eutrophes, elle domine quand les ressources nutritives sont très abondantes (Goulden et al, 1982; Hann et al, 1994) et elle est très résistante à l'empoisonnement par les toxines des Cyanobactéries (DeMott, 1991). Enfin, *Diaphanosoma leuchtenbergianum* domine aussi dans les lacs eutrophes par rapport aux lacs oligotrophes (Harman et al., 1995). Elle apparaît en conditions stables durant la stratification thermique (Seda et al., 1989), comme dans le cas du lac Baptiste.

Les Copépodes étaient moins abondants en terme de biomasse (4-26% aux lacs Crooked et Jenkins) que les Cladocères, excepté au lac Baptiste (35-54%) (Tableau 4.1). En général, il est reconnu que les Copépodes Calanoïdes sont plus abondants dans les lacs oligotrophes que dans les lacs eutrophes ou hypereutrophes (Gannon et Stemberger, 1978; Harman, 1995; Maier, 1996a). Par ailleurs, les Copépodes Cyclopoïdes sont plus abondants dans les lacs à forte prédation par les poissons planctonophages, mais leur développement est inhibé dans les lacs à forte biomasse de Daphnies (Hrbacek, 1994), ce qui était le cas des lacs Crooked et Jenkins.

Parmi les Copépodes trouvés dans nos lacs, *Acanthocyclops vernalis* est reconnu comme espèce indicatrice des milieux eutrophes (Gannon, 1972a et b; Gannon et Stemberger, 1978; Siegfried, 1996). Par contre, les Cyclopoïdes *Mesocyclops edax* et *Diacyclops bicuspidatus thomasi* et le Calanoïde *Skistodiatomus oregonensis* dominant aussi dans les lacs neutres ou alcalins (Pinel-Alloul, 1987; Pinel-Alloul et al., 1990).

#### 4.1.3. Richesse spécifique

La richesse spécifique du zooplancton dans les lacs hypereutrophes de l'Alberta variait de 17 à 24 espèces (Tableau 4.1). Elle est fortement inférieure à celle indiquée dans les lacs oligo-mésotrophes du Québec (53 taxons de zooplancton) (Pinel-Alloul et al., 1990) et légèrement inférieure à celle enregistrée dans d'autres lacs eutrophes de l'Alberta (23 à 27 taxons de zooplancton) (Pinel-Alloul et al., 1996). Selon Tilman (1986), un fort enrichissement en nutriments, une forte biomasse des

Cyanobactéries et une forte limitation en oxygène réduit la diversité spécifique dans les milieux hypereutrophes. Par ailleurs, la diversité des Crustacés serait plus élevée dans les lacs de grande superficie (Dodson, 1991; Dodson, 1992; Dodson et al., 1996). En effet, le lac Baptiste de plus grande superficie présente aussi une plus grande richesse spécifique en 1991 par rapport aux deux autres lacs et également la plus forte diversité des Cladocères et des Copépodes Cyclopoïdes. Cependant, dans l'ensemble les Rotifères sont le peuplement le plus diversifié dans les trois lacs (Tableau 3.5). Harman et al. (1995) ont aussi noté un maximum de la richesse spécifique et des taxons de Rotifères dans les lacs eutrophes comparativement aux lacs oligotrophes. L'augmentation de l'abondance et du nombre de taxons de Rotifères dans les milieux hypereutrophes s'explique en partie par leur stratégie de développement (stratégie r) et leur mode de reproduction parthénogénétique qui leur permet de survivre sous forme d'oeuf de durée en conditions adverses et de se développer très rapidement lorsque les conditions s'améliorent (Pourriot 1977).

## **4.2. Variations inter-lacs**

### **4.2.1. Environnement abiotique**

Le lac Crooked, très peu profond et polymictique, présente les plus fortes concentrations en phosphore total (1993), en phosphore total dissous (1993), en nitrates-nitrites (1993), en silice (1991 et 1993) ainsi qu'un rapport N/P plus élevé (1993), comparativement aux deux autres lacs. Dans ce lac, le polymictisme et le brassage régulier de la colonne d'eau durant la majeure partie de l'été assure une redistribution permanente des éléments nutritifs et induit un fort enrichissement en

phosphore des eaux de surface. Toutefois, compte tenu du maintien de la microzone oxygénée à l'interface eau-sédiments, les niveaux de phosphore dans les eaux profondes sont toutefois plus faibles que dans les deux autres lacs. Au contraire, les deux autres lacs (Jenkins et Baptiste), qui sont bien stratifiés, présentent une anoxie totale des eaux profondes pendant la majeure partie de l'année, ce qui favorise un relargage important de phosphore à partir des sédiments avec des maximums allant jusqu'à 800  $\mu\text{g/L}$ . D'après Evans (1996), la redistribution des nutriments dans la colonne d'eau est plus lente dans les lacs stratifiés que dans les lacs polymictiques. Nos résultats appuyent cette hypothèse car les niveaux de phosphore dans les eaux de surface étaient plus faibles dans les lacs Jenkins et Baptiste que dans le lac Crooked.

#### **4.2.2. Communauté phytoplanctonique**

Il est reconnu que les lacs polymictiques supportent des biomasses de phytoplancton plus élevées que les lacs stratifiés, pour une même concentration en phosphore total (Riley et Prepas, 1985; Evans et al, 1996). Dans notre étude, la biomasse moyenne de phytoplancton total a varié de 2300 à 7817  $\text{mg/L}$ . Toutefois, compte tenue de la grande variabilité saisonnière dans l'abondance et la composition du phytoplancton, les variations inter-lacs dans la biomasse en chlorophylle *a*, en phytoplancton total et en Cyanobactéries ne sont pas significatives. Cependant, certaines tendances permettent de relier le régime thermique des lacs à leur productivité algale. En général, il ressort que le lac Crooked, dont le phytoplancton est dominé par les Cyanobactéries et les Chlorophytes, deux groupes d'algues indicateurs d'eutrophisation, est très productif. Ce lac polymictique, plus riche en phosphore dans les eaux de surface, présente en moyenne les plus fortes biomasses en chlorophylle *a*,

en phytoplancton total et en Cyanobactéries. Le polymictisme dans les lacs hypereutrophes semble donc favoriser le développement d'une communauté phytoplanctonique dominée par les Cyanobactéries, à cause du fort enrichissement en phosphore (Masundire, 1994). L'abondance des Chlorophytes, un groupe caractéristique des lacs eutrophes, est aussi plus forte en 1993 au lac Crooked que dans les deux autres lacs. Par contre, le lac Baptiste, bien qu'aussi productif que le lac Crooked en phytoplancton total, est moins enrichi car les Diatomées et les Chrysophytes y effectuent un développement notable. Les biomasses de Diatomées et du groupe composite des Chrysophytes, Cryptophytes, Dinophytes et Euglénophytes y sont plus fortes en 1993 et 1991 (Diatomées seulement) que dans les lacs Crooked et Jenkins. Le lac Jenkins, au régime dimictique, est le moins productif; c'est aussi le plus transparent.

#### **4.2.3. Communauté zooplanctonique**

Les densités du zooplancton total et des Rotifères étaient très variables au cours du cycle saisonnier dans chacun des lacs. En conséquence, les différences entre les lacs ne sont significatives qu'en 1993, les densités de zooplancton et de Rotifères étant plus élevées au lac Jenkins que dans les deux autres lacs. Toutefois, dans l'ensemble, les Rotifères étaient plus dominants dans les lacs Crooked et Jenkins qu'au lac Baptiste. Dans le lac Crooked, la redistribution et l'enrichissement en nutriments lors des fréquentes périodes de brassage favorisent le développement des espèces de stratégie r, en particulier les Rotifères. Dans les lacs stratifiés, l'accroissement important des Rotifères en 1993 dans le lac Jenkins semble relié à un



maximum de biomasse phytoplanctonique la même année tandis que celui enregistré en 1991 au lac Baptiste s'associe à une baisse de l'importance des Cladocères et des Copépodes la même année.

Les variations inter-lacs dans l'abondance des Crustacés se discernent mieux en termes de biomasses. Les biomasses du zooplancton total et des Cladocères (en particulier les Daphnies) étaient généralement plus élevées dans le lac Crooked et Jenkins que dans le lac Baptiste. À l'inverse, la biomasse des Cyclopoïdes était plus forte au lac Baptiste que dans les deux autres lacs. Ceci s'explique en partie par les différences dans la taille des Cladocères d'un lac à l'autre. En effet, les lacs Crooked et Jenkins supportent de fortes biomasses de *Daphnia pulicaria*, une espèce de très grande taille (> 1.2 mm) alors que le lac Baptiste est dominé par de plus petites espèces de Cladocères (*Daphnia galeata-mendotae*: < 1.2 mm, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia*, *Diaphanosoma* et *Chydorus*).

Les variations inter-lacs dans la biomasse et la composition du peuplement des Cladocères peuvent aussi s'expliquer par les différences dans les communautés de prédateurs du zooplancton. En effet, l'abondance des Cladocères est inversement reliée à l'abondance des poissons planctonophages (Bernardi, 1990; Rublee et al, 1995; Cottingham et al, 1995; Evans, 1996). D'une part, une dominance de poissons planctonophages réduit fortement les espèces zooplanctoniques de grande taille ainsi que les prédateurs invertébrés et favorisent les espèces de petite taille en réduisant la compétition avec les gros filtreurs (Gemza, 1995). D'autre part, une forte prédation par les poissons piscivores réduit l'abondance des poissons planctonophages aboutissant à une dominance du zooplancton de grande taille, en particulier les grosses Daphnies et

les prédateurs invertébrés (Ruble et al, 1995; Kamjenke, 1996). De plus, la prédation par les invertébrés réduit aussi le zooplancton de petite taille (Boerma et al, 1996). Les lacs Crooked et Jenkins sont caractérisés par la présence de *Chaoborus flavicans*, une espèce très sensible à la prédation par les poissons planctonophages (Campbell et 1990; Hann et al., 1994). Le développement de *Daphnia pulicaria* et de *Chaoborus flavicans* dans ces lacs serait probablement associée à une prédation modérée par les poissons planctonophages. Ces deux lacs sont en effet dominés par la perchaude, un planctonophage facultatif, dont les populations sont contrôlées par la présence des brochets piscivores (Mitchell et Prepas, 1990). Par contre, dans le lac Baptiste, on retrouve surtout le Cladocère prédateur *Leptodora kindtii* et de très faibles densités de *Chaoborus flavicans*. La communauté ichthyenne dans ce lac comprend des planctonophages obligatoires comme les ciscos et les épinoches, ce qui indique une pression de prédation plus forte dans ce lac que dans les deux autres. Johnson et Kitchell (1996) ont démontré que les ciscos consomment dix fois plus de *Daphnia pulicaria* que les perchaudes. Ceci pourrait expliquer probablement les faibles biomasses de *Daphnia pulicaria* par rapport à *Daphnia galeata-mendotae* dans le lac Baptiste.

Les variations inter-lacs dans la biomasse des Copépodes Cyclopoïdes pourraient dépendre également des changements dans l'abondance des prédateurs et des Daphnies d'un lac à l'autre. Les Cyclopoïdes constituent les proies préférées des Chaoboridés (Hann et al, 1994) mais sont moins vulnérables à la prédation par les poissons (Pourriot 1995); leur développement est aussi freiné par la compétition pour les ressources exercée par les gros Cladocères (Hrbacek, 1994). Or, les Cyclopoïdes sont relativement beaucoup moins abondants dans les lacs Crooked et Jenkins où les

poissons planctonophages exercent une prédation modérée et où on note de fortes abondances de *Daphnia pulicaria* et *Chaoborus flavicans*. Par contre, dans le lac Baptiste, où la prédation par les poissons planctonophages est plus forte et où la densité des prédateurs invertébrés (*Leptodora kindtii* et *Chaoborus flavicans*) et la biomasse de *Daphnia galeata-mendotae* sont plus faibles, on observe un développement important des Cyclopoïdes.

Les différences inter-lacs dans la composition du zooplancton se reflètent aussi au niveau de la structure en taille du zooplancton. Ainsi, la prédominance du macrozooplancton (> 800 µm), composé principalement de *Daphnia pulicaria*, des Copépodes Calanoïdes adultes (*Skistodiaptomus oregonensis*) et des Cyclopoïdes (*Mesocyclops edax*, *Diacyclops bicuspidatus thomasi* et *Acanthocyclops vernalis*) est beaucoup plus forte aux lacs Crooked (1991-93) et Jenkins (1991-92 seulement). Par contre, les biomasses relatives du macrozooplancton étaient moindres et le micro-(< 500 µm) et mesozooplancton (500-800 µm) étaient plus importants au lac Baptiste (1991-93) et au lac Jenkins (en 1993 seulement).

La richesse spécifique du zooplancton total varie peu entre les lacs (Tableau 4.1). Toutefois, il existe des différences inter-lacs plus marquées dans la richesse spécifique de chacun des peuplements. Les Cladocères sont plus diversifiés dans le lac Baptiste que dans les deux autres lacs, tandis que les Rotifères et les Calanoïdes ont tendance à être plus diversifiés dans les lacs Crooked et Jenkins qu'au lac Baptiste. Il existerait possiblement une forte pression de prédation par les poissons planctonophages dans le lac Baptiste sur les espèces zooplanctoniques de grande taille qui expliquerait le développement d'une communauté plus diversifiée de petits

Cladocères et de Cyclopoïdes suite à la diminution de la compétition par les espèces de grande taille. Aux lacs Crooked et Jenkins, *Daphnia pulicaria* élimine par compétition les ressources les petits Cladocères et les Cyclopoïdes, deux groupes aussi affectés par la prédation des invertébrés. D'autre part, la forte redistribution des nutriments en surface entraîne le développement d'une communauté plus diversifiée de Rotifères.

### **4.3. Variations inter-annuelles**

#### **4.3.1. Environnement abiotique**

La plupart des facteurs abiotiques (température, pH, profondeur du Secchi et profondeur de la zone euphotique, phosphore total et phosphore total dissous) n'ont pas varié significativement au cours des trois années d'étude dans chacun des lacs. Seules, quelques variables (nitrates-nitrites, ammoniacque, ratio N/P, silice) ont varié au cours des trois années dans certains lacs.

Les concentrations de nitrates-nitrites et le rapport N/P étaient plus faibles en 1991 et 1992 qu'en 1993 au lac Crooked; parallèlement, l'ammoniacque et le ratio N/P étaient inférieurs en 1991 qu'en 1992 et 1993 au lac Baptiste (Tableaux 3.1A et B). Ces variations inter-annuelles dans le rapport N/P auraient du se refléter par des changements dans la biomasse des Cyanobactéries. Toutefois, nous n'avons pas observé de variations inter-annuelles significatives des Cyanobactéries dans les trois lacs.

La silice est l'élément nutritif qui a varié le plus au cours des trois années aux lacs Crooked et Jenkins mais il est difficile de relier ces variations à celles des Diatomées. La concentration moyenne en silice était plus élevée en 1991 au lac Crooked lorsque les Diatomées étaient moins abondantes, et en 1992 au lac Jenkins où il n'y a pas eu de variations inter-annuelles dans la biomasse des Diatomées. Finalement, les concentrations de silice étaient plus faibles et stables dans le lac Baptiste bien que les Diatomées aient été plus abondantes en 1993 qu'en 1991 et 1992. Les corrélations entre les Diatomés et le rapport Si/P étaient également non significatives dans les trois lacs pendant les trois années.

#### **4.3.2. Communauté phytoplanctonique**

La chlorophylle *a*, la biomasse du phytoplancton total et celle des Cyanobactéries ne présentent pas de variations inter-annuelles dans les trois lacs, bien que les biomasses moyennes du phytoplancton total aient été plus fortes en 1993 dans les lacs Jenkins et Baptiste et en 1992 dans le lac Crooked. Les écosystèmes qui favorisent le développement des grosses Daphnies montrent généralement les plus faibles biomasses algales (Ruble et al., 1995 et Cottingham et al, 1995). Ceci est confirmé dans les lacs Jenkins et Baptiste où les maximums de biomasse du phytoplancton étaient associés à des minimums dans la biomasse des gros brouteurs (Daphnies). Par contre, au lac Crooked, la plus forte biomasse moyenne de phytoplancton a été notée en 1992 et coïncidait avec un maximum de Daphnies. L'absence de relation entre le développement du phytoplancton et les brouteurs dans ce

lac pourrait s'expliquer par la surabondance des nutriments dans les eaux de surface et le recyclage du phosphore par les Daphnies.

Le groupe composite des Chrysophytes, Cryptophytes, Dinophytes et Euglénophytes et les peuplements des Chlorophytes et des Diatomées ont varié significativement au cours des trois années dans certains lacs. Au lac Jenkins, la biomasse des Chlorophytes était plus faible en 1993 et 1991 qu'en 1992. La biomasse du groupe des Chrysophytes, Cryptophytes, Dinophytes et Euglénophytes était plus forte en 1991 et 1992 au lac Crooked. Par contre, les Diatomées étaient en moyenne plus abondantes en 1993 au lac Baptiste et en 1992 et 1993 au lac Crooked. Ces groupes apparaissent généralement en début de saison avant la phase des eaux claires quand le broutage est encore faible ou coexistent avec les Cyanobactéries durant l'été (Dinophytes) (Zhang et Prepas, 1996).

#### **4.3.3. Communauté zooplanctonique**

La densité du zooplancton total et des Rotifères n'a pas varié significativement au cours des trois années. Cependant, la composition des espèces de Rotifères dans chacun des lacs fut très différente en 1991 comparativement aux deux autres années. *Conochilus* sp. dominait dans les trois lacs en 1991 tandis qu'en 1992 et 1993, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* et *Polyarthra* sp. sont devenues co-dominantes. La prédation par les Copépodes peut influencer la composition des Rotifères dans les lacs tempérés nordiques (Gilbert, 1988). Il semble aussi que la prédation des Cyclopoïdes puisse expliquer les variations inter-annuelles

dans les peuplements de Rotifères des lacs hypereutrophes. En effet, le déclin de *Conochilus* sp. de 1991 à 1992-93 semble associé à l'accroissement de la biomasse des Copépodes Cyclopoïdes (copépodites et adultes), en particulier *Mesocyclops edax* au lac Crooked et *Diacyclops bicuspidatus thomasi* au lac Jenkins. Ces deux espèces ont un taux de prédation élevé sur les Rotifères (Pinel-Alloul, 1995a et b). En 1992 et 1993, les espèces de Rotifères co-dominantes étaient surtout des espèces à avec lorica (*Kellicottia longispina* et *Keratella* spp.), moins vulnérables à la prédation par les Cyclopoïdes (Pourriot, 1995).

Tous les Crustacés, excepté les stades naupliens, ont vu leur densité et leur biomasse diminuer fortement en 1993, comparativement aux deux années précédentes, ce qui se reflète aussi dans la baisse de la biomasse du zooplancton total. La densité des prédateurs invertébrés a également chuté en 1993, ce qui pourrait s'expliquer par la diminution importante de leurs proies. Dans les lacs Crooked et Jenkins, *Chaoborus flavicans* affichait une densité maximale en 1991, moyenne en 1992 et très faible en 1993. Dans le lac Baptiste, la densité maximale de *Leptodora kindtii* a été notée en 1992. Ceci pourrait être relié à la plus faible compétition exercée par *Chaoborus flavicans* dont la densité était très faible en 1992. Au contraire, en 1991 et 1993, l'abondance de *Chaoborus flavicans* dans le lac Baptiste était un peu plus élevée, ce qui a pu induire une baisse dans la population de *Leptodora kindtii*.

En l'absence de données quantitatives sur les communautés de poissons, la variation inter-annuelle dans l'abondance des crustacés zooplanctoniques est difficile à relier aux variations des prédateurs vertébrés. On pourrait expliquer la plus grande biomasse des gros Cladocères et des Copépodes en 1991 et 1992 par une prédation

modérée par les poissons planctonophages, en particulier dans les lacs Crooked et Jenkins. Une forte augmentation des poissons planctonophages en 1993 aurait pu expliquer la chute des populations de Daphnies. Toutefois, on aurait du observer en contre partie une augmentation des espèces de petite taille ou moins vulnérables à la prédation, en particulier les Rotifères, les petits Cladocères et les Cyclopoïdes. Ceci a été le cas pour les Rotifères dans le lac Jenkins mais pas dans les lacs Crooked et Baptiste. De plus, la biomasse des Cyclopoïdes a aussi décliné dans les trois lacs en 1993. Cette baisse marquée de la biomasse des Crustacés en 1993 ne peut pas non plus s'expliquer par des biais méthodologiques. Les méthodes d'échantillonnage et les volumes d'eau filtrés n'ont pas changé au cours des années et n'ont donc pas eu d'influence sur la variabilité inter-annuelle du zooplancton.

#### **4.4. Succession saisonnière dans les lacs hypereutrophes: application du modèle P.E.G.**

Parmi les trois lacs hypereutrophes de l'Alberta, la succession saisonnière dans les lacs bien stratifiés (Jenkins et Baptiste) est dans l'ensemble conforme au modèle P.E.G. établi pour les lacs eutrophes. Les analyses de groupement ont permis de distinguer nettement 3 à 4 phases dans la succession estivale. Par contre, le patron de succession saisonnière observé dans le lac polymictique (Crooked) est moins clair et s'éloigne nettement du modèle P.E.G.



#### 4.4.1. Le lac Crooked

Dans le lac Crooked, la succession saisonnière du plancton ne montre pas de patron défini, en particulier en termes de biomasse, mais des développements sporadiques du plancton.

Au niveau du phytoplancton, la succession des groupes taxonomiques est reliée à différentes variables environnementales selon les années. Ainsi, la phase printannière correspond: 1) en 1991, à des pH faibles, une forte transparence de l'eau associée à une faible biomasse des Chlorophytes et des Cyanobactéries, 2) en 1992, à de faibles concentrations en silice et des niveaux élevés de phosphore total et dissous; ceci explique l'absence totale des Diatomés et l'apparition des Cyanobactéries très tôt en mai 1992 et 3) en 1993, à des niveaux élevés d'azote, une faible biomasse de Cyanobactéries et une forte transparence de l'eau. Par contre, la phase estivale est généralement associée à de fortes températures, des concentrations importantes en phosphore et en silice, de fortes biomasses de chlorophylle *a* et un faible rapport N/P. Ceci explique la forte dominance des Cyanobactéries en été.

Le patron de succession saisonnière du phytoplancton dans le lac Crooked présente plusieurs divergences par rapport au modèle P.E.G. défini pour les lacs eutrophes, soit: 1) le développement rapide des Cyanobactéries très tôt pendant la saison (en particulier en 1992), 2) l'absence du développement printannier des Diatomés pendant les trois années qui avaient, par contre, un fort développement à la fin de l'été en 1992 et des biomasses moyennes durant tout l'été et le début de l'automne en 1993 et 3) le développement très irrégulier des autres espèces

phytoplanctoniques de petite taille qui étaient présentes en très faibles biomasses au printemps 1991 et 1993 et absentes au printemps 1992. D'après Zhang et Prepas (1996), le développement saisonnier du phytoplancton dans les lacs hypereutrophes de l'Alberta est très variable d'une année à l'autre. La prédominance des Diatomées et des Cyanobactéries est reliée aux changements dans la température de l'eau et les épisodes de brassage, tandis que les variations de la biomasse du phytoplancton total sont reliées aux changements dans les concentrations de phosphore total.

Au niveau du zooplancton, plusieurs espèces de Rotifères de grande taille (*Conochilus* sp., *Filinia* sp., *Euchlanis dilatata* et *Asplanchna priodonta*) présentaient aussi des développements brusques et sporadiques au cours de l'été qui variaient d'une année à l'autre. Les Rotifères à thèque étaient plus fréquents au printemps (*Kellicottia longispina*) ou durant l'été (*Keratella cochlearis* et *K. quadrata*). Les Cladocères, représentés principalement par *Daphnia pulicaria*, affichaient aussi un développement très variable d'une année à l'autre. Toutefois, on observait chaque année un premier développement en mai qui coïncidait avec la période des eaux claires. La compétition inter-spécifique semble aussi influencer la succession des Cladocères. Ainsi, *Ceriodaphnia* et *Diaphanosoma leuchtenbergianum* se sont développés seulement en 1993 lorsque l'abondance de *Daphnia pulicaria* était beaucoup plus faible. Chez les Copépodes, les Calanoïdes (*Skistodiaptomus oregonensis*, *Diaptomus leptopus*) se sont bien développés uniquement en 1991 tandis que les Cyclopoïdes (*Mesocyclops edax* et *Tropocyclops prasinus mexicanus*) se sont développés en petits nombres surtout durant l'été. Finalement, il n'y avait pas de patron de succession dans la taille du zooplancton, le macrozooplancton étant dominant pendant presque tout l'été.

La succession du plancton dans le lac Crooked est donc de type allogénique. Le polymictisme provoque des changements brusques des conditions physico-chimiques et le développement sporadique du phytoplancton. En conséquence, on observe de brusques ruptures dans la succession autogénique du zooplancton. L'absence d'un patron de succession autogénique dans le lac Crooked n'est pas conforme au modèle P.E.G. mais se rapproche du type de succession allogénique déjà notée dans le lac Crétiel (France), un petit lac urbain eutrophe, peu profond et de régime polymictique (Lacroix et al., 1989).

#### 4.4.2. Le lac Jenkins.

Dans le lac Jenkins, le patron de succession saisonnier se caractérise par 3 à 4 phases conformément au modèle P.E.G.:

1- une phase printanière au mois de mai ou début juin: au niveau du phytoplancton, les faibles biomasses de Cyanobactéries et l'abondance des espèces de petite taille (Diatomées et/ou Cryptophytes) entraînent le développement du zooplancton de petite taille. La phase printanière est donc marquée par le développement des Rotifères dont l'abondance était particulièrement forte en 1993. Le peuplement de Rotifères était composé des espèces *Kellicottia longispina*, *Polyarthra* sp. et *Notholca* sp. et s'associait à de faibles températures et à de fortes concentrations en azote.

2 - une deuxième phase correspondant au début de l'été (juin-juillet). Elle était caractérisée par une forte biomasse zooplanctonique lors du développement des gros

filtreurs (*Daphnia pulicaria*). En 1993, elle se singularise aussi par une forte dominance numérique des Rotifères et des densités importantes de copépodites de Cyclopoïdes.

3 - une phase marquant la fin de l'été et le début de l'automne (juillet-septembre). Elle était caractérisée par la présence des Rotifères coloniaux et prédateurs en 1991 (*Conochilus* sp., *Asplanchna priodonta*) ou de Rotifères de grande taille en 1993 (*Euchlanis dilatata*). Ces espèces coexistent avec des Cladocères de grande taille (*Daphnia pulicaria*) et ceux de petite taille (*Ceriodaphnia* sp.) et se développent en même temps que les Copépodes (*Tropocyclops prasinus mexicanus*, *Acanthodiptomus denticornis* et *Skistodiptomus oregonensis*). À cette période, les fortes températures estivales, l'enrichissement en silice et en phosphore ainsi que le faible rapport N/P expliquent la dominance des Cyanobactéries. La biomasse phytoplanctonique est par conséquent très élevée et la transparence de l'eau se retrouve ainsi fortement réduite.

Au cours de la succession écologique du plancton dans le lac Jenkins, on observe une augmentation de l'abondance des Cyanobactéries et par conséquent, de la taille du phytoplancton. Le broutage exercé par *Daphnia pulicaria* très tôt au cours de la succession sur les algues de petite taille, l'accroissement de la stabilité des eaux et les changements dans les rapports N/P au cours de l'été sont probablement reliés à l'augmentation de la taille du phytoplancton au cours de la succession et la coexistence des Cyanobactéries et des espèces de petite taille (Dinophytes en 1991, Cryptophytes et Diatomés en 1993) à la fin de l'été.

Le patron général de succession dans la structure en taille du zooplancton se caractérise par une dominance du microzooplancton en mai, des gros brouteurs au début de l'été durant la période des eaux claires et une coexistence de toutes les classes de taille durant l'été (Sommer, 1986). La coexistence de différentes classes de taille de zooplancton à la fin de l'été est probablement reliée à une augmentation de la prédation par les poissons planctonophages. En effet, après le déclin estivale des grosses daphnies, les poissons planctonophages pourraient possiblement contrôler la biomasse de ces dernières. À la fin de l'été, les petits Cladocères et les Copépodes se retrouveraient ainsi libérés de la répression compétitive exercée par les gros brouteurs. Au lac Jenkins, ce modèle de succession dans les classes de taille du zooplancton n'a été clairement observé qu'en 1993 où le microzooplacton (Rotifères et Naupii de Copépodes) dominait au printemps tandis que le mesozooplancton (Daphnies immatures, petits Cladocères et le Cyclopoïde *Tropocyclops prasinus mexicanus*) dominait en été. Par ailleurs, les petits Cladocères (*Ceriodaphnia* sp.) et les Rotifères (*Conochilus* sp., *Asplanchna priodonta* et *Euchlanis dilatata*) présents durant l'été étaient très résistants à l'interférence mécanique avec *Daphnia*. En 1991 et 1992, la structure en taille était toujours caractérisée par la prédominance du macrozooplancton comme au lac Crooked. On note également une augmentation de la richesse spécifique en été. Ceci est attribuable principalement à une augmentation des taxons de Rotifères.

Au lac Jenkins, on observe une succession de type allogénique au début de la saison et principalement autogénique à la fin de la saison, ce qui se rapproche du modèle P.E.G. établi dans les lacs eutrophes. La succession observée en 1993 est celle qui se conforme le mieux au modèle P.E.G.

#### 4.4.3. Le lac Baptiste.

Le lac Baptiste est caractérisé également par un patron de succession saisonnière typique du modèle P.E.G. avec trois phases de succession:

1 - Une phase printanière (mai), caractérisée par un développement important en densité et en biomasse des Rotifères: *Conochilus* sp., *Keratella quadrata*, *Keratella hiemalis*, *Polyarthra* sp. et *Asplanchna priodonta*). On note également le développement de *Diacyclops bicuspidatus thomasi* et des Copépodites de Copépodes. Ces peuplements sont corrélés aux basses températures des eaux, à des pH faibles, aux faibles concentrations en chlorophylle *a* et en phytoplancton et à la dominance des espèces de petite taille (Diatomés, Cryptophytes et Chrysophytes). Le développement de *Diacyclops bicuspidatus thomasi* et des copépodites est également relié aux faibles températures printanières.

2 - La deuxième phase a lieu au mois juin. Elle est caractérisée par une très forte transparence de l'eau, de faibles concentrations en azote, en silice et en phosphore total et une baisse de la concentration en chlorophylle *a* et de la biomasse phytoplanctonique. Cette phase correspond à la phase des eaux claires et à une forte dominance de *Daphnia galeata-mendotae*, surtout en 1992. On note également la présence de *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma leuchtenbergianum* et des Chydoridés. Le Cyclopoïde *Diacyclops bicuspidatus thomasi* continue son développement pendant cette phase.

3 - La phase estivale est caractérisée par de fortes températures et de fortes concentrations en phosphore. Ceci entraîne une augmentation de la concentration en chlorophylle *a*, de la biomasse totale phytoplanctonique et principalement des Cyanobactéries. Ces dernières coexistent avec des Chlorophytes. On note également la coexistence avec le groupe des Cryptophytes/Chrysophytes/Dinophytes/Euglénophytes ainsi qu'un fort développement des Diatomés à la fin de l'été. La forte productivité algale engendre une réduction de la transparence de l'eau en été.

Dans le lac Baptiste, on observe aussi une augmentation de la taille du phytoplancton au cours de la succession. Elle est probablement induite par la forte pression de broutage qui s'exercerait sur les petites algues au début de l'été par les gros brouteurs et le développement des Cyanobactéries au cours de l'été. La taille du zooplancton s'accroît au cours de la succession à chaque année. Le microzooplancton, constitué principalement par des Rotifères, est dominant au printemps; le macrozooplancton lui succède pendant la phase des eaux claires et plusieurs classes de taille du zooplancton coexistent durant l'été. La coexistence des espèces zooplanctoniques de diverses tailles durant l'été est probablement induite par une relâche de la prédation par les poissons planctonophages. En effet, le lac Baptiste présente des poissons piscivores (Dorés et Brochets) en été (Mitchell et Prepas, 1990). La baisse de la prédation est également démontrée par l'apparition de *Chaoborus flavicans*, très sensible à la prédation par les planctonophages, en 1991 et 1993. De plus, la complexité des ressources nutritives se traduit pendant cette période par une augmentation de la richesse spécifique du zooplancton. *Daphnia galeata-mendotae*, bien adaptée aux algues caractéristiques des périodes estivales, complète son développement pendant cette période. Les Cladocères de petite taille sont représentés

par *Diaphanosoma leuchtenbergianum* et des Chydoridés. Le Cyclopoïde *Diacyclops bicuspidatus thomasi*, sensible aux fortes températures et à l'anoxie des eaux profondes, rentre dans une phase de diapause en été (Pinel-Alloul et al, 1979). Il est remplacé par des Copépodes à développement estival: *Mesocyclops edax*, *Acanthocyclops vernalis* et *Skistodiatomus oregonensis*.

Le lac Baptiste est celui dont les patrons de succession du plancton se conforment le mieux au modèle P.E.G. des lacs eutrophes, tant au niveau de la succession des espèces que des changements dans la structure en taille. On y observe une succession de type allogénique au printemps généralement liée aux apports en éléments nutritifs et au réchauffement des eaux, suivie d'une succession de type autogénique durant l'été, caractérisée par la phase des eaux claires, l'accroissement de la biomasse des cyanobactéries et de la taille du phyto- et du zooplancton.

#### **4.5. Contrôle environnemental de la succession saisonnière: Effets des facteurs abiotiques et biotiques**

Selon le modèle P.E.G. (Sommer, 1986), la succession saisonnière du plancton lacustre est davantage influencée par les facteurs abiotiques (réchauffement thermique, apport en nutriments, brassage) au printemps et à l'automne tandis que les facteurs biotiques (broutage, compétition pour les ressources, prédation) ont plus d'importance durant l'été. L'influence prépondérante des facteurs abiotiques caractérise la phase de succession allogénique tandis que celle des facteurs biotiques caractérise la phase de succession autogénique.



Dans les lacs hypereutrophes de l'Alberta, nous avons observé des relations importantes entre les facteurs abiotiques et l'évolution saisonnière du phytoplancton tandis que les facteurs biotiques influençaient davantage les relations entre le phytoplancton et le zooplancton et la succession du zooplancton (Tableau 4.2). Toutefois, il s'agit surtout de tendances car après application de la correction de Bonferonni les corrélations ne restent pas tous significatives.

#### **4.5.1. Effets des facteurs abiotiques**

Le développement des Cyanobactéries est relié aux variations dans la température de l'eau et le rapport N/P (Zhang et Prepas, 1996). Dans les lacs hypereutrophes de l'Alberta, la biomasse des Cyanobactéries était corrélée positivement avec la température et négativement avec le rapport N/P (Tableau 4.2) car tous les pics de Cyanobactéries coïncidaient avec les périodes à faible rapport N/P et fortes températures à la fin de l'été. La redistribution du phosphore dans le lac polymictique pourrait aussi favoriser la dominance des Cyanobactéries durant l'été car les Cyanobactéries sont reliées positivement au niveau de phosphore total dans le lac Crooked en 1992 et 1993 (Tableau 4.2). Par contre, il n'y a pas de relation Cyanobactéries-PT dans les lacs stratifiés.

Les relations entre le développement des Diatomées et les facteurs abiotiques sont faibles. Ainsi, le brassage irrégulier dans le lac Crooked aurait dû permettre aux Diatomées de se maintenir dans la zone euphotique et favoriser leur développement au début et à la fin de la succession. Cependant c'est dans le lac Baptiste où la

Tableau 4.2. Corrélations de Kendall entre les variables physico-chimiques, phytoplanctoniques et zooplanctoniques pour chacun des lac et pour l'ensemble des années.

Corrélations entre les variables:	Crooked			Jenkins			Baptiste		
	1991	1992	1993	1991	1992	1993	1991	1992	1993
Cyano. et T	ns	ns	* (0.6)	* (0.6)	ns	* (0.7)	* (0.9)	ns	* (0.6)
Cyano.-Secchi	ns	ns	* (-0.6)	ns	ns	ns	ns	ns	* (-0.6)
Cyan.- PT	ns	* (0.7)	* (0.6)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Cyano.- PDT	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	* (-0.6)	ns
Cyano.-N/P	ns	ns	* (-0.8)	* (-0.9)	ns	ns	ns	ns	ns
Cyano.-Phyt	ns	* (0.7)	** (0.7)	ns	ns	* (0.7)	ns	* (0.8)	* (0.8)
Diatomés-T	ns	* (-0.6)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Diatomés-Si	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Phyt-PT	* (0.9)	ns	ns	* (0.8)	ns	ns	ns	ns	ns
Phyt-PDT	* (0.6)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Phyt-Chlor. a	* (0.8)	* (0.7)	* (0.6)	ns	* (0.7)	ns	ns	* (-0.6)	ns
Phyt-Secchi	* (-0.8)	* (-0.7)	** (-0.8)	ns	ns	* (-0.8)	ns	ns	* (0.7)
Phyt-Z. Euphotique	* (-0.9)	* (-0.8)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	* (-0.6)
Chlor. a-Secchi	* (-0.8)	* (-0.7)	* (-0.8)	* (-0.8)	ns	* (-0.7)	* (-0.7)	* (-0.7)	** (-0.7)
DZoo-Secchi	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	* (0.6)
BZoo-Secchi	ns	ns	ns	ns	ns	* (0.6)	ns	ns	ns

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

stratification thermique est très stable que les Diatomées se développent le mieux. Il n'y a pas de relation très forte entre les faibles températures printanières et le développement des Diatomées, sauf en 1992 au lac Crooked où la relation négative est due au pic de développement automnal des Diatomées. Dans les lacs hypereutrophes de l'Alberta le développement des Diatomées ne semble pas dépendre directement des concentrations en silice. En effet, il n'y a pas de relation entre la biomasse des Diatomées et la silice (Tableau 4.2). De plus, les concentrations de silice sont plus fortes dans le lac Crooked en 1991 et 1993 et dans le lac Jenkins en 1993. Cependant, les Diatomées étaient complètement absentes en 1991 et très peu présentes en 1993 au lac Crooked. Seul le lac Jenkins présente effectivement une forte biomasse de Diatomées en 1993. Quant au lac Baptiste, le moins riche en silice, il a la biomasse la plus élevée de Diatomées (1991 et 1993). Probablement les rapports Si/P devraient être plus déterminants dans la dominance des Diatomées (Sommer et al., 1986; Makulla et Sommer, 1993; Sommer, 1996).

La succession saisonnière du phytoplancton influence très fortement la transparence de l'eau et la profondeur de la zone euphotique. Durant la phase des eaux claires, le broutage du zooplancton diminue fortement la biomasse algale et augmente indirectement la transparence des eaux (Sommer, 1986). Notre étude indique des corrélations négatives ( $r = -0.6$  à  $-0.9$ ) entre la transparence de l'eau au disque de Secchi ou la profondeur de la zone euphotique et la biomasse de phytoplancton totale dans les trois lacs étudiés (Tableau 4.2). Les relations entre les variations saisonnières de la transparence de l'eau et la biomasse du phytoplancton sont plus marquées au lac Crooked qu'aux deux autres lacs, probablement à cause de l'effet d'auto-ombrage créé par les fortes densités de Cyanobactéries au cours de l'été. Toutefois, sur une base

comparative inter-lacs, c'est le lac Jenkins qui présente les biomasses moyennes phytoplanctoniques les plus faibles qui est le plus transparent car l'abondance des Cladocères et des Calanoïdes ont une forte influence sur la transparence de l'eau (Tableau 3.9A). Par contre, le lac Baptiste est le moins transparent car les périodes de stratification thermique très prolongées dans ce lac favorisent le maintien des Cyanobactéries en surface. Ceci limite la pénétration de la lumière en profondeur et diminue la transparence de l'eau. Le lac Crooked se trouve en position intermédiaire bien qu'il présente les plus fortes biomasses de phytoplancton, et principalement de Cyanobactéries. La forte réduction du phytoplancton par les fortes biomasses de Daphnies augmente probablement la transparence de l'eau dans le lac Crooked par rapport au lac Baptiste. Cependant, aucune corrélation négative n'a été observée entre la biomasse du zooplancton total ou celle des Daphnies et la profondeur du Secchi ou de la zone euphotique dans ce lac.

Il existe aussi des relations significatives entre les facteurs abiotiques et la communauté zooplanctonique. Les niveaux de pH, très élevés dans les lacs hypereutrophes de l'Alberta ne semblent pas avoir d'effet nocif sur les Crustacés car le pH est corrélé positivement à la biomasse des Copépodes et à l'augmentation du nombre d'espèces dans certains lacs. En effet, les maximums de pH se situaient en dessous des seuils tolérables ( $\text{pH} > 10$ ) pour la majorité des organismes aquatiques (Murphy et al. 1988). L'effet positif du broutage des Cladocères sur la transparence des eaux n'a été observé qu'au lac Jenkins où la biomasse des Daphnies est positivement corrélée à l'augmentation de la transparence des eaux. Des relations négatives entre les concentrations de phosphore (total et dissous) avec les Cladocères et les Calanoïdes et des relations positives avec la silice ont été notées dans certains lacs.

En effet, les maximums de concentration de phosphore total dans les eaux de surface coïncident avec de très faibles biomasses de Daphnies et de Calanoïdes dans les trois lacs. Les pics de concentration en silice coïncident aussi parfois avec les pics de biomasse de Daphnies et de Calanoïdes.

#### **4.5.2. Effets de facteurs biotiques**

Dans le cadre du modèle P.E.G., les effets des ressources phytoplanctoniques sur la succession du zooplancton se caractérisent par une augmentation de l'abondance des stratégies r, en particulier des Rotifères et des Daphnies en début de saison lorsque les algues ingérables (Diatomées, Chrysophytes) sont les plus abondantes et par une baisse de l'abondance des gros filtreurs durant l'été suite à l'impact de la prédation et des Cyanobactéries (Sommer, 1986). Nos résultats indiquent que ces effets peuvent exister dans certains lacs mais ils ne sont pas systématiquement retrouvés dans tous les lacs. Il n'y a pas de relation significative entre le zooplancton et le groupe composite des Chrysophytes, Cryptophytes, Dinophytes et Euglénophytes. Les Rotifères ne sont positivement associés au développement des Diatomées que dans le lac Crooked. Par contre, les Cladocères et le Daphnies présentent des relations inverses avec les Diatomées dans les lacs Jenkins et Baptiste. Contrairement au modèle P.E.G., le développement des Cladocères et des Copépodes dans les lacs hypereutrophes de l'Alberta est positivement relié à l'augmentation du phytoplancton total et des Cyanobactéries aux lacs Crooked et Baptiste et à celui des Chlorophytes au lac Jenkins, deux groupes plus abondants en fin de succession saisonnière.

La compétition pour les ressources entre les Cladocères et les Rotifères est aussi un des facteurs qui contrôlent la succession du plancton (Sommer, 1989b). Selon Gilbert (1988), les Rotifères sont moins abondants en présence de grosses Daphnies (> 1.2 mm) mais peuvent coexister avec les Cladocères de taille inférieure à 1.2 mm. Ceci s'explique par la compétition non sélective pour les particules alimentaires et l'interférence mécanique exercées par les gros Cladocères (> 1.2 mm) lors de la filtration. La compétition avec les gros Cladocères pourrait expliquer la très faible biomasse des Rotifères dans les lacs Crooked et Jenkins où *Daphnia pulicaria* était très dominante, excepté en 1993 où les plus faibles biomasses de *D. pulicaria* coïncident avec les plus fortes biomasse des Rotifères, respectivement 6% et 28% de la biomasse totale du zooplancton, dans les lacs Crooked et Jenkins (Tableau 4.1). La dynamique saisonnière des Rotifères semble aussi influencée par celle des Crustacés en 1991. Dans les lacs Crooked et Jenkins, la présence des Rotifères est négligeable lors du développement printanier des *Daphnies*. Par contre, les Rotifères présentent un pic de biomasse au mois de mai en absence totale de *Daphnia* dans le lac Baptiste. Dans ce lac, l'abondance relative des deux espèces de Daphnies explique les variations inter-annuelles et saisonnière de Rotifères. Ainsi, le maximum de biomasse des Rotifères a été noté en 1991 lorsque la biomasse de *D. pulicaria* était la plus faible. De plus, lorsque que *D. pulicaria* est plus abondante, elle se développe au printemps et on note alors l'absence de pics printaniers de Rotifères. Par contre, durant l'été, les Rotifères se développent bien en présence de *D. galeata-mendotae*. Par ailleurs, la majorité des Rotifères qui coexistaient avec de fortes densités de Daphnies étaient des espèces coloniales ou de grande taille (*Conochilus*, *Asplanchna priodonta*, *Euchlanis dilatata*) ou des espèces à thèques avec des épines et des loricas rigides (*Keratella*, *Kelliccottia*).

Parmi les Cladocères, les espèces de grande taille, telles que *Daphnia pulicaria*, sont plus compétitives que les daphnies de plus petite taille (*D. galeata-mendotae*) et les petits Cladocères. Les pics de biomasse des petits Cladocères coïncident généralement avec des périodes de déclin des Daphnies ou des périodes de forte abondance de *Daphnia* juvéniles (Goulden et al, 1982). Dans nos lacs, *Bosmina longirostris* présente un seul pic important en juin 1992 au lac Baptiste qui coïncide avec une faible abondance de *Daphnia galeata-mendotae*. Au lac Crooked, le pic d'abondance de *Chydorus* sp. coïncide aussi avec une faible biomasse de *Daphnia pulicaria*. Parallèlement, les fortes abondances de *Diaphanosoma leuchtenbergianum* en mai 1991 au lac Crooked et en août 1991 au lac Baptiste et celles de *Ceriodaphnia* sp. au mois d'août à chaque année dans le lac Jenkins, coïncidaient avec une faible dominance de l'une ou de l'autre des deux espèces de Daphnies. Toutefois, le déclin des Daphnies en 1993 dans les trois lacs n'a pas entraîné en contre-partie une augmentation de l'abondance des petits Cladocères. Les grosses Daphnies exercent aussi une forte compétition sur les Copépodes dont l'abondance est plus faible dans les lacs Crooked et Jenkins à forte dominance de *Daphnia pulicaria*.

Parmi les deux espèces de Daphnies, *Daphnia pulicaria* domine généralement *Daphnia galeata-mendotae* grâce à sa plus grande efficacité à utiliser les nutriments disponibles (Infante et al, 1985). La dominance de la plus grosse espèce (*Daphnia pulicaria*) est très nette dans les lacs Crooked et Jenkins. Par contre, *Daphnia galeata-mendotae* est dominante dans le lac Baptiste. Ces deux espèces ont aussi des habitats différents: *Daphnia galeata-mendotae* vit plutôt dans les eaux peu profondes de l'épilimnion, contrairement à *Daphnia pulicaria* qui préfère les eaux froides de l'hypolimnion (Hu et Tessier, 1995).

La prédation par les invertébrés et le vertébrés est une des forces majeures qui modulent les variations saisonnières du plancton (Sommer, 1989; Gliwicz et Gliwicz et al., 1989; Pinel-Alloul, 1995b).

La prédation par les Rotifères tels que *Asplanchna priodonta* peut entraîner la disparition de certaines autres espèces de Rotifères. Paris (1993) a noté la disparition de *Keratella cochlearis* et l'apparition de *Conochilus* sp. en présence d'*Asplanchna priodonta*. Dans les lacs de l'Alberta, le maximum de densité d'*Asplanchna priodonta* a été enregistré en juin et juillet 1991 au lac Jenkins. Ceci coïncide avec la disparition de *Keratella cochlearis* et *Polyarthra* sp. et l'apparition d'un pic de *Conochilus* sp. en juillet et août. Pendant les autres années et dans les autres lacs, *Asplanchna priodonta* était trop faiblement représenté pour avoir un impact significatif sur les autres Rotifères.

La prédation par les Copépodes influence aussi la communauté des Rotifères. Gilbert (1988) a enregistré un déclin rapide de *Synchaeta* sp. au printemps après apparition du Cyclopoïde *Diacyclops bicuspidatus thomasi*. Dans nos lacs, *Synchaeta* sp. a été notée seulement au lac Crooked au mois de mai 1991 et a subi un déclin rapide à la fin du mois de mai. Ceci semble être relié à une faible augmentation des Copépodes Calanoïdes. Par ailleurs, les trois Cyclopoïdes *Mesocyclops edax*, *Diacyclops bicuspidatus thomasi* et *Acanthocyclops vernalis*, de même que le Copépode Calanoïde *Diaptomus leptopus* consomment beaucoup les petits Cladocères et influencent ainsi la composition du zooplancton (Karabin, 1985; Luecke, 1990). Finalement, *Tropocyclops prasinus mexicanus* influence aussi la reproduction des



grosses daphnies en détruisant les oeufs et les néonates dans la poche incubatrice, ce qui entraîne un changement de la taille des femelles primipares (Gliwicz et al, 1996).

Les grands invertébrés prédateurs ont aussi un impact important sur la composition et la structure en taille du zooplancton (Pourriot 1995, Pinel-Alloul 1995b). Dans les lacs hypereutrophes de l'Alberta, la densité des Chaoboridés présente des corrélations positives avec la biomasse totale du zooplancton et celle des Daphnies dans les lacs Crooked et Jenkins. De plus, leur dynamique saisonnière est semblable. Ainsi, la chute estivale de *Daphnia pulicaria* coïncide avec celle de *Chaoborus flavicans*. La forte biomasse de *Daphnia pulicaria*, espèce de très grande taille (> 1.2 mm), et la présence simultanée de *Chaoborus flavicans* dans les lacs Crooked et Jenkins peuvent expliquer en partie la très faible abondance des Cyclopoïdes et des Cladocères de petite taille dans ces deux lacs. Par contre, dans le lac Baptiste, la dominance de *Daphnia galeata-mendotae* (< 1.2 mm), la très faible abondance des chaoboridés et la dominance de *Leptodora kindtii*, prédateur invertébré moins efficace (Pinel-Alloul, 1995a), expliquent la forte abondance des Copépodes, et principalement celle des Cyclopoïdes dans ce lac.

Finalement, les prédateurs vertébrés influencent aussi la composition, la structure et la succession du zooplancton (Gliwicz et Pijanowska, 1989). Dans notre étude, il est difficile de relier la succession saisonnière du zooplancton à la dynamique des poissons vu le manque de données quantitatives. Toutefois, les différences dans la structure du zooplancton et la dominance des Daphnies entre les lacs Crooked et Jenkins, d'une part, et le lac Baptiste, d'autre part, semble reliées à la présence d'espèces planctonophages obligatoires et très sélectives (épinoches et ciscos) dans le

lac Baptiste. Johnson et Kitchell (1996) ont montré dans le lac Mendota que la présence de l'espèce la plus grosse (*D. pulicaria*) était conditionnelle à l'abondance des populations de ciscos. Quand la biomasse de cisco était inférieure à 80 kg/ha, *D. pulicaria* était l'espèce dominante indépendamment de l'abondance des perchaudes. En effet, les ciscos consomment dix fois plus de *D. pulicaria* que les perchaudes car ils ont un régime planctonophage jusqu'au stade adulte tandis que les perchaudes ne sont planctonophages qu'au stade juvénile. Par contre, *D. galeata-mendotae*, de plus petite taille et moins vulnérable à la prédation sélective des ciscos, était domine lorsque l'abondance des ciscos est forte. Ceci est probablement le cas du lac Baptiste.

## 5. Conclusion générale

Notre étude sur la succession saisonnière du zooplancton dans les lacs hypereutrophes de l'Alberta représente une première évaluation du modèle P.E.G. dans ce type d'environnement lacustre. Nos résultats démontrent l'influence du régime thermique des lacs sur les patrons de succession saisonnière. En général, la succession saisonnière du plancton dans les lacs stratifiés (Jenkins, Baptiste) se rapproche du modèle P.E.G. établi pour les lacs eutrophes mais s'en dissocie fortement dans les lacs polymictiques (Crooked).

Les lacs stratifiés présentent un patron de succession de type allogénique au début de l'été et de type autogénique à la fin de l'été. Le patron de succession est stable d'une année à l'autre et présente les caractéristiques du modèle P.E.G. décrit dans les lacs eutrophes. Ainsi, au sein de la communauté du zooplancton, on observe l'apparition d'un peuplement de petite taille (Rotifères et petits Cladocères: stratégies "r") au printemps suivi au cours de la succession d'un peuplement de grande taille (gros Cladocères, Copépodes: stratégies "k"). On observe également une phase des eaux claires au printemps associée à la prolifération des gros brouteurs (Daphnies), l'augmentation de la taille du zooplancton et de la richesse spécifique au cours de la succession et le développement des Cyanobactéries à la fin de l'été durant les périodes où on note de fortes concentrations de phosphore total, un faible rapport N/P et des températures élevées. Contrairement au modèle P.E.G., le développement de Cyanobactéries filamenteuses n'est pas inversement relié à celui des Daphnies, mais plutôt à celui des Rotifères et des Cyclopoïdes (Baptiste). Notre étude suggère aussi

des interactions de prédation avec les poissons et les invertébrés planctoniques (Chaoboridés).

Le lac polymictique (Crooked) présente un patron de succession de type allogénique. Les fréquentes variations des conditions abiotiques (brassage, remise en circulation des nutriments, anoxie des eaux profondes) entraînent une rupture de la succession saisonnière typique du zooplancton et maintiennent la phase allogénique de la succession durant tout l'été.

Dans notre étude, l'analyse des mécanismes écologiques impliqués dans les patrons de succession saisonnière du plancton des lacs hypereutrophes a été limitée par le manque de données sur les interactions zooplancton-cyanobactéries et zooplancton-poisson, suite à l'absence d'étude de broutage du zooplancton et de données quantitatives sur les communautés de poissons. Dans le cadre des recherches futures, ces interactions doivent être prises en considération dans les stratégies d'analyse. Dernièrement, des études en enclos et en laboratoire sur les les interactions zooplancton-cyanobactéries ont été entreprises dans d'autres lacs eutrophes et hypereutrophes de L'Alberta. De plus, des études plus approfondies sur les interactions de prédation des poissons ont été faites depuis 1995 dans une série de 12 lacs eutrophes de l'Alberta (Programme TROLS). Ces recherches permettront de mieux comprendre les variations naturelles des patrons de succession du zooplancton dans les lacs hypereutrophes.

La restauration des lacs hypereutrophes est aussi un champ d'étude important. En effet, la dégradation de ces plans d'eau par la désoxygénation, la décomposition et la prolifération des Cyanobactéries toxiques constitue une nuisance environnementale

importante. Plusieurs approches expérimentales par chaulage et précipitation calcique du phosphore ont été explorées dans deux autres lacs (Halfmoon et Lofty) au cours de la même étude (M.Sc. Anas Ghadouani). Toutefois, ces traitements doivent être appliqués de façon répétée pour être efficaces à long terme.

## Références

- Adrian, R., R. Deneke, U. Mischke, R. Stellmacher et P. Lederer. 1995. A long term study of the Heiligensee (1975-1992): Evidence of effects of climatic change on the dynamics of eutrophied lakes ecosystems. *Arch. Hydrobiol.* 133: 315-337.
- Aleya, L. 1991. The concept of ecological succession applied to an eutrophic lake through the seasonal coupling of diversity index and several parameters. *Arch. Hydrobiol.* 120: 327-343.
- Amblard, C. et B. Pincel-Alloul. 1995. Variations saisonnières et inter-annuelles du plancton. *Limnologie Générale. Collection Écologie. Chapitre 14*: 441-472.
- Anderson, R.S. 1971. Crustacean plankton of 146 alpine and subalpine lakes and ponds in Western Canada. *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 28: 311-321.
- Anderson, R.S. 1974. Crustacean plankton communities of 340 lakes and ponds in and near the national parks of the Canadian Rocky Mountains. *J. Fish. Res. Board. Can.* 31: 855-869.
- Babin, J., E.E. Prepas, T.P. Murphy, M. Serediak, P.J. Curtis, Y. Zhang et P.A. Chambers. 1992. Impact of lime on sediment phosphorus release in hardwater lakes: the case of hyper-eutrophic Halfmoon lake, Alberta. (In press).
- Babin, J., E.E. Prepas et Y. Zhang. 1992. Application of lime and alum to stormwater retention lakes to improve water quality. *Water Poll. Res. J. Canada.* 27(2): 365-381.
- Baqai, *et al.* 1973. Seasonal fluctuation of freshwater Copepods of Kinjher lake, Sind, and its correlation with physico- chemical factors. *Pakistan J. Zool.* 5 (2): 165-168.

- Barica, J. 1980. Hypereutrophie: la dernière étape de l'eutrophisation. Bulletin de la qualité des eaux. 6(4): 96-99.
- Bergman, M. et R.H. Peters. 1980. A simple reflectance method for measurement of particule pigment in lake water and its application to phosphorus-chlorophyll-seson relationships. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 111-114.
- Bernardi, R. et G. Giussani. 1990. Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? An overview. Hydrobiol. 200/201: 29-41.
- Blaauber, M. 1982. The phytoplankton species composition and the seasonal periodicity in lake Vechren from 1956 to 1979. Hydrobiol. 95: 25-36.
- Boersma, M.O., F.R. Van Tongeren et W.M. Mooij. 1996. Seasonal patterns in the mortality of *Daphnia* species in a shallow lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 18-28.
- Brandlova, J., Z. Brandl et C.H. Fernando. 1972. The Cladocera of Ontario with remarks on some species and distribution. Can. J. Zool. 50: 1373-1403.
- Brooks, J.L. 1957. The systematics of North American *Daphnia*. Mem. Conn. Ac. Arts Sci. 13: 1-180.
- Campbell, C.E. et R. Knoechell. 1990. Disrtibution patterns of vertebrate and invertebrate planktivores in Newfoundland lakes with evidence of predator-prey and competitive interactions. Can. J. Zool. 68: 1559-1567
- Carpenter, J.H. 1965. Microcosm experiments have limited relevance for community and ecosystem ecology. Ecology. 77: 677-680.
- Carpenter, S.R. (ed). 1988. Complex interactions in lake communities. Springer-Verlag. 283 p.
- Carpenter, S.R., J.F. Kitchell et J. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. Bioscience. 35: 634-639.

- Chengalath, R. et M.G. George. 1971. Planctonik Rotifera of Ontario. Dept. of Biology, University of Waterloo, Ontario. Biology series. 40 p.
- Connell, J.H. et R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *Am. Nat.* 111(982): 1119-1144.
- Conover, W.J. 1971. Practical nonparametric statistics. 2nd edition. John Wiley and sons, New York. 493 pp.
- Cooley, J.M. 1978. The effect of temperature on the developement of diapausing and subitaneous eggs in several freshwater copepods. *Crustaceana*. 35: 27-34.
- Cottingham, K.L. et S.E. Knight. 1995. Effects of *Daphnia* on the response of mesotrophic lakes to experimental enrichment. *Wat. Sci. Tech.* Vol. 32(4): 157-163.
- DeMott, W.R. et F. Moxter. 1991. Foraging on cyanobacteria by copepods: responses to chemical defenses and resource abundance. *Ecology* 72: 1820-1834.
- DeMott, W.R., Q.X. Zhang et W.W. Carmichael. 1991. Effects of toxic cyanobacteria and purified toxins on the survival and feeding of a copepod and three species of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* 36: 1346-1357.
- Devey, E.S. and G.B. Devey. 1971. The Americain species of *Eubosmina seligo* (Crustacea, Cladocers). *Limnol. Oceanogr.* 16: 201-218.
- Dodson, S. 1974. Zooplankton competition and predation: an experimental test of the size-efficiency hypothesis. *Ecology* 55: 605-613.
- Dodson, U.I. 1977. Zooplankton competition and predation: an experimental test of the size-efficiency hypothesis. *Ecology* 55: 605-613.
- Dodson, S. 1991. Species richness of Crustacean zooplankton in european lakes of different sizes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 1223-1229.



- Dodson, S. 1992. Predicting crustacean zooplankton species richness. *Limnol. Oceanogr.* 37 (4): 848-856.
- Dodson, S. et M. Silvia-Briano. 1996. Crustacean zooplankton species richness and associations in reservoirs and ponds of Aguascalientes State, Mexico. *Hydrobiologia.* 325: 163-172.
- Dokulil, M., A. Herzig et A. Jagsch. 1990. Trophic relationships in the pelagic zone of Mondsee, Austria. *Hydrobiologia* 191: 199-212.
- Duncan, A. 1989. Food limitation and body size in the life cycles of planktonic rotifers and cladocerans. *Hydrobiologia* 186/187: 11-28.
- Edmonson, W.T. (Ed.). 1959. *Freshwater Biology*. John Willey et sons, Inc. New York, 1248 p.
- Evans, M.S., M.T. Arts et R.D. Robarts. 1995. Algal productivity, algal biomass, and zooplankton biomass in a phosphorus-rich, saline lake: deviations from regression model predictions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1048-1060.
- Field, K.M. et E.E. Prepas. 1993. Increased depth distribution and abundance of pelagic zooplankton during hypolimnetic oxygenation of a eutrophic Alberta lake (unpublished).
- Findlay, D.L. et H.J. Fling. 1979. A species list and pictorial reference to the phytoplankton of central and northern Canada. *Fish. Mar. Serv. Manuscr. Rep.* Can. No. 1503.
- Frontier, S. 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.* 8: 445-464.
- Foussmann, G. 1996. The importance of crustacean zooplankton in structuring rotifer and phytoplankton communities: an enclosure study. *Journal of Plankton Research.* 18 (10): 1897-1915.

- Gaedke, U. 1992. The size distribution of plankton biomass in large lake and its seasonal variability. *Limnol. Oceanog.* 37(6):1202-1220.
- Gannon, J.E. 1972a. A contribution to the ecology of zooplankton Crustacea of Lake Michigan and Green Bay. Ph.D. Dissertation, University of Wisconsin, Madison. 257 pp.
- Gannon, J.E. 1972b. Effects of eutrophication and fish predation on recent changes in zooplankton Crustacea species composition in Lake Michigan. *Trans. Amer. Micros. Soc.* 91: 82-84.
- Gannon, J.E. et R.S. Stemberger. 1978. Zooplankton (especially crustaceans and rotifers) as indicators of water quality. *Trans. Amer. Micros. Soc.* 97: 16-35.
- Garnier, J. 1984. Évolution de la transparence et de la concentration en chlorophylle *a* des eaux d'une sablière (lac de Créteil, région parisienne) au cours de quatre années (1979 à 1982). *Revue française des sciences de l'eau.* 3: 71-81.
- Gawler, M., G. Balvay, P. Blanc, J.C. Drurat et J.P. Pelletier. 1988. Plankton ecology of lake Geneva: a test of the PEG model. *Archiv. Hydrobiol.* 10: 1-10.
- Gemza, A.F. 1995. Zooplankton seasonal dynamics and community structure in Severn Sound, Lake Huron. *Water Qual. Res. J. Canada.* 30: 673-691.
- Ghadouani, A. 1995. Effets du chaulage sur la communauté zooplanctonique des lacs hypereutrophes de l'Alberta. Mémoire de maîtrise (M.Sc.), Université de Montréal. 117 p.
- Gibbons, V.M *et al.* 1982. Seasonal patterns in the zooplankton community of a euphotic lake in eastern Washington prior to multiphased restauration. *Journal of Freshwater ecology.* 1 (6): 615-727.

- Gilbert, J.J. 1988. Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: A review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1286-1303.
- Gliwicz, Z.M. et J. Pijanowska. 1989. The role of predation in zooplankton succession. In: *Plankton Ecology, Succession in plankton communities*, Chapter 7. Sommer (U) (ed) Brock Verlag, Berlin. 253-296.
- Gliwicz, Z.M. 1990. Food thresholds and body size in cladocerans. *Nature* 343: 638-640.
- Gliwicz, Z.M. et M.J. Boavida. 1996. Clutch size and body size at first reproduction in *Daphnia pulicaria* at different levels of food and predation. *Journal of plankton Research.* 18 (6): 863-880.
- Goulden, C.E., L.L. Henry et A.T. Tessier. 1982. Body size, energy reserves and competitive ability in three species of Cladocera. *Ecology.* 63 (6): 1780-1789.
- Hanazato, T. 1991. Interactions between *Microcystis* and Cladocera in the highly eutrophic lake Kasumigaura, Japan. *Journal: Internationale Revue ges. hydrobiol.* 76(1): 21-36.
- Haney, J.G. et D.F. Hall. 1973. Sugar-coated *Daphnia*: a preservation technique for Cladocera. *Limnol. Oceanogr.* 18: 331-333.
- Hann, B.J., P.R. Leavitt et P.S.S. Chang. 1994. Cladocera community responses to eutrophication in Lake 227 as recorded in laminated sediments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 2312-2321.
- Harman, C.D., D.R. Bayne et M.S. West. 1995. Zooplankton trophic state relationships in four Alabama-Georgia reservoirs. *Lake and reserv. Manag.* 11 (4): 299-309.

- Havens, K.E. 1991. Summer zooplankton dynamics in the limnetic and littoral zones of a humic acid lake. *Hydrobiologia* 215: 21-29.
- Henning, M., H. Hertel, H. Wall et J.G. Kohl. 1991. Stain specific influence of *Micocystis aeruginosa* on food ingestion and assimilation of some Cladorans and Copepods. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.* 76: 37-45.
- Hickman, M. 1979. Phytoplankton production in a small eutrophic lake in central Alberta, Canada. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 64 (5): 643-659.
- Hillbricht-Ilkowska, A., J. Ejsmont-Karabin et T. Weglenska. 1988. Long-term changes in the composition, productivity and trophic efficiency in the zooplankton community of heated lakes near Konin (Poland). *Ekologia Polska* 36: 115-144.
- Hrbacek, L.P. et V. Dufkova. 1994. Anaerobic conditions in winter shape of the seasonal succession of Copepoda and Cladocera in pools in forested inundations. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 1335-1336.
- Hu, S.S. et A. Tessier. 1995. Seasonal succession and the strength of intra- and interspecific competition in a *Daphnia* assemblage. *Ecology* 76: 278-2294.
- Johnson, T.B. et J.F. Kitchell. 1996. Long-term changes in zooplanktivorous fish community composition: implications for food webs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 2792-2803.
- Kalafatic, V. 1978. Composition and dynamics of zooplankton in the Sava lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 1664-1666.
- Kamjunke, N., F.H. Reglindis, A. Warner et J. Benndorf. 1996. Size distribution of primary production in whole-lake biomanipulation experiment under hyper-eutrophic conditions. *Arch. Hydrobiol.* 138 (2): 259-271.

- Karabin, A. 1985. Pelagic zooplankton (Rotatoria + Crustacea) variation in the process of Lake eutrophication II. Modifying effect of biotic agents. *Ekologia Polska*. 33 (4): 617-644.
- Kirk, K.L. et J.J. Gilbert. 1992. Variation in herbivore response to chemical defenses: zooplankton foraging on toxic Cyanobacteria. *Ecology*, 73(6): 2208-2217.
- Klein, G. 1992. Rationale and implementation of a strategy to restore urban lakes in Berlin: results after ten years of phosphorus removal. *Water Poll. Res. J. Canada*. 27(2): 239-255.
- Korpelainen, H. 1986. The effects of temperature and photoperiod on life history parameters of *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera). *Freshwater Biology*. 16: 615-620.
- Kotak, B.G., A.K.Y. Lam, E.E. Prepas, S.L. Kenefick et S.E. Hrudey. 1995. Variability of the Hepatotoxin Microcystin-LR in hypereutrophic drinking water lakes. *J. Phycol.* 31: 248-263.
- Kotak, C., S.L. Kenefick, D.L. Fritz, C.G. Rousseaux, E.E. Prepas et S.E. Hrudey. 1993. Occurrence and toxicological evaluation of Cyanobacterial toxins in Alberta Lakes and Farm Dugouts. *Wat. Res.* 27 (3): 495-506.
- Infante, A. et W.T. Edmondson. 1985. Edible phytoplankton and herbivorous zooplankton in Lake Washington. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 161-171.
- Lacroix, G., P. Boet., J. Garnier., F. Lescher-Moutpuoé., R. Pourriot et P. Testard. 1989. Factors controlling the planktonic community in the shallow lake of Crétiel, France. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 74: 353-370.
- Lafforgue, M., W. Szeligiewicz, J. Devaux et M. Poulin. 1996. Selective mechanisms controlling algal succession in Aydat lake. *Wat. Sci. Tech.* 32 (4): 117-127.

- Lair, N. 1990. Effects of invertebrate predation on the seasonal succession of zooplankton community: a two year study in Lake Aydat, France. *Hydrobiologia* 198: 1-12.
- Lair, N. et H. Ayadi. 1989. The seasonal succession of planktonic events in lake Aydat, France. A comparison with the PEG model. *Arch. Hydrobiol.* 115(4): 589-602.
- Larson, D.W. 1972. Temperature, transparency and phytoplankton production in Crater lake, Oregon. *Limnol. Oceanogr.* 17(3): 410-417.
- Lazzaro, X et G. Lacroix. 1995. Impact des poissons sur les communautés aquatiques. *Limnologie Générale. Collection Écologie* 25. R. Pourriot et M. Meybeck (eds). Masson. Chapitre 23: 648-686.
- Legendre, L. et P. Legendre. 1983. *Numerical Ecology. Developments in environmental Modelling*, 3. Elsevier, Amsterdam.
- Locke, A. 1992. Factors influencing community structure along stress gradients: zooplankton responses to acidification. *Ecology.* 73 (3): 903-909.
- Locke, A. et G. Sprules. 1994. Zooplankton communities and water chemistry of Sudbury Area Lakes: changes related to pH recovery.
- Locke, A. 1996. Applications of the Menge-Sutherland model to acid-stressed lake communities. *Ecological Applications* 6: 797-805.
- Luecke, C., M.J. Vanni, J.J. Magnuson, J.F. Kitchell et P.T. Jacobson. 1990. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1718-1733.
- Lund, J.W.G., G. Kipling et E.D. LeCren. 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, 11: 143-170.

- Maier, G. 1996a. *Daphnia* invasion: population dynamics of *Daphnia* assemblages in two eutrophic lakes with particular reference to the introduced alien *Daphnia ambigua*. *Journal of Plankton Research*. 18 (11): 2001-2015.
- Maier, G. 1996b. Copepod communities in Lakes of varying trophic degree. *Arch. Hydrobiol.* 136 (4): 455-465.
- Makulla, A. et U. Sommer. 1993. Phytoplankton competition in Plusbee: a field test of the resource ratio hypothesis. *Limnol. Oceanogr.* 38 (4): 838-845.
- Malley, D.F., S.G. Lawrence, M.A. Mativer et M.W.J. Findalay. 1989. Ranges of variations in estimates of dry weights for planktonic Crustacea and Rotifera from temperate north american lakes. *Can. Tech. Report Fish. Aquat. Sci.* N 1666: 49 p.
- Margalef, R. 1968. Perspectives in ecological theory. Chicago series in Biology. Univ. Chicago, 111 p.
- Marneffe, Y., J.P. Descy et J.P. Thomé. 1996. The zooplankton of the lower river Meuse, Belgium: seasonal changes and impact of industrial and municipal discharges. *Hydrobiol.* 319: 1-13.
- Martin, L. et B. Pinel-Alloul. 1987. Structure en taille des crustacés planctoniques d'un lac dimictique du bouclier Canadien. *Can. J. Zool.* 66: 1570-1577.
- McCauley, 1982. The estimation of abundances and biomass of zooplankton samples. In: a manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters. J.A. Downing and F.H. Rigler (Eds). Chapter 7. 2d. ed. Blackwell Scientific Publications. IBP handbook 17th. pp 228-265.
- McQueen, D.G., J.R. Post et E.L. Mills. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1571-1581.

- Menzel, D.W. et N. Corwin. 1965. The measurement of total phosphorus in seawater based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation. *Limnol. Oceanogr.* 10: 280-282.
- Méthot, G. et B. Pinel-Alloul. 1987. Fluctuations du zooplancton dans le réservoir LG-2 (Baie James, Québec): relation avec la qualité physico-chimique et trophique des eaux. *Naturaliste Can. (Rev. Écol. Syst.)*. 114: 369-379.
- Michell, P.A. et E.E. Prepas. 1990. Atlas of Alberta lakes. Univ. Alberta Press, Edmonton. 675 p.
- Murphy, T.P., K.J. Hall et I. Yesaki. 1983. Co-precipitation of phosphate with calcite in a naturally eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 2: 51-62.
- Murphy, T.P., K.J. Hall, T.G. Hall et T.G. Northcote. 1988. Lime treatment of hardwater lake to reduce eutrophication. *Lake Reserv. Management* 4: 51-62.
- Mundire, H.M. 1994. Seasonal trends in zooplankton densities in Sanyati basin, Lake Kariba: multivariate analysis. *Hydrobiol.* 272: 211-230.
- Nixdorf, B. et H. Arndt. 1993. Seasonal changes in the plankton dynamics of eutrophic lake including the microbial web. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 78: 403-410.
- Nixdorf, B. 1994. Polymixis of a shallow lake (Grober Müggelsee, Berlin) and its influence on seasonal phytoplankton dynamics. *Hydrobiol.* 275/276: 173-186.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Paris, G., G. Rossetti, G. Giordani, C. Manzoni et I. Ferrari. 1993. Plankton seasonal succession in a small mountain lake (Lago Scuro Parnense, Northern Italy). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 776-779.



- Patalas, K. et A. Salki. 1992. Crustacean plankton in lake Winnipeg: variation in space and time as a function of morphology, geology and climate. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1035-1059.
- Peters, R.H. 1976. Tautology in evolution and ecology. *Am. Nat.* 110: 1-12.
- Pinel-Alloul, B., P. Legendre et E. Magnin. 1979. Zooplancton limnétique de 46 lacs et 17 rivières du territoire de la Baie James. *Can. J. Zool.* 57: 1693-1709.
- Pinel-Alloul, B. et G. Méthot. 1984. Étude préliminaire des effets de la mise en eau du Réservoir de LG-2 (Territoire de la Baie James, Québec) sur le seston grossier et le zooplancton des rivières et des lacs inondés. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 69: 57-78.
- Pinel-Alloul, B. 1987. Structure spatiale du zooplancton des lacs du Québec: relation avec l'acidité. *Naturaliste Can. (Rev. Écol. Syst.)*, 114: 295-305.
- Pinel-Alloul, B., G. Méthot et M. Florescu. 1989. Zooplankton dynamics during impouement and stabilization in a subarctic reservoir. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 33: 521-537.
- Pinel-Alloul, B., G. Méthot, G. Verreault et Y. Vigneault. 1990. Zooplankton species associations in Quebec lakes: variation with abiotic factors, including naturel and anthropogenic acidification. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 110-121.
- Pinel-Alloul, B. 1993. Zooplankton community structure in hardwater hypereutrophic lakes of Alberta. *Wat. Sci. Tech.* 27(7-8): 353-361.
- Pinel-Alloul, B. 1995a. Les invertébrés prédateurs du zooplancton. *Limnologie Générale. Collection Écologie* 25. R. Pourriot et M. Meybeck (eds). Masson. Chapitre 18: 541-564.

- Pinel-Alloul, B. 1995b. Impact de la prédation des invertébrés sur les communautés aquatiques. *Limnologie Générale. Collection Écologie 25*. R. Pourriot et M. Meybeck (eds). Masson. Chapitre 22: 628-647.
- Pinel-Alloul, B., G. Méthot, A. Patoine, C. Bouffard et V. Michard. 1996. Zooplankton community structure in the Trols lakes (Alberta): Summer 1995 first pre-deforestation. 29 p. (Report presented to Dr. Ellie Prepas; University of Alberta).
- Pourriot, R., M. Tassigny et S. Junqua. 1969. Étude des variations saisonnières de trois biotopes aquatiques et de leurs biocénoses planctoniques. *Rech. Hydrobiol. Contin.* 1: 61-65.
- Pourriot, R. 1977. Food and feeding habits of Rotifera. *Arch. Hydrobiol. Beeih.* 8: 243-260.
- Pourriot, R. 1995. Réponses adaptatives du zooplancton à la prédation. *Limnologie Générale. Collection Écologie 25*. R. Pourriot et M. Meybeck (eds). Masson. Chapitre 21: 610-627.
- Prepas, E.E. 1978. Sugar-frosted *Daphnia*: An improved fixation technique for Cladocera. *Limnol. Oceanogr.* 23: 557-559.
- Prepas, E.E. et F.H. Rigler. 1982. Improvements in quantifying the phosphorus concentration in lake water. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 822-829.
- Prepas, E.E. et J. Vickery. 1984. Seasonal changes in total phosphorus and the role of internal loading in Western Canadian lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 303-308.
- Prepas, E.E., R.P. Murphy, J.M. Crosby, D.T. Walty, J.T. Lim, J. Babin et P.A. Chambers. 1990. Reduction of phosphorus and chlorophyll *a* concentrations

- following  $\text{NaCO}_3$  and  $\text{Ca(OH)}_2$  additions to hypereutrophic Figure Eight Lake, Alberta. Environ. Sci. Technol. 24: 1252-1258.
- Prescott, G.W. 1951. Algae of the western Great lakes area. Cranbrook Institute of Science, Bloomfield Hills, Mich.
- Riley, E.T et E.E. Prepas. 1984. Role of internal phosphorus loading in two shallow, productive lakes in Alberta, Canada. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 845-855.
- Rodriguez, M.A., P. Magnan et S. Lacasse. 1993. Fish species composition and lake abiotic variables in relation to the abundance and size structure of cladoceran zooplankton. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50: 638-647.
- Rognerud, S. et G. Kjellberg. 1990. Verh. Internat. Verein. Limnol. 24: 580-585.
- Romo, S. et R. Miracle. 1994. Long-term phytoplankton changes in a shallow hypereutrophic lake, Albufera of Valencia (Spain). Hydrobiol. 275/276: 153-164.
- Romo, S. et O.V. Tongeren. 1995. Multivariate analysis of phytoplankton and related environmental factors, in a shallow hypereutrophic lake. Hydrobiol. 299: 93-101.
- Rothaupt, K.O. 1991. The influence of toxic and filamentous blue-green algae on feeding and population growth of the rotifer *Brachionus rubens*. Int. Revue ges. Hydrobiol. 76: 67-72.
- Rublee, P.A. et N. Bettez. 1995. Change of microplankton community structure in response to fertilization of an arctic lake. Hydrobiol. 312: 183-190.
- Ruttner, K.A. et G. Malicky. 1988. Succession and abundance of Rotifers in Lunzer Untersee as determined by biological interactions and abiotic events. Verh. Internat. Verein. Limnol. 23: 510-515.

- Saether, O.A. 1972. Das zooplankton der Binengewässer. 1-Teil. Die Binengewässer band XXVI. Chapter IV. Chaoboridae. 257-279 p. (ed.) Scheiweizerbart'sche Stuttgart.
- Sarnelle, O. 1993. Herbivore effects on phytoplankton succession in a eutrophic lake. *Ecological Monographs*. 63(2): 129-149
- Sartonov, A. 1995. Effects of *Microcystis aeruginosa* on interference competition between *Daphnia pulex* and *Keratella cochlearis*. *Hydrobiologia* 307: 117-126.
- Schindler, D.W., G.W. Winnipeg, N.D. Comita et Fargo. 1972. The dependence of primary production upon physical and chemical factors in a small, Seneseing lake, including the effects of complete winter oxygen depletion. *Arch. Hydrobiol.* 69(4): 413-451.
- Seather, O.A. 1972. Das zooplankton der Binengewässer. 1-Teil. Die Binengewässer band XXVI. Chapter IV. Chaoboridae. 257-279 p. (ed.) Scheiweizerbart'sche Stuttgart.
- Seda, J. et C. Budejovice. 1989. Main factors affecting spring development of herbivorous Cladocera in the Rimov Reservoir (Czechoslovakia). *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 33: 619-630.
- Siegfried, C., N.A. Auer et S.W. Effler. 1996. Changes in the zooplankton of Onondaga Lake: Causes and implications. *Lake and Reserv. Manage.* 12: 59-71.
- Smith, K. et C.H. Fernando. 1978. A guide to freshwater calanoid and cyclopoid Copepod Crustacea of Ontario. Dept. of Biology, University of Wterloo, Ontario. Biology series. 74 p.

- Sommer, U., Z.M. Gliwicz., W. Lampert et A. Duncan. 1986. The P.E.G. model of seasonal succession of planktonic events in freshwaters. *Arch. Hydrobiol.* 106: 433-471.
- Sommer, U. 1989a. Nutrient status and nutrient competition of phytoplakton in a shallow, hypereutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 34(7): 1162-1173.
- Sommer, U. 1989b. *Plankton Ecology, Succession in plankton communities.* Brock Springer Series in Contemporary Bioscience. Springer Verlag., Berlin. 369p.
- Sommer, U. 1996. Plankton ecology: the past two decades of progress. *Naturwissenschaften.* 83: 293-301.
- Solorzano, L. 1969. Determination of ammonia in naturel waters by phenolhypochlorite method. *Limnol. Oceanogr.* 14: 799-801.
- Sprules. W.G. et M. Munawar. 1986. Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size and perturbation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1789-1794.
- Stainton, M.P., M.J. Capel et F.A.J. Armstrong. 1977. *The chiminal analysis of freshwater.* 2nd ed. Fish. Res. Board Can. Misc. Spec. Publ. No. 25.
- Stemberger, R.S. 1979. *A guide to Rotifers of the Laurentian Great Lakes.* U.S. Environ. Protect. Agency Rep. N EPA-600-14-79-021: 185 p.
- Stemberger, R.S. et J.M. Lazorchak. 1994. Zooplankton assemblage responses to disturbance gradients. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 2435-2447.
- Sze, P. 1980. Seasonal succession of phytoplankton in Onondaga lake, New York (U.S.A). *Phycologia* 19(1): 54-59.
- Takamura, N. et M. Yasuno. 1984. Diurnal changes in the vertical distribution of phytoplankton in hypertrophic lake Kasumigaura, Japan. *Hydrobiol.* 112: 53-60.

- Taylor, W.D., H. Fricker et D.R.S. Lean. 1987. Zooplankton seasonal succession in lake Ontario at Northshore, Midlake, and Southshore stations in 1982, and a comparison with 1970. 44 (12): 2178-2184.
- Tessier, A.J. et M.A. Leibold. 1997. Habitat use and ecological specialization within lake *Daphnia* populations. *Oecologia* 109: 561-570.
- Tilman, D., R. Kiesling, R. Sterner, S. Kilham et F.A. Johnson. 1986. Green, blue-green and diatom algae: taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen. *Arch. Hydrobiol.* 106: 473-485.
- Trew, D.O., D.J. Beliveau et E.I. Yonge. 1987. The Baptiste lake study technical report. Alberta environment pollution control division. Water quality control branch, Edmonton, Alberta.
- Vanni, M.J. 1986. Competition in zooplankton communities: Suppression of small species by *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* 31: 1039-1056.
- Vollenweider, R.A. (Editor). 1974. A manual on methods measuring primary production in aquatic environments. International biological programme handbook No. 12. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Ward, J. 1955. A description of new zooplankton counter. *Q.J. Microsc. Sci.* 96: 371-373.
- Wells, L. 1970. Effects of algal predation on zooplankton populations in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 15: 556-565.
- Wetzel, R.G. 1983. *Limnology*. Saunders College, New York (USA). 2nd edition: 676p.
- Yan, N. 1986. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass in nutrient-poor Canadian Shield lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 788-796.

- Yan, N.D., P.G. Welsh, H. Lin, D.J. Taylor et J.M. Fillion. 1995. Demographic and genetic evidence of the long-term recovery of *Daphnia galeata mendotae* (Crustacea: Daphniidae) in Sudbury lakes following additions of base: the role of metal toxicity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 685-701.
- Zhang, Y. et E.E. Prepas. 1996. Regulation of the dominance of planktonic diatoms and cyanobacteria in four eutrophic hardwater lakes by nutrients, water column stability, and temperature. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 621-633.

ANNEXES



Annexe 1A. Caractéristiques physico-chimiques et trophiques (valeurs moyennes et extrêmes) sur toute la colonne d'eau dans les trois lacs en 1991

Caractéristiques	Crooked	Jenkins	Baptiste
pH	7.9 (7.1-8.8)	7.9 (7.1-8.9)	7.7 (7.1-9)
Alcalinité (mg/L)	165 (149-186)	154 (127-185)	183 (162-211)
Calcium (mg/L)	32.9 (16-39)	32 (21-40)	34 (26-38)
Oxygène dissous (mg/L)	6.5 (0.6-11)	5.9 (0-15.6)	3.4 (0-13)
Profondeur du Secchi (m)	2.8 (1-3.9)	3.8 (1-8.3)	2 (0.8-3.8)
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (µg/L)	106 (8.3-586)	475 (0.1-1952)	368 (0-2255)
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> +NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> (µg/L)	12.4 (0-39.5)	15 (0-90.5)	36 (0-204)
Phosphore total (µg/L)	80 (31-237)	136 (22-706)	145 (27-384)
Phosphore total dissous (µg/L)	32 (10.5-116)	59 (10-393)	120 (11-327)
Silice réactive soluble (mg/L)	3.1 (1.75-4.19)	1.7 (1.47-2.16)	0.3 (0.09-0.59)
Chlorophylle <i>a</i> (µg/L)	17.9 (1.3-43)	10 (1.4-38)	14 (1.7-29)

Annexe 1B. Caractéristiques physico-chimiques et trophiques (valeurs moyennes et extrêmes) sur toute la colonne d'eau dans les trois lacs en 1992.

Caractéristiques	Crooked	Jenkins	Baptiste
pH	8 (7.-8.98)	8 (7.3-8.98)	8 (7.2-8.7)
Alcalinité (mg/L)	165 (142-194)	152 (133-178)	188 (165-254)
Calcium (mg/L)	30 (20-35.7)	33 (21-43.8)	37 (28-60.7)
Oxygène dissous (mg/L)	7 (0-14.7)	7.4(0-10.7)	3.9 (0-14)
Profondeur du Secchi (m)	2.9 (1.2-6)	4.4 (2-9.8)	1.9 (0.9-4.2)
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (µg/L)	509 (0-3628)	328 (5-2733)	404 (0-2070)
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> +NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> (µg/L)	9.8 (0-37.4)	55 (0-155.6)	51 (0-198)
Phosphore total (µg/L)	56 (27-618)	101 (25-742)	97 (26-404)
Phosphore total dissous (µg/L)	36 (12-110)	75 (10-188)	112 (12-386)
Silice réactive soluble (mg/L)	0.6 (0.02-1.33)	2.7 (1.99-3.24)	0.3 (0.00-0.63)
Chlorophylle <i>a</i> (µg/L)	18 (1.6-44)	9,8 (0.6-23)	20 (3.5-50)

Annexe 1C. Caractéristiques physico-chimiques et trophiques (valeurs moyennes et extrêmes) sur toute la colonne d'eau dans les trois lacs en 1993.

Caractéristiques	Crooked	Jenkins	Baptiste
pH	7.9 (7.2-9.4)	8 (7.14-9.5)	7.5 (5.7-9.2)
Alcalinité (mg/L)	152.6 (123-181)	135.536 (99.5-168)	176.67 (134.4-219)
Calcium (mg/L)	29.57 (23.4-38.2)	30.19 (19.4-37.2)	30.2 (19.4-37)
Oxygène dissous (mg/L)	7.06 (0.46-16.56)	4 (0-16.2)	6.24 (0-16.4)
Profondeur du Secchi (m)	3 (0.35-5.4)	2.875 (0.6-9.5)	1.7 (0.85-3.2)
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (µg/L)	371.9 (0-797.5)	225.6 (2.3-1590)	197.624 (0-934)
NO <sub>3</sub> -+NO <sub>2</sub> - (µg/L)	150.98 (26-3071)	21.2 (0-109.3)	144.829 (0-377.9)
Phosphore total (µg/L)	252.57 (27-482)	116 (22.7-719)	111 (31.9-802)
Phosphore total dissous (µg/L)	41.8 (10.2-204.5)	35.2 (5.8-154)	53.1 (7.6-372.9)
Silice réactive soluble (mg/L)	1.7 (0.2-3.49)	1.2 (0.05-6.7)	0.2 (0.03-0.54)
Chlorophylle <i>a</i> (µg/L)	14 (1.42-419)	10.6(3.7-26.3)	16.2 (4-41.7)

Annexe 2. Valeurs des variables physico-chimiques en surface dans chacun des lacs et à chaque date d'échantillonnage de  
1991 à 1993.

Crooked													
1991													
Date	T (°C)	pH	Lum(1%/m)	Secchi(m)	PT(µg/l)(0-2.5m)	PDT(µg/l)(0-2.5m)	Chl a (µg/l)(0-2.5m)	NO3+NO2(1m)	NH4(1m)	N/P(1m)	Si(0-2.5m)		
08-mai	9,35	7,75	5,40	2,50	47,90	23,90	10,80	15,80	145,00	5,50			
22-mai	16,68	8,05	8,50	5,50	35,60	16,20	1,32	18,20	29,10	90,40	4,22	2,96	
03-jui	14,90	7,65	8,50	5,00	30,60	10,60	2,64	4,38	37,80	57,60	3,02	3,17	
17-jui	15,00	8,05	8,50	3,50	35,30	13,90	4,38	5,53	0,00	8,30	0,27	2,65	
03-jui	20,48	7,80	6,75	3,90	34,30	11,70	5,53	1,32	0,00	3,60	0,10	1,75	
17-jui	20,98	8,30	7,60	3,80	52,90	14,10	18,60	18,60	17,50	0,20	0,20	4,19	
31-jui	19,78	8,25	3,20	1,45	77,00	18,70	1,60	39,10	4,60	37,10	0,46	4,09	
14-août	22,25	8,65	2,40	1,00	102,00	17,00	32,80	32,80	0,00	51,10	0,39		
28-août	19,00	8,00	2,50	1,20	120,00	44,90	37,90	37,90	4,00	9,80	0,14		
10-sep	15,50	8,10	3,20	1,40	105,00	37,90	43,30	8,20	27,80	0,40			
25-sep	11,88	8,20	2,40	1,20	90,60	19,80	17,92	11,09	44,82	1,47	3,14		
Moyenne	16,89	8,07	5,05	2,77	66,47	20,79	16,92	14,17	44,31	2,01	0,92		
Ecart-type	4,03	0,28	2,60	1,64	33,29	10,97							
1992													
Date	T (°C)	pH	Lum(1%/m)	Secchi(m)	PT(µg/l)(0-2.5m)	PDT(µg/l)(0-2.5m)	Chl a (µg/l)(0-2.5m)	NO3+NO2(1m)	NH4(1m)	N/P(1m)	Si(0-2.5m)		
07-mai	11,85	8,25	7,80	5,80	33,60	14,20	1,56	15,80	71,10	2,06	2,06	0,15	
20-mai	11,48	8,15	8,50	6,00	40,40	17,70	4,70	8,70	77,90	2,49	0,21		
03-jui	14,58	8,39	2,00	3,50	46,40	13,40	7,35	8,70	42,00	1,44	0,33		
17-jui	18,80	8,60	4,45	1,70	53,80	15,30	17,90	0,00	6,20	0,14	0,60		
30-jui	20,85	9,06	3,90	1,20	45,00	12,50	20,47	0,00	10,00	0,21	0,81		
14-jui	19,28	8,90	3,60	1,30	55,10	15,20	29,50	0,00	11,50	0,22	0,95		
29-jui	19,58	8,43	3,20	1,70	77,40	13,60	40,23	0,00	14,40	0,15	0,78		
12-août	19,95	7,88	4,20	2,30	92,20	44,60	7,40	9,30	475,40	4,87	1,12		
26-août	16,30	7,88	7,50	1,95	104,70	58,30	12,83	4,30	743,10	7,39	1,33		
16-sep	10,30	8,25	3,20	1,60	82,40	18,80	41,70	10,50	453,00	6,45	0,02		
19-oct	3,85	7,82	7,80	4,80	47,90	30,90	18,36	34,80	812,20	13,34	0,63		
Moyenne	15,16	8,33	5,10	2,90	61,72	23,14	14,50	9,24	246,98	3,32	0,63		
Ecart-type	5,32	0,41	2,32	1,82	23,47	15,20		10,70	313,92	4,17	0,42		
1993													
Date	T (°C)	pH	Lum(1%/m)	Secchi(m)	PT(µg/l)(0-2.5m)	PDT(µg/l)(0-2.5m)	Chl a (µg/l)(0-2.5m)	NO3+NO2(1m)	NH4(1m)	N/P(1m)	Si(0-2.5m)		
06-mai	9,15	7,58	8,50	3,20	49,20	21,60	4,30	4,30	601,20	29,24	1,54		
11-mai	12,18	7,84	7,30	4,60	45,30	18,60	1,69	296,40	415,20	19,02	0,20		
26-mai	13,45	7,93	8,50	5,30	49,30	35,80	1,42	425,20	196,80	175,90	7,75	1,13	
09-jui	17,60	7,81	6,70	5,20	49,10	31,60	1,82	162,40	130,60	6,25	1,22		
23-jui	16,85	7,71	6,40	3,10	56,40	27,80	5,76	61,50	0,00	0,93	1,56		
07-jui	17,08	8,70	5,20	2,00	81,70	62,80	20,92	21,90	0,00	0,00	1,74		
21-jui	18,24	9,37	3,20	1,50	58,20	27,80	37,80	37,80	0,00	0,00	2,22		
05-août	19,05	8,75	2,10	0,80	104,80	19,80	13,10	13,10	83,90	3,47	2,47		
18-août	18,68	8,33	1,40	0,35	111,20	17,90	41,90	41,90			3,49		
13-sep	14,55	8,30	3,10	1,70	92,10	24,30	3,89	14,05	200,97	12,64	1,68		
02-nov	3,70	8,10	8,10	5,40	71,30	28,80	14,05	123,84	209,13	10,18	0,84		
Moyenne	14,59	8,22	5,50	3,01	69,87	22,90	12,61	14,07	209,13	10,18	0,84		
Ecart-type	4,53	0,57	2,52	1,79	22,90	12,61							

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Jenkins		Date	T (°C)	pH	Lum(1%)	Secchi(m)	PT(µg/l)(0-2.5m)	PDT(µg/l)(0-2.5m)	Chl a (µg/l)(0-2.5m)	NO3+NO2(1m)	NH4(1m)	N/P(1m)	Si(0-2.5m)	
1991		08-mai	8,20	8,35	3,95	1,00	49,10	9,11	35,70	26,30	74,50			
		22-mai	13,75	8,15	10,30	3,60	24,00	9,11	1,53	2,60	81,10	3,54	3,54	
		03-jui	14,35	8,05	10,40	8,30	25,50	18,80	4,26	27,00	24,00	81,10	4,85	2,04
		17-jui	19,75	8,15	10,40	5,00	34,70	18,80	2,36	24,00	56,80	2,05	1,94	1,47
		03-jui	20,45	8,05	10,30	9,60	25,30	13,90	2,49	0,00	13,10	11,50	0,45	1,88
		17-jui	20,00	8,55	10,30	4,50	25,20	11,40	1,43	0,00	3,70	0,12	0,14	2,16
		31-jui	20,00	8,60	5,80	3,20	35,60	18,20	11,90	1,30	2,10	4,00	0,10	0,00
		14-août	21,95	8,85	3,65	1,45	39,60	15,00	21,80	0,00	12,10	135,00	2,48	
		28-août	19,18	8,70	5,30	2,20	32,70	13,30	8,49	16,50	39,19	1,45	1,72	
		10-sep	15,70	8,50	5,90	3,00	30,50	15,40	10,07	12,16	45,58	1,70	0,49	
		25-sep	12,80	8,10	6,50	3,10	34,45	5,73						
		Moyenne	16,35	8,37	7,15	3,74	34,45	9,28						
		Ecart type	4,22	0,29	2,72	2,09	9,28							
	1992		07-mai	10,25	7,72	11,40	9,80	47,60	34,20	0,57	154,60	206,90	7,24	3,07
		20-mai	10,20	8,00	9,60	6,30	45,10	27,00	3,04	143,70	210,40	8,66	3,04	
		03-jui	13,93	8,19	9,40	5,35	30,90	14,00	5,00	130,00	121,60	6,00	2,41	
		17-jui	18,00	8,12	6,50	3,60	43,70	20,90	9,28	105,20	39,80	4,53	2,09	
		30-jui	20,03	8,70	6,70	3,90	30,90	12,70	17,20	31,40	12,30	1,54	1,99	
		14-jui	19,28	8,59	6,80	2,30	43,50	12,90	15,30	0,00	10,10	0,27	2,43	
		29-jui	19,75	8,93	6,20	3,70	40,80	12,10	7,72	2,70	12,40	0,40	3,00	
		12-août	19,55	8,96	5,70	2,00	47,40	26,00	9,61	1,00	13,10	0,43	3,11	
		26-août	16,70	8,31	5,20	3,45	33,00	12,00	20,30	2,20	104,50	1,34	3,24	
		16-sep	11,70	8,06	6,90	3,40	87,30	30,50	44,30	11,60	186,40	3,01	3,02	
		19-oct	6,18	7,86	9,70	4,60	70,50	44,30	9,78	52,95	84,50	3,06	2,74	
		Moyenne	15,05	8,31	7,65	4,40	47,34	17,19	6,65	65,43	84,43	3,08	0,44	
		Ecart type	4,84	0,42	2,01	2,17	17,19							
1993			06-mai	6,43	8,09	4,80	1,00	93,60	13,80	15,04	15,80	7,40	0,36	1,39
		12-mai	10,36	8,89	4,60	0,60	67,60	10,80	26,33	15,80	7,40	0,36	1,39	
		26-mai	12,38	8,46	6,30	1,50	37,10	10,70	3,88	13,90	2,30	0,47	0,05	
		09-jui	16,95	8,45	7,50	3,20	42,40	38,40	3,73	8,90	19,70	0,95	0,23	
		23-jui	16,40	8,55	3,10	3,20	32,00	15,00	8,09	2,00	19,46	0,85	0,41	
		07-jui	17,05	9,16	5,20	1,45	37,70	24,60	24,70	0,00	22,10	0,42	0,28	
		21-jui	18,15	9,45	4,60	2,00	31,80	9,50	11,10	1,10	14,80	0,14	0,14	
		05-août	19,08	9,06	4,80	1,80	53,90	14,70	14,00	4,15	14,80	0,66	0,49	
		17-août	25,13	8,73	5,80	2,00	29,60	7,60	4,40	2,70	17,70	0,66	6,71	
		13-sep	14,93		7,20	4,50	35,30	13,40	4,40	1,46			1,17	
		02-nov	5,38		15,00	9,50	58,80	1,46	1,46	7,22	14,78	0,62	1,24	
		Moyenne	14,75	8,76	6,26	2,88	49,07	15,85	10,63	7,22	14,78	0,62	1,24	
		Ecart type	5,77	0,42	3,16	2,61	19,66	8,60	8,60	6,65	7,29	0,24	2,00	

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Bassin		1991														1992														1993													
Date	T (°C)	pH	Lum(1%)	Secchi(m)	PT(µg/l)(0-2.5m)	PDT(µg/l)(0-2.5m)	Chl a (µg/l)(0-2.5m)	NO3+NO2(1m)	NH4(1m)	N/P(1m)	Si(0-2.5m)	Date	T (°C)	pH	Lum(1%)	Secchi(m)	PT(µg/l)(0-2.5m)	PDT(µg/l)(0-2.5m)	Chl a (µg/l)(0-2.5m)	NO3+NO2(1m)	NH4(1m)	N/P(1m)	Si(0-2.5m)	Date	T (°C)	pH	Lum(1%)	Secchi(m)	PT(µg/l)(0-2.5m)	PDT(µg/l)(0-2.5m)	Chl a (µg/l)(0-2.5m)	NO3+NO2(1m)	NH4(1m)	N/P(1m)	Si(0-2.5m)								
15-mai	10,33	8,00	4,70	1,20	74,70	12,50	16,00	0,80	10,10	0,16		29-avr	8,13	1,30	5,90	1,30	25,00	25,00							12-mai	7,65	8,21	4,50	1,30	83,50	30,70	9,20	103,90	21,50	1,49	0,08							
26-mai	12,68	8,50	6,40	1,80	58,70	14,50	7,49	6,40	0,00	0,12		07-mai	10,48	8,40	5,20	1,40	72,00	14,60	14,60	18,40	0,25			26-mai	12,68	8,59	6,40	1,60	55,80	13,90	10,16	12,50	61,70	1,45	0,03								
09-jui	14,83	7,90	6,50	2,10	40,30	6,50	6,34	16,10	7,80	0,60	0,21	20-mai	9,40	8,21	1,90	1,90	61,10	16,60	16,60	0,00	0,11			09-jui	17,70	8,28	7,20	2,60	44,00	14,80	5,76	10,50	22,70	0,83	0,04								
22-jui	16,03	8,30	8,20	3,80	34,90	14,80	6,44	0,00	3,50	0,12	0,09	04-jui	12,78	8,56	6,10	2,00	45,70	17,20	17,20	4,80	0,34			23-jui	16,40	8,21	5,40	3,20	42,00	15,00	4,06	7,70	59,22	1,41	0,04								
06-jui	19,23	8,40	8,10	3,50	26,00	10,10	1,68	0,00	12,00	0,45	0,16	17-jui	18,03	8,58	7,10	3,20	34,60	16,50	16,50	10,50	0,32			07-jui	17,40	8,69	7,50	1,50	70,50	30,80	4,06	11,60	18,50	0,50	0,06								
22-jui	19,13	8,60	5,85	2,40	30,20	13,60	1,90	0,00	6,90	0,25	0,31	30-jui	20,35	8,19	7,90	4,20	27,50	13,20	14,70	196,40	7,64			23-jui	19,55	9,22	3,20	1,50	42,80	17,20	23,80	11,60	18,50	0,19	0,19								
04-aoû	20,53	9,00	4,50	1,60	41,40	12,30	19,90	0,00	12,60	0,39	0,43	13-aoû	19,80	8,73	2,90	1,20	41,70	8,70	8,70	2,40	21,10	0,56	0,44	05-aoû	19,35	19,35	4,50	1,50	63,00	17,70	14,58	0,00	41,80	0,40	0,40								
17-aoû	22,18	8,80	2,30	0,80	36,80	9,14	28,60	4,40	16,20	0,51	0,59	26-aoû	16,78	8,66	2,30	0,95	51,00	24,80	24,80	10,80	8,80	0,32	0,60	18-aoû	19,30	19,30	2,60	0,85	77,30	15,50	41,69	0,00	40,00	0,64	0,54								
17-sep	13,65	8,60	4,50	1,70	58,50	15,10	23,80	4,10	12,50	0,52		15-sep	11,08	8,44	2,90	1,45	67,00	20,90	20,90	4,70	21,20	0,36	0,63	02-nov	5,68	8,53	4,97	1,73	84,00	12,20	25,90	14,82	37,92	1,05	0,21								
01-oct	11,78	8,40	4,90	1,50	55,70	17,30	17,40	3,50	10,30	0,26		21-oct	6,20	7,87	4,10	1,70	101,60	61,70	61,70	19,40	110,70	1,40	0,33	Moyenne	14,29	8,40	4,85	1,88	55,35	20,26	41,17	6,09	59,42	2,11	0,24								
30-oct	4,05	3,10	1,90	0,90	97,70	57,00	21,15	13,70	3,53	9,19	0,30	Moyenne	5,15	0,24	1,94	0,94	21,75	14,54	14,54	15,26	6,09	59,42	2,11	0,24	Ecart type	5,15	0,24	1,94	0,68	15,26	10,79	35,81	16,55	16,55	0,41	0,20							
	14,94	8,43	5,35	2,03	50,45	17,17	13,70	3,53	9,19	0,32	0,30																																
	5,27	0,34	1,88	0,91	21,45	13,41	9,50	5,00	4,78	0,17	0,19																																

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Annexe 3. Biomasses du phytoplancton total et des groupes phytoplanctoniques dans chaque lac à chacun des dates d'échantillonnage de 1991 à 1993.









Annexe 4A. Densité (Nb/l) des taxons et groupes de zooplanc ton à chaque date d'échantillonnage dans chacun des lacs et à chaque année.

Crooked 1991	Identification	Espèces	14-mai		04-juin		18-juin		09-juin		01-août		20-août		07-sep		Ecart type
			Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Moyenne	
	Rotifères	Kelo	0,190	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,098	0,041	0,075	
		Keco	13,333	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,098	0,294	0,686	2,059	0,686	2,059	4,978	
		Poly	46,077	0,098	0,098	0,147	0,000	0,000	0,000	0,196	0,490	0,196	0,196	0,196	6,757	17,339	
		Cono	15,882	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	2,283	5,997	
		Aspr	0,000	0,000	0,000	3,235	862,647	6,569	1,373	0,098	0,000	0,000	0,000	3,725	0,756	1,401	
		Sync	39,608	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	5,658	14,970	
		Uuro	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,196	0,000	0,000	0,000	0,000	0,028	0,074	
		DRot	115,091	0,196	3,431	862,794	8,431	6,863	37,255	147,723	317,916						
	Cladocères	DPul	9,765	5,824	4,176	4,353	0,706	14,288	10,000	7,016	4,578						
		DGM	0,059	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,022						
		Chyd	0,000	0,000	0,059	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000						
		DCind	9,824	5,824	4,235	4,353	0,706	14,235	10,000	7,025	4,564						
	Cop. Cyc	MeEd	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,176	0,176	0,050	0,086						
		DBTh	0,059	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,029						
		TPMe	3,294	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,479	1,242						
		MaFu	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000						
		Cycl	1,176	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,445						
		Cyc2	0,529	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000						
		Cyc3-4	0,000	0,059	0,000	0,118	0,235	0,118	0,235	0,092	0,089						
		Cyc4-5	0,059	0,000	0,059	0,000	0,412	0,076	0,151								
		DCyc	5,118	0,059	0,118	0,000	0,176	0,471	0,983	1,852							
	Nauplius	DNaup	15,706	0,059	0,000	0,059	0,000	0,000	0,000	2,261	5,929						
	Cop. Cal	SkOr	0,059	0,235	1,588	1,647	1,353	2,647	0,353	1,126	0,947						
		AcDe	0,000	0,118	0,059	0,706	0,882	2,235	0,672	0,777	0,194						
		Cal1	0,529	0,118	0,000	0,000	0,000	0,059	0,000	0,000	0,076						
		Cal2	0,176	0,059	0,000	0,176	0,176	0,176	0,059	0,118	0,076						
		Cal3-4	0,000	0,118	0,294	2,765	0,647	1,588	0,672	0,949	1,548						
		Cal4-5	0,000	1,176	0,353	4,706	2,294	6,000	4,765	3,130							
		DCal	0,765	1,824	2,294	10,078	14,373	27,569	52,961	162,378	318,936						
		DZoo	146,502	7,961	10,078	877,206	14,373	27,569	52,961	162,378	318,936						

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Crooked	1992	13-mai	07-jul	01-jul	14-jul	29-jul	12-août		
Identification		Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Moyenne	Ecart type
Rotifères									
Kelo	256,912	2,059	1,377	1,678	0,000	0,438	0,000	43,744	104,433
Keco	0,000	0,098	0,964	51,465	2,191	67,762	20,413	30,809	30,809
Keru	2,647	0,098	2,065	24,614	74,291	37,595	23,518	29,038	29,038
Kehi	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Poly	0,000	0,000	0,826	2,797	0,000	0,000	0,000	0,604	1,124
Conto	0,294	5,980	22,856	35,242	8,108	55,327	21,301	20,998	20,998
Filli	0,000	0,000	0,000	0,657	9,101	1,626	3,671	0,000	0,000
Aspr	0,000	0,000	0,000	1,096	1,622	0,453	0,721	0,000	0,000
Sync	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Aseo	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Brac	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,438	0,090	0,088	0,175
Pomp	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Ealpa	0,000	0,588	1,377	0,000	0,000	0,000	0,328	0,328	0,565
Eadl	0,000	0,000	0,000	4,475	22,791	1,622	4,815	8,978	8,978
Plep	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Unro	0,000	0,000	0,000	0,438	0,000	0,000	0,073	0,179	0,179
DRot	259,853	8,824	29,465	120,271	110,450	172,920	116,960	92,680	92,680
Cladocères									
DPul	19,294	20,647	6,524	3,497	31,031	0,324	13,553	11,952	11,952
DTM	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Certo	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Clyd	0,000	0,000	0,083	0,000	0,000	0,000	0,014	0,034	0,034
Chydac	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Dicu	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
DClad	19,294	20,647	6,606	3,497	31,031	0,324	13,570	11,940	11,940
MeEJ	0,059	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,024	0,024
DBTh	0,118	0,059	0,083	0,167	0,000	0,054	0,080	0,057	0,057
TPMe	0,059	0,000	0,083	0,833	2,104	2,811	0,982	1,204	1,204
AcVe	0,000	0,000	0,165	0,167	0,000	0,000	0,055	0,086	0,086
Eugse	0,000	0,059	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,024	0,024
Cycl	0,000	0,000	3,304	0,167	1,578	1,027	1,013	1,291	1,291
Cyc2	0,000	0,059	1,239	0,999	0,526	0,703	0,588	0,497	0,497
Cyc3-4	0,235	0,235	0,083	1,166	0,131	0,054	0,317	0,422	0,422
Cyc4-5	0,059	0,118	0,248	0,167	1,446	0,703	0,457	0,537	0,537
DCyc	0,529	0,529	5,205	3,663	5,785	5,352	3,510	2,418	2,418
Nauplius									
DNaup	0,412	0,167	6,961	7,827	9,336	9,678	5,630	4,300	4,300
SkOr	0,059	0,706	0,330	0,000	0,394	0,108	0,266	0,266	0,266
AcDe	0,000	0,471	0,165	0,333	0,000	0,054	0,170	0,194	0,194
DILep	0,118	0,553	0,000	0,167	0,263	0,000	0,150	0,142	0,142
CtH	0,824	0,059	0,000	0,333	0,131	0,324	0,279	0,300	0,300
CtI2	1,353	0,824	0,378	0,666	0,263	0,270	0,459	0,406	0,406
CtI3-4	0,824	0,529	0,496	0,500	0,394	0,216	0,493	0,198	0,198
CtI4-5	0,118	1,235	0,330	0,167	0,131	0,378	0,393	0,426	0,426
DCal	3,294	4,176	1,900	2,165	1,578	1,352	2,411	1,098	1,098
DZoo	283,382	34,344	49,537	137,423	158,180	189,627	142,082	92,390	92,390

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Crooked		06-mai	12-mai	26-mai	09-jul	23-jul	07-jul	21-jul	05-aout	18-aout		
Identification	Espèces	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Moyenne	Ecart type
Groupes	Rotifères											
1993												
	Kelo	0,000	0,173	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,164	0,000	0,037	0,074
	Kequ	16,609	2,249	3,137	1,078	3,824	2,907	8,720	14,135	3,604	6,251	5,613
	Kehi	12,803	18,339	15,000	2,647	4,800	1,817	6,903	11,670	3,460	8,605	6,001
	Puly	1,750	0,000	0,588	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,238	0,585	0,980
	Cono	2,595	0,173	1,176	2,255	0,392	0,000	0,493	0,444	0,803	0,803	0,990
	Fill	0,173	0,000	0,000	0,000	3,725	37,059	27,976	35,502	5,190	12,181	16,286
	Aspr	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,493	0,721	0,135	0,274
	Syrc	0,173	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,164	0,000	0,038	0,076
	Asco	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,019	0,058
	Pomp	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,081	0,242
	Budi	0,000	0,000	0,000	2,941	9,314	0,000	0,000	1,808	0,144	1,579	3,087
	Uuro	0,346	0,000	0,000	0,294	0,000	0,363	1,453	0,493	3,028	0,626	1,013
	Plfp	0,173	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,049	0,116
	DRot	34,602	20,934	20,000	9,216	22,059	42,872	45,234	64,922	16,292	30,681	17,676
	DPal	2,388	7,266	1,941	0,941	0,471	0,545	2,725	1,874	1,038	2,132	2,085
	Cerio	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,296	0,173	0,052	0,108
	Chydae	0,000	0,000	0,000	0,118	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,013	0,039
	Difen	0,000	0,104	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,012	0,035
	DClad	2,388	7,370	1,941	1,059	0,471	0,545	2,725	2,170	1,211	2,209	2,095
	MeEd	0,000	0,000	0,000	0,059	0,000	0,109	0,000	0,394	0,000	0,062	0,130
	DBTh	0,000	0,000	0,000	0,118	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,013	0,039
	TPMc	0,415	0,415	0,000	0,000	0,000	0,109	0,218	0,099	0,087	0,149	0,166
	Cye1	0,104	0,104	0,059	0,059	0,059	0,327	0,000	0,296	0,260	0,141	0,120
	Cye2	0,000	0,104	0,059	0,000	0,000	0,000	0,109	0,197	0,087	0,062	0,069
	Cye3-4	0,000	0,000	0,000	0,176	0,000	0,000	0,109	0,394	0,000	0,076	0,136
	Cye4-5	0,000	0,000	0,000	0,059	0,059	0,000	0,000	0,099	0,260	0,053	0,086
	DCye	0,519	0,623	0,118	0,471	0,118	0,345	0,436	1,479	0,692	0,556	0,400
	DNaup	1,869	1,765	1,647	2,824	3,294	2,398	4,142	6,311	1,038	2,810	1,617
	SKOr	0,000	0,104	0,059	0,353	0,059	0,000	0,327	0,296	0,260	0,162	0,145
	AcDe	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,109	0,000	0,000	0,012	0,036
	Aglep	0,000	0,000	0,000	0,059	0,059	0,000	0,000	0,000	0,000	0,007	0,020
	Ca11	0,000	0,104	0,176	0,218	0,235	0,218	0,545	0,296	0,000	0,175	0,178
	Ca2	0,000	0,000	0,294	0,000	0,059	0,327	0,327	0,592	0,000	0,178	0,215
	Ca13-4	0,000	0,000	0,118	0,000	0,000	0,218	0,327	0,690	0,087	0,160	0,230
	Ca14-5	0,000	0,000	0,118	0,118	0,059	0,218	0,654	0,690	0,087	0,216	0,267
	DCal	0,000	0,208	0,765	0,471	0,471	0,981	2,289	2,564	0,433	0,909	0,908
	DZ <sub>20</sub>	39,377	30,900	24,471	14,039	26,412	47,341	54,825	77,446	19,666	37,164	20,000

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Jenkians	1991	14-mai	04-jui	18-jui	09-jui	01-août	20-août	07-sep	
Identification	Groupes	Espèces		Espèces		Espèces		Espèces	
Rotifères		Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Ecart type
	Kelo	12,519	0,439	0,182	0,000	0,056	0,978	0,230	2,058
	Kece	13,755	0,000	0,000	0,052	0,224	0,375	1,266	2,267
	Kequ	6,140	0,044	0,036	0,000	0,336	0,288	0,633	1,068
	Kehi	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Poly	64,587	0,000	0,254	0,104	0,112	0,115	0,000	9,310
	Coco	0,000	0,000	0,145	26,406	83,075	4,603	26,062	20,042
	Fili	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Aspr	0,040	0,000	0,036	3,847	2,913	0,863	6,156	1,979
	Sync	6,778	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,968
	Asco	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Noth	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Pomp	5,821	0,000	0,145	0,208	0,000	0,000	0,000	0,882
	Eudi	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Herm	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Und	0,000	0,112	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,019
	DRot	109,639	0,615	0,799	30,617	86,716	7,422	34,347	38,593
	DPal	15,879	5,562	10,590	15,861	0,756	0,919	0,288	7,122
	DGM	0,000	0,135	0,061	0,000	0,099	0,041	0,165	0,071
	Certo	0,000	0,000	0,000	0,000	0,988	3,107	12,807	2,415
	DCla	15,879	5,697	10,650	15,861	1,843	4,067	13,260	9,608
	DBth	1,352	0,891	0,679	0,577	0,577	0,042	0,000	0,588
	TPMe	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,042	0,041	0,012
	ACVE	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Cyel-5	8,598	1,240	0,759	0,865	3,370	0,551	0,041	2,204
	DCyc	9,950	2,132	1,439	1,441	3,947	0,635	0,082	2,804
	DNaup	24,030	0,000	0,000	0,000	0,041	0,041	0,000	3,445
	SkOr	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	AcDe	0,000	0,000	0,280	1,071	0,741	0,327	0,247	0,381
	Cyel-5	0,000	0,620	0,160	1,030	1,810	1,799	0,576	0,856
	DCal	0,000	0,620	0,440	2,100	2,551	2,126	0,823	1,237
	DZoo	159,498	9,063	13,328	50,019	95,099	14,290	48,512	55,687
									54,917

NB. Liste des codes: voir annexe 6.





Jenkins 1993	06-mai		12-mai		26-mai		09-jui		23-jui		07-jui		21-jui		05-aoû		18-aoû		Ecart type
	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Moyenne	
Identification Groupe																			
Rotifères																			
Espèces																			
Kelo	0,569	0,569	1,905	5,971	5,360	0,666	0,107	0,113	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,696	2,325
Keco	6,167	5,029	30,080	295,752	386,604	28,201	1,070	4,974	16,755	88,292	145,965	16,755	88,292	145,965	16,755	88,292	145,965	88,292	145,965
Kcujl	1,803	1,898	18,822	82,368	33,765	0,555	0,428	1,809	6,863	16,479	27,140	0,555	0,428	1,809	6,863	16,479	27,140	16,479	27,140
Kohi	1,328	1,328	5,378	7,025	1,429	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,832	2,589
Poly	32,164	34,441	60,500	195,997	71,282	11,214	2,675	1,922	45,723	61,948	2,675	1,922	45,723	61,948	2,675	1,922	45,723	45,723	61,948
Cuno	0,095	0,000	0,000	0,351	0,715	2,110	8,238	0,791	2,624	1,658	2,639	0,791	2,624	1,658	2,639	0,791	2,624	1,658	2,639
Fili	0,000	0,000	0,000	0,000	1,251	0,888	0,321	0,113	0,000	0,286	0,465	0,113	0,000	0,286	0,465	0,113	0,000	0,286	0,465
Ajpr	0,000	0,000	0,000	0,176	0,179	0,111	0,321	0,000	0,000	0,087	0,117	0,321	0,000	0,087	0,117	0,321	0,000	0,087	0,117
Sync	2,460	1,518	2,910	5,796	0,710	0,000	0,107	0,000	0,000	1,512	1,949	0,000	0,107	0,000	0,000	0,000	0,000	1,512	1,949
Asco	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Noth	0,285	0,380	0,560	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,136	0,216	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,136	0,216
Pomp	0,000	0,095	0,000	2,107	2,501	6,329	14,551	20,800	0,000	5,154	7,551	20,800	0,000	5,154	7,551	20,800	0,000	5,154	7,551
Eudi	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,222	2,140	0,202	0,524	0,923	0,000	0,202	0,524	0,923	0,000	0,202	0,524	0,923	0,000
Uuro	0,095	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,011	0,032	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,011	0,032
DRot	44,965	45,257	140,155	595,543	503,796	50,295	30,167	32,670	163,400	222,816	30,167	32,670	163,400	222,816	30,167	32,670	163,400	163,400	222,816
Chaetobres																			
DPil	0,057	0,000	0,000	0,140	0,643	0,785	0,449	0,814	0,787	0,408	0,560	0,785	0,449	0,814	0,787	0,408	0,560	0,408	0,560
Cero	0,000	0,000	0,000	0,000	0,286	0,196	0,128	2,713	3,391	0,746	1,322	0,196	0,128	2,713	3,391	0,746	1,322	0,746	1,322
DClad	0,057	0,000	0,000	0,140	0,929	0,981	0,578	3,527	4,179	1,155	1,585	0,981	0,578	3,527	4,179	1,155	1,585	1,155	1,585
DBTh	0,057	0,057	0,056	0,211	0,071	0,065	0,064	0,000	0,000	0,065	0,061	0,065	0,064	0,000	0,000	0,000	0,065	0,065	0,061
TPMe	0,000	0,057	0,000	0,000	0,143	0,065	0,000	0,203	0,483	0,106	0,159	0,065	0,000	0,203	0,483	0,106	0,159	0,106	0,159
Cyc1	0,057	0,114	0,168	0,562	0,786	0,131	0,193	0,068	0,182	0,251	0,251	0,131	0,193	0,068	0,182	0,251	0,251	0,251	0,251
Cyc2	0,114	0,171	0,392	0,140	0,929	0,131	0,128	0,000	0,121	0,236	0,279	0,131	0,128	0,000	0,121	0,236	0,279	0,236	0,279
Cyc3-4	0,057	0,057	0,336	0,281	0,858	0,458	0,000	0,068	0,000	0,235	0,285	0,458	0,000	0,068	0,000	0,235	0,285	0,235	0,285
Cyc4-5	0,171	0,057	0,000	0,070	0,143	0,131	0,000	0,068	0,303	0,105	0,095	0,131	0,000	0,068	0,303	0,105	0,095	0,105	0,095
DCyc	0,455	0,512	0,952	1,264	2,930	0,981	0,385	1,089	0,407	0,997	0,796	0,981	0,385	1,089	0,407	0,997	0,796	0,997	0,796
Nauplius																			
DNaup	1,025	0,797	1,120	2,529	2,930	3,728	0,899	0,950	4,784	2,085	1,471	3,728	0,899	0,950	4,784	2,085	1,471	2,085	1,471
SKOr	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,065	0,000	0,068	0,061	0,022	0,032	0,065	0,000	0,068	0,061	0,022	0,032	0,022	0,032
AcDe	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,065	0,000	0,068	0,042	0,042	0,081	0,065	0,000	0,068	0,042	0,042	0,081	0,042	0,081
Cal1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,071	0,000	0,000	0,000	0,000	0,008	0,024	0,000	0,000	0,000	0,000	0,008	0,024	0,008	0,024
Cal2	0,000	0,000	0,000	0,000	0,071	0,000	0,000	0,000	0,000	0,037	0,069	0,000	0,000	0,000	0,000	0,037	0,069	0,037	0,069
Cal3-4	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,061	0,030	0,000	0,000	0,000	0,061	0,030	0,030	0,061	0,030
Cal4-5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,065	0,064	0,000	0,121	0,034	0,044	0,065	0,064	0,000	0,121	0,034	0,044	0,034	0,044
DCal	0,000	0,000	0,112	0,000	0,143	0,196	0,128	0,339	0,545	0,163	0,181	0,196	0,128	0,339	0,545	0,163	0,181	0,163	0,181
DZoo	46,502	46,566	142,339	599,477	510,727	56,182	32,157	37,893	167,800	223,185	32,157	37,893	167,800	223,185	32,157	37,893	167,800	167,800	223,185

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Baptiste	15-mai	05-jui	19-jui	10-jui	30-jui	20-aoû	Ecart type
1991	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	Nbre/l	
Identification							
Groupe							
Rotifères							
Espèces							
Kelo	120,097	2,562	1,029	0,000	0,046	0,092	20,638
Kece	9,602	0,046	0,275	0,000	0,000	0,000	1,654
Kequ	72,220	0,275	0,069	0,137	0,000	0,000	12,117
Poly	44,090	0,137	0,755	0,092	0,000	0,000	7,512
Cono	30,159	64,468	374,453	7,458	102,307	3,660	97,084
Fili	20,016	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	3,336
Aspr	27,184	1,601	2,265	1,327	0,092	0,000	5,411
Sync	20,828	0,000	0,069	0,000	0,000	0,000	3,483
Pomp	1,893	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,316
DRot	346,090	69,089	378,914	9,014	102,444	3,752	151,55
Cladocères							
DPul	0,000	0,027	0,082	0,092	0,046	0,027	0,046
DGM	0,000	0,467	1,290	3,798	4,621	5,847	2,671
Cerio	0,000	0,063	1,016	2,196	2,883	0,000	1,026
BsLo	0,133	0,063	1,208	0,137	0,000	0,000	0,257
Chyd	0,000	0,000	0,000	0,137	0,503	1,400	0,34
Dileu	0,000	0,000	0,000	0,046	0,686	13,644	2,396
DClad	0,133	0,620	3,596	6,406	8,739	20,918	6,735
Cop. Cyc							
MeEd	0,000	0,000	0,027	0,366	0,961	1,510	0,477
DBTh	6,836	0,892	0,247	0,275	0,000	0,027	1,38
AcVe	0,000	0,000	0,137	1,098	2,791	1,180	0,868
Cyc1	17,261	0,069	0,000	0,000	0,000	0,000	2,888
Cyc2	3,162	0,343	0,220	0,000	0,092	0,000	0,636
Cyc3-4	1,111	15,922	6,040	0,915	0,641	0,329	4,16
Cyc4-5	1,111	0,069	0,165	0,366	1,007	0,302	0,503
DCyc	29,481	17,295	6,836	3,020	5,491	3,349	10,912
Nauplius							
DNaup	245,976	0,027	0,000	0,000	0,000	0,000	41,001
Cop. Cal							
SkOr	0,000	0,055	0,000	1,281	1,281	1,428	0,674
Copepodites (C2)	0,000	0,055	0,000	0,412	0,183	0,055	0,117
Cyc3-4	0,000	0,027	0,000	0,503	0,503	0,082	0,186
Cal4-5	0,000	0,055	0,027	0,824	1,601	0,412	0,487
DCal	0,000	0,192	0,027	3,020	3,569	1,977	1,464
DZoo	621,680	87,224	389,373	21,459	120,242	29,996	211,662
							241,958

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Baptiste 1992	12-mai		08-juil		02-juil		14-juil		29-juil		13-août		26-août		15-sep		Moyenne	Ecart type
	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f	Nbre/f		
Identification																		
Groupes																		
Rotifères																		
Espèces																		
Kelo	10,350	0,127	8,570	4,351	8,570	4,351	4,351	4,351	5,256	5,256	5,590	3,671	3,671	2,503	2,503	5,047	2,450	
Kezo	0,083	0,064	29,380	7,224	9,665	18,336	9,665	9,665	9,665	9,665	18,336	49,727	49,727	42,885	42,885	19,673	17,443	
Kequ	0,167	0,127	1,609	0,082	1,609	0,082	0,082	0,082	0,085	0,085	1,001	3,254	3,254	1,669	1,669	0,999	1,086	
Poly	0,000	0,000	1,888	0,410	1,888	0,410	0,410	0,410	0,933	0,933	1,669	0,501	0,501	2,503	2,503	0,988	0,845	
Cono	63,410	2,416	6,403	6,978	6,403	6,978	6,978	8,308	8,308	8,308	7,092	1,168	1,168	12,076	12,076	3,901	3,901	
Fili	0,250	0,000	0,082	0,164	0,082	0,164	0,164	0,000	0,000	0,000	0,000	0,250	0,250	0,167	0,167	0,114	0,094	
Aspr	5,757	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,083	0,000	0,000	0,000	0,000	0,730	0,256	
Tric	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,168	1,168	0,146	0,409	
Pomp	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,424	0,424	0,250	0,667	0,667	1,585	1,585	0,366	0,532	
Pipl	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,083	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,029	
Unro	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,167	0,167	0,000	0,000	0,021	0,058	
DRot	80,018	2,734	47,892	19,209	47,892	19,209	19,209	24,671	24,671	24,671	34,124	59,405	59,405	53,314	53,314	40,171	18,980	
Cnidocères																		
DPul	0,000	1,335	1,034	0,140	1,034	0,140	0,140	0,254	0,254	0,254	0,200	0,300	0,300	0,000	0,000	0,408	0,470	
DGM	0,150	7,401	12,156	3,595	12,156	3,595	3,595	5,799	5,799	5,799	3,550	3,104	3,104	0,701	0,701	4,557	3,461	
Curo	0,000	0,000	0,296	1,231	0,296	1,231	1,231	0,203	0,203	0,203	0,000	0,000	0,000	0,216	0,216	0,417	0,417	
BoLo	1,001	71,075	13,840	0,049	13,840	0,049	0,049	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	10,746	10,746	24,535	24,535	
Chyd	0,000	0,382	0,788	0,246	0,788	0,246	0,246	8,444	8,444	8,444	8,260	3,855	3,855	10,663	10,663	4,080	4,089	
Dileu	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	2,391	2,391	2,391	2,403	0,601	0,601	0,150	0,150	0,693	1,034	
DClad	1,151	80,193	28,114	5,262	28,114	5,262	5,262	17,091	17,091	17,091	14,413	7,859	7,859	11,514	11,514	20,700	24,162	
Cop. Cyc																		
MeEd	0,000	0,916	0,120	0,289	0,120	0,289	0,289	0,661	0,661	0,661	0,601	0,250	0,250	0,250	0,250	0,386	0,267	
DBTh	1,051	3,739	1,263	0,482	1,263	0,482	0,482	0,509	0,509	0,509	0,100	0,200	0,200	0,150	0,150	0,937	1,208	
AcVe	0,000	0,267	0,060	0,000	0,060	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,150	0,150	0,150	0,000	0,000	0,097	0,090	
Mesp	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,051	0,051	0,051	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,006	0,018	
Cyc1	0,050	0,000	0,723	0,000	0,723	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,050	0,451	0,451	0,050	0,050	0,165	0,267	
Cyc2	0,100	0,000	2,292	0,289	2,292	0,289	0,289	1,022	1,022	1,022	0,300	0,050	0,050	0,350	0,350	0,435	0,749	
Cyc3-4	4,305	20,258	84,426	8,250	84,426	8,250	8,250	1,017	1,017	1,017	0,150	0,300	0,300	1,051	1,051	14,970	28,551	
Cyc4-5	0,600	1,183	0,060	0,434	0,060	0,434	0,434	0,509	0,509	0,509	0,200	0,100	0,100	1,101	1,101	0,523	0,427	
DCyc	6,107	26,362	88,944	9,745	88,944	9,745	9,745	2,849	2,849	2,849	1,552	1,502	1,502	3,104	3,104	17,520	29,661	
Nauplius																		
DNaup	0,751	0,000	8,717	4,921	8,717	4,921	4,921	8,698	8,698	8,698	8,510	4,255	4,255	0,701	0,701	4,569	3,465	
Cop. Cal																		
SkOr	0,000	0,153	0,393	0,936	0,393	0,936	0,936	1,170	1,170	1,170	0,200	0,501	0,501	0,000	0,000	0,419	0,398	
Cal1	0,000	0,000	0,098	0,000	0,098	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,100	0,050	0,050	0,000	0,000	0,031	0,044	
Cal2	0,000	0,000	0,542	0,246	0,542	0,246	0,246	0,000	0,000	0,000	0,100	0,000	0,000	0,000	0,000	0,111	0,190	
Cal3-4	0,000	0,038	0,440	0,197	0,440	0,197	0,197	0,000	0,000	0,000	0,300	0,200	0,200	0,050	0,050	0,153	0,148	
Cal4-5	0,000	0,114	1,030	0,936	1,030	0,936	0,936	0,509	0,509	0,509	0,300	0,801	0,801	0,050	0,050	0,468	0,368	
DCal	0,000	0,305	2,503	2,315	2,503	2,315	2,315	1,679	1,679	1,679	1,001	1,552	1,552	0,100	0,100	1,182	0,863	
DZoo	88,027	109,594	176,169	41,452	176,169	41,452	41,452	54,988	54,988	54,988	59,601	74,573	74,573	68,733	68,733	84,142	42,626	

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Baptiste	1993		12-mai		26-mai		09-jui		23-jul		07-jul		23-jul		05-aoû		18-aoû		Ecart type
	Identification	Espèces	Nb/l	Nb/l	Nb/l	Nb/l	Nb/l	Nb/l	Nb/l	Nb/l	Nb/l	Nb/l	Nb/l	Nb/l	Nb/l	Nb/l	Nb/l	Moyenne	
Groupe Rotifères	Kelo	6,459	28,018	6,863	16,229	10,174	0,727	0,404	1,696	8,821	9,425								
	Keco	2,665	22,527	5,006	7,913	3,714	2,422	7,025	6,056	7,166	6,515								
	Xcaqu	0,840	12,313	6,136	4,037	2,099	0,081	0,000	0,081	3,198	4,290								
	Keli	6,368	3,162	0,565	0,646	0,404	0,000	0,000	0,000	1,393	2,265								
	Poly	0,969	4,764	0,969	1,292	0,000	0,161	0,807	0,565	1,191	1,507								
	Cono	0,404	4,199	0,081	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,585	1,467								
	Fili	0,484	0,161	0,000	0,646	0,888	0,161	0,000	0,000	0,242	0,333	0,310							
	Aspr	0,000	0,242	0,081	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,040	0,086	0,086							
	Unto	0,000	0,807	0,000	0,007	0,000	0,000	0,000	0,081	0,122	0,279	0,279							
	DRot	18,189	76,194	19,701	30,770	17,279	3,553	8,397	8,720	22,850	23,151								
	Cladocères	DPul	0,000	0,000	0,000	0,533	0,000	0,000	0,000	0,194	0,091	0,191							
		DGM	0,048	0,530	0,339	0,581	0,193	0,339	1,598	0,290	0,490	0,479							
		Cerio	0,000	0,000	0,000	0,048	0,000	0,048	0,000	0,000	0,012	0,022							
BoLo		0,048	0,436	0,775	6,201	4,990	0,000	0,000	0,000	1,556	2,529								
Clhyd		0,000	0,048	0,145	0,000	0,242	0,000	0,145	3,730	1,453	1,308								
Dileu		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,048	2,713	0,145	0,951								
DClad		0,097	1,014	1,259	7,364	5,425	0,581	8,041	2,082	3,233	3,207								
Cop. Cyc	MeEd	0,000	0,000	0,048	0,000	0,048	0,000	0,000	0,097	0,036	0,043								
	DBTh	0,824	0,484	0,242	0,242	0,048	0,000	0,242	0,194	0,285	0,262								
	AeVe	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,048	0,006	0,017								
	Cyc1	0,339	5,813	0,339	0,000	0,048	0,048	0,048	0,242	0,866	2,004								
	Cyc2	0,048	10,254	2,083	7,267	1,260	0,145	0,145	0,291	2,687	3,896								
Nauplius	Cyc3-4	0,436	13,161	8,090	1,453	4,990	0,678	0,339	0,291	3,680	4,754								
	Cyc4-5	0,000	0,807	1,017	0,291	0,145	0,097	0,145	0,048	0,319	0,380								
DCyc		1,647	30,521	11,821	9,253	6,540	0,969	1,066	1,211	7,878	10,066								
	DNaup	8,187	7,218	5,329	2,083	4,893	0,515	1,792	9,398	4,927	3,238								
Cup. Cal	SKOr	0,000	0,000	0,000	0,048	0,000	0,048	0,000	0,145	0,042	0,055								
	Cal1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,097	0,012	0,034								
	Cal2	0,000	0,048	0,000	0,000	0,097	0,000	0,000	0,000	0,018	0,036								
	Cal3-4	0,000	0,000	0,000	0,048	0,000	0,194	0,000	0,000	0,030	0,068								
	Cal4-5	0,000	0,048	0,048	0,097	0,000	0,145	0,145	0,097	0,000	0,055	0,055							
DCal	0,000	0,097	0,048	0,194	0,097	0,388	0,194	0,242	0,157	0,124									
DZoo	28,120	115,045	38,159	49,754	34,234	6,006	19,491	21,655	39,058	33,403									

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Annexe 4B. Biomasse ( $\mu\text{g/l}$ ) des taxons et groupes de zooplancton à chaque date d'échantillonnage dans chacun des lacs et des années.

Crooked 1991	Identification	14-mai		04-juil		18-juil		09-juil		01-août		20-août		07-sep		Ecart type
		µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	Moyenne	
Rotifères	Espèces															
	Kelo	0,0001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000
	Keco	0,135	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,003	0,003	0,007	0,021	0,050
	Kequ	2,000	0,005	0,004	0,006	0,006	0,006	0,006	0,006	0,009	0,009	0,020	0,020	0,009	0,293	0,753
	Poly	0,473	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003	0,003	0,000	0,068	0,179
	Cono	0,000	0,001	0,042	0,042	0,042	0,042	0,042	0,042	0,085	0,085	0,076	0,076	0,419	1,676	4,162
	Aspr	0,000	0,000	0,061	0,061	0,061	0,061	0,061	0,061	0,061	0,061	0,061	0,061	2,304	0,468	0,867
	Sync	0,571	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,082	0,216
	Unro	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
	BRot	3,179	0,006	0,106	0,106	0,106	0,106	0,106	0,106	0,946	0,946	0,162	0,162	2,740	2,608	3,968
	Cladocères	BPul	126,003	82,763	127,372	127,372	127,372	127,372	127,372	39,160	8,238	139,844	139,844	93,711	88,156	49,142
		DGM	0,333	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,048	0,126
Chyd		0,000	0,000	0,047	0,047	0,047	0,047	0,047	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,007	0,018	
BClad		126,337	82,763	127,419	127,419	127,419	127,419	127,419	39,160	8,238	139,844	139,844	93,711	88,210	49,191	
Cop. Cyc	McEd	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,661	2,252	0,559	0,970
	DBTh	0,100	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,076	0,076	0,000	0,025	0,044	
	TPMe	1,497	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,027	0,218	0,564	
	MaFu	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,093	0,093	0,000	0,013	0,035	
	Cyc1	0,220	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,031	0,083	
	Cyc2	0,236	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,026	0,026	0,041	0,087	
	Cyc3-4	0,000	0,053	0,053	0,053	0,053	0,053	0,053	0,000	0,159	0,159	0,106	0,106	0,213	0,083	0,080
	Cyc4-5	0,099	0,000	0,099	0,099	0,099	0,099	0,099	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,521	0,103	0,190
	BCyc	2,152	0,053	0,152	0,152	0,152	0,152	0,152	0,000	0,159	0,159	1,962	1,962	3,038	1,074	1,271
	Nauplius	BNaup	1,146	0,004	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,004	0,000	0,000	0,000	0,000	0,165	0,433
Cop. Cal	SkOr	0,835	3,270	20,969	20,969	21,554	21,554	21,554	18,605	18,605	37,860	37,860	4,972	15,438	13,239	
	AcDe	0,000	1,949	0,696	0,696	10,263	10,263	10,263	10,302	10,302	12,070	12,070	32,837	9,731	11,379	
	Cal1	0,214	0,047	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,024	0,024	0,000	0,041	0,078	
	Cal2	0,144	0,048	0,000	0,000	0,144	0,144	0,144	0,144	0,144	0,144	0,144	0,048	0,096	0,062	
	Cal3-4	0,000	0,522	0,367	0,367	3,531	3,531	3,531	0,710	0,710	0,826	0,826	0,458	0,916	1,183	
Cal4-5	0,000	3,220	1,012	1,012	13,102	13,102	13,102	6,933	6,933	4,224	4,224	5,266	4,822	4,357		
BCal		1,193	9,056	23,044	23,044	48,594	48,594	48,594	36,694	36,694	55,147	55,147	43,580	31,044	20,480	
BZoo		134,007	91,882	150,721	150,721	98,872	98,872	98,872	46,038	46,038	197,116	197,116	143,069	123,101	48,750	

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Crooked		13-mai	07-jui	01-jui	14-jui	29-jui	12-aod		
Identification		µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	Moyenne	Ecart type
Rotifères	Espèces								
	Kelo	1,463	0,012	0,008	0,010	0,002	0,000	0,249	0,595
	Keco	0,000	0,001	0,013	0,689	0,030	0,902	0,272	0,411
	Kequ	0,132	0,005	0,103	1,222	3,622	1,840	1,154	1,417
	Keht	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Poly	0,000	0,000	0,028	0,094	0,000	0,000	0,020	0,038
	Cono	0,003	0,068	0,260	0,401	0,092	0,629	0,242	0,239
	Fili	0,000	0,000	0,000	0,000	0,027	0,370	0,066	0,149
	Aspr	0,000	0,000	0,000	0,000	1,359	2,012	0,562	0,895
	Sync	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Asco	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Brae	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,002	0,002	0,004
	Pomp	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Eupa	0,000	0,072	0,168	0,000	0,000	0,000	0,040	0,069
	Hudi	0,000	0,000	0,000	0,664	3,381	0,241	0,714	1,332
	Plsp	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Unro	0,000	0,000	0,000	0,000	0,022	0,000	0,004	0,009
	BRot	1,598	0,158	0,579	3,079	8,546	5,996	3,326	3,317
Cladocères	BFul	309,556	630,226	136,736	58,307	755,040	6,840	316,117	311,659
	DGM	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Cerio	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Chyd	0,000	0,000	0,086	0,000	0,000	0,000	0,014	0,035
	Chydae	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Dieu	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	BClad	309,556	630,226	136,821	58,307	755,040	6,840	316,132	311,649
Cop. Cye	MeEid	0,641	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,107	0,262
	DBTh	0,117	0,078	0,082	0,165	0,000	0,072	0,086	0,055
	TPMc	0,030	0,000	0,041	0,317	0,937	1,199	0,421	0,521
	ACVe	0,000	0,000	0,729	0,220	0,000	0,000	0,158	0,293
	Euspe	0,000	0,223	0,000	0,000	0,000	0,000	0,037	0,091
	Cyc1	0,000	0,000	0,278	0,014	0,133	0,086	0,085	0,109
	Cyc2	0,000	0,015	0,313	0,253	0,178	0,178	0,149	0,126
	Cyc3-4	0,216	0,216	0,076	0,934	0,121	0,050	0,269	0,333
	Cyc4-5	0,062	0,171	0,196	0,176	1,318	0,548	0,412	0,474
	BCyc	1,070	0,703	1,716	2,079	2,641	2,132	1,724	0,722
Nauplius	BNaup	0,017	0,007	0,257	0,316	0,376	0,390	0,227	0,173
Cop. Cal	SKOr	0,874	8,837	4,537	0,000	5,144	1,556	3,491	3,322
	AcDe	0,000	7,255	2,399	6,027	0,000	0,592	2,712	3,192
	Drlap	2,822	8,581	0,000	3,994	6,336	0,000	3,622	3,434
	Cal1	0,340	0,024	0,000	0,137	0,054	0,134	0,115	0,124
	Cal2	1,015	0,618	0,434	0,500	0,197	0,203	0,494	0,304
	Cal3-4	1,098	0,745	0,661	0,666	0,526	0,288	0,664	0,267
	Cal4-5	0,235	5,719	0,660	0,333	0,934	2,472	1,725	2,118
	BCal	6,384	31,778	8,691	11,657	13,191	5,245	12,824	9,765
	BZoo	318,536	662,871	148,065	75,438	779,794	20,603	334,218	318,362

NB. Liste des codes: voir annexe 6.



Crouked	06-mai		12-mai		26-mai		09-jui		23-jui		07-jui		21-jui		05-aoû		18-aoû		
	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	
1993																			
Identification Groupes Rotifères	Especes																		
	Keio	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
	Kezo	0,242	0,053	0,046	0,016	0,056	0,042	0,089	0,359	0,571	0,127	0,206	0,052	0,169	0,422	0,295	0,082	0,082	0,082
	Kequ	0,628	0,904	0,733	0,130	0,235	0,089	0,089	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Keji	0,047	0,000	0,016	0,016	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Poly	5,301	0,353	2,403	4,606	0,801	0,501	0,378	1,007	0,294	1,641	0,294	1,641	0,294	1,641	0,294	1,641	0,294	2,023
	Como	0,002	0,000	0,000	0,000	0,050	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Fill	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Aspr	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Syns	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Asco	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Pomp	0,000	0,000	0,000	0,032	0,103	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Eudi	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,054	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Umco	0,013	0,000	0,011	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Plup	0,020	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
BRot	6,255	1,292	3,209	4,827	1,245	0,705	1,186	2,484	1,054	2,473	1,054	2,473	1,054	2,473	1,054	2,473	1,054	1,939	
Chlococtres	BPul	39,608	122,190	34,450	15,735	8,403	8,937	40,713	26,988	17,276	34,922	17,276	34,922	17,276	34,922	17,276	34,922	34,986	
	Cerho	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,163	
	Clyduc	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,102	
	Dileu	0,000	0,146	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,049	
BClad	39,608	122,337	34,450	16,040	8,403	8,937	40,713	27,433	17,536	35,051	17,536	35,051	17,536	35,051	17,536	35,051	34,983		
Cup. Cyc	MeFsi	0,000	0,000	0,000	0,836	0,000	1,549	0,000	2,801	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,987	
	DjTh	0,000	0,000	0,000	0,135	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,045	
	TPMe	0,239	0,239	0,000	0,000	0,000	0,063	0,098	0,052	0,028	0,078	0,028	0,078	0,028	0,078	0,028	0,078	0,097	
	Cyc1	0,015	0,015	0,008	0,008	0,008	0,047	0,000	0,042	0,037	0,020	0,037	0,020	0,037	0,020	0,037	0,020	0,017	
	Cyc2	0,000	0,039	0,022	0,000	0,000	0,000	0,041	0,073	0,263	0,000	0,073	0,263	0,000	0,073	0,263	0,000	0,026	
Cyc3-4	0,000	0,000	0,000	0,118	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,090		
Cyc4-5	0,000	0,000	0,000	0,094	0,094	0,000	0,000	0,000	0,157	0,189	0,000	0,157	0,189	0,000	0,157	0,189	0,076		
BCyc	0,254	0,293	0,031	1,191	0,102	1,659	0,212	3,370	0,287	8,822	0,287	8,822	0,287	8,822	0,287	8,822	1,103		
Nauplius	BNaup	0,238	0,225	0,210	0,359	0,419	0,305	0,527	0,803	0,132	0,358	0,132	0,358	0,132	0,358	0,132	0,358	0,206	
	SKOr	0,000	1,202	0,839	4,086	0,839	0,000	4,370	4,302	3,468	2,123	4,302	3,468	2,123	4,302	3,468	2,123	1,892	
Cup. Cal	AcDe	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,599	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,533	
	ApFp	0,000	0,000	0,000	0,000	1,447	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,482	
	Cal1	0,000	0,036	0,061	0,000	0,081	0,075	0,189	0,102	0,000	0,061	0,102	0,000	0,061	0,102	0,000	0,061	0,062	
	Cal2	0,000	0,000	0,194	0,000	0,039	0,216	0,216	0,291	0,000	0,117	0,291	0,000	0,117	0,291	0,000	0,117	0,142	
	Cal3-4	0,000	0,000	0,114	0,000	0,000	0,211	0,317	0,668	0,000	0,155	0,668	0,000	0,155	0,668	0,000	0,155	0,222	
	Cal4-5	0,000	0,000	0,195	0,602	0,097	0,739	1,651	2,682	0,294	0,696	2,682	0,294	0,696	2,682	0,294	0,696	0,909	
BCal	0,000	1,238	1,403	4,688	2,503	1,241	8,341	8,145	3,846	3,489	8,145	3,846	3,489	8,145	3,846	3,489	3,050		
BZoc	46,354	125,384	39,301	27,105	12,672	12,847	50,979	42,235	22,855	42,201	22,855	42,201	22,855	42,201	22,855	42,201	34,201		

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Jenkins	1991	14-mai	4-juin	18-juin	9-juil	1-aout	20-aout	07-sep		
Identification		µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	Moyenne	Ecart type
Groupe Rotifères	Espèces									
	Kelo	0,087	0,003	0,001	0	0	0,007	0,002	0,014	0,032
	Keco	0,085	0	0	0	0,001	0,004	0,008	0,014	0,031
	Kequ	0,231	0,002	0,001	0	0,013	0,011	0,024	0,040	0,085
	Kelir	0	0	0	0	0	0	0	0,000	0,000
	Poly	2,063	0	0,008	0,003	0,004	0,004	0,256	0,297	0,779
	Cono	0	0	0,001	0,26	0,817	0,045	0,197	0,000	0,000
	Fili	0	0	0	0	0	0,667	4,757	1,530	1,853
	Aspr	0,031	0	0,028	2,973	2,251	0	0	0,071	0,188
	Sync	0,497	0	0	0	0	0	0	0,000	0,000
Cladocères	Asco	0	0	0	0	0	0	0	0,000	0,000
	Noth	0	0	0	0	0	0	0	0,000	0,000
	Pompp	0,056	0	0,002	0,002	0	0	0,009	0,021	0,021
	Endi	0	0	0	0	0	0	0	0,000	0,000
	Henni	0	0	0	0	0	0	0	0,000	0,000
	UND	0	0	0	0	0	0	0	0,000	0,000
	BRot	3,051	0,005	0,042	3,238	3,087	0,737	5,047	2,172	1,928
	DPul	403,32	189,8	298,27	519,02	25,418	32,09	6,63	210,650	203,365
	DGM	0	1,043	0,057	0	0,579	0,522	0,154	0,336	0,394
	Cerio	0	0	0	0	3,635	11,426	47,101	8,880	17,370
Cop. Cyc	BChad	403,32	189,8	298,32	519,02	29,36	44,04	53,88	219,677	193,634
	DBTh	1,996	1,476	0,967	0,881	0,969	0,05	0	0,906	0,716
	TPMe	0	0	0	0	0	0,015	0	0,002	0,006
	AcVe	0	0	0	0	0	0	0	0,000	0,000
	Cyc(C1-C5)	4,295	1,035	0,89	1,047	2,59	0,319	0,015	1,456	1,493
Nauplius	BCyc	6,291	2,512	1,857	1,928	3,56	0,384	0,015	2,364	2,112
	BNaup	2,219	0	0	0	0,004	0,004	0	0,318	0,838
Cop. Cal	SKOr	0	0	0	0	0	0	0	0,000	0,000
	ACDE	0	0	4,12	15,55	10,73	5,36	3,87	5,661	5,675
	Cal(C1-C5)	0	1,068	0,542	4,056	6,196	4,209	1,836	2,558	2,293
	BCal	0	1,068	4,662	19,606	16,926	9,569	5,706	8,220	7,582
	BZoo	414,881	193,385	304,881	543,792	52,937	54,734	64,648	232,751	195,342

NB. Liste des codes: voir annexe 6.



Jenkins 1993		06-mai		12-mai		26-mai		09-juin		23-juin		07-juin		21-juin		05-août		18-août		Ecart type	
Identification	Groupes	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l
Rotifères	Kelo	0,004	0,004	0,004	0,013	0,040	0,036	0,004	0,004	0,036	0,004	0,004	0,004	0,001	0,001	0,001	0,000	0,000	0,011	0,016	
	Kece	0,062	0,051	0,506	2,979	3,883	3,883	0,283	0,011	3,883	0,283	0,011	0,051	0,171	0,051	0,171	0,889	0,889	0,714	1,467	
	Kequ	0,079	0,082	0,824	3,563	3,563	1,453	0,024	0,018	1,453	0,024	0,018	0,000	0,078	0,078	0,000	0,000	0,714	1,173	0,069	
	Kehi	0,035	0,035	1,143	10,444	10,444	3,653	0,000	0,038	3,653	0,000	0,038	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,049	0,069	0,069	
	Poly	1,653	1,765	3,103	10,444	10,444	3,653	0,000	0,038	3,653	0,000	0,038	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	2,344	3,175	0,069	
	Cono	0,002	0,000	0,000	0,000	0,006	0,012	0,034	0,012	0,012	0,034	0,012	0,012	0,013	0,013	0,042	0,042	0,027	0,043	0,043	
	Fill	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,049	0,034	0,000	0,049	0,034	0,000	0,000	0,012	0,012	0,000	0,000	0,011	0,018	0,018	
	Aspr	0,000	0,000	0,000	0,000	0,245	0,245	0,155	0,447	0,245	0,155	0,447	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,122	0,163	0,163	
	Synch	0,120	0,076	0,146	0,290	0,290	0,036	0,000	0,290	0,036	0,000	0,000	0,000	0,010	0,010	0,000	0,000	0,075	0,097	0,097	
	Asco	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	
	Noth	0,001	0,002	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,001	
	Pomp	0,000	0,001	0,000	0,022	0,022	0,026	0,065	0,151	0,026	0,065	0,151	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,053	0,078	0,078	
	Erdi	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,022	0,216	0,000	0,022	0,216	0,020	0,217	0,217	0,020	0,020	0,053	0,093	0,093	
	Unro	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	
	BRot	1,958	2,016	4,738	17,376	17,376	9,434	1,197	1,136	9,434	1,197	1,136	0,677	0,677	0,677	0,601	0,601	4,348	5,642	5,642	
Cladocères	BPul	0,958	0,000	0,000	0,186	0,186	10,825	9,153	6,568	10,825	9,153	6,568	13,699	12,312	12,312	5,967	5,967	5,967	5,967	5,967	
	Cerio	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,229	0,844	0,552	1,229	0,844	0,552	11,668	14,585	14,585	3,209	3,209	3,209	3,209	3,209	
	BClad	0,958	0,000	0,000	0,186	0,186	12,054	9,997	7,120	12,054	9,997	7,120	25,368	26,897	26,897	9,176	9,176	9,176	9,176	9,176	
Cop. Cyc	DBTh	0,108	0,163	0,076	0,288	0,288	0,098	0,089	1,898	0,098	0,089	1,898	0,000	0,000	0,000	0,302	0,302	0,045	0,066	0,066	
	TPMc	0,000	0,032	0,000	0,047	0,047	0,037	0,037	0,000	0,047	0,037	0,000	0,083	0,203	0,203	0,045	0,045	0,045	0,045	0,045	
	Cycl	0,011	0,022	0,033	0,111	0,111	0,155	0,026	0,038	0,155	0,026	0,038	0,013	0,036	0,036	0,050	0,050	0,050	0,050	0,050	
	Cye2	0,039	0,059	0,135	0,048	0,048	0,319	0,045	0,044	0,319	0,045	0,044	0,000	0,042	0,042	0,081	0,081	0,081	0,081	0,081	
	Cyc3-4	0,049	0,049	0,240	0,240	0,240	0,731	0,390	0,000	0,731	0,390	0,000	0,058	0,000	0,000	0,200	0,200	0,200	0,200	0,200	
	Cyc4-5	0,259	0,067	0,000	0,049	0,049	0,133	0,122	0,000	0,133	0,122	0,000	0,036	0,239	0,239	0,101	0,101	0,101	0,101	0,101	
	BCyc	0,466	0,392	0,531	0,735	0,735	1,484	0,710	1,980	1,484	0,710	1,980	0,191	0,520	0,520	0,779	0,779	0,779	0,779	0,779	
Nauplius	BNaup	0,074	0,058	0,081	0,182	0,182	0,211	0,269	0,065	0,211	0,269	0,065	0,069	0,345	0,345	0,150	0,150	0,150	0,150	0,150	
Cop. Cal	SkOr	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,756	0,000	0,000	0,756	0,000	1,475	0,700	0,700	0,326	0,326	0,326	0,326	0,326	
	AcDe	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,991	0,000	0,000	0,991	0,000	1,184	4,088	4,088	0,696	0,696	0,696	0,696	0,696	
	Cal1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	
	Cal2	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,047	0,000	0,000	0,047	0,000	0,000	0,133	0,039	0,039	0,024	0,024	0,024	0,024	0,024	
	Cal3-4	0,000	0,000	0,069	0,000	0,000	0,000	0,000	0,079	0,000	0,000	0,000	0,000	0,075	0,075	0,025	0,025	0,025	0,025	0,025	
	Cal4-5	0,000	0,000	0,113	0,000	0,000	0,000	0,132	0,129	0,000	0,132	0,129	0,000	0,244	0,244	0,069	0,069	0,069	0,069	0,069	
	BCal	0,000	0,000	0,182	0,000	0,000	0,066	1,878	0,208	0,066	1,878	0,208	2,792	5,145	5,145	1,141	1,141	1,141	1,141	1,141	
BZ600		3,456	2,465	5,532	18,480	18,480	23,249	14,051	10,509	23,249	14,051	10,509	29,095	33,508	33,508	15,594	15,594	15,594	15,594	15,594	

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Baptiste	15-mai	05-jui	19-jui	10-jui	30-jui	20-aoû	Moyenne	Ecart type
1991								
Identification								
Groupe								
Rotifères								
Espèces								
Kelo	0,685	0,015	0,006	0,000	0,000	0,001	0,118	0,278
Keco	0,059	0,000	0,002	0,000	0,000	0,000	0,010	0,024
Kequ	2,840	0,010	0,003	0,005	0,000	0,000	0,476	1,158
Poly	0,753	0,002	0,013	0,002	0,000	0,000	0,128	0,306
Cono	0,459	0,980	5,698	0,113	1,557	0,056	1,477	2,144
Fill	0,485	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,081	0,198
Aspr	22,764	1,341	1,897	1,111	0,077	0,000	4,532	8,962
Sync	1,648	0,000	0,005	0,000	0,000	0,000	0,276	0,672
Pomp	0,020	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003	0,008
BRot	29,712	2,349	7,623	1,231	1,634	0,056	7,101	11,385
Cladocères								
BPul	0,000	0,217	0,498	0,210	0,105	0,455	0,248	0,195
DGM	0,000	1,802	6,155	21,628	32,774	55,624	19,664	21,712
Cerio	0,000	0,267	4,312	9,324	12,238	0,000	4,357	5,319
BsLo	0,238	0,111	2,221	0,242	0,000	0,000	0,469	0,865
Chyd	0,000	0,000	0,000	0,109	0,400	1,113	0,270	0,441
Dileu	0,000	0,000	0,000	0,075	1,125	22,356	3,926	9,040
BClad	0,238	2,398	13,186	31,588	46,641	79,548	28,933	30,522
Cop. Cyc								
MeEd	0,000	0,000	0,068	1,360	3,804	8,155	2,231	3,255
DBTh	8,801	1,181	0,316	0,346	0,000	0,039	1,780	3,466
AcVe	0,000	0,000	0,222	2,643	6,266	2,857	1,998	2,470
Cycl	2,938	0,012	0,000	0,000	0,000	0,000	0,492	1,199
Cyc2	1,597	0,173	0,111	0,000	0,046	0,000	0,321	0,629
Cyc3-4	1,011	14,475	5,550	0,887	0,601	0,311	3,806	5,580
Cyc4-5	1,648	0,102	0,244	0,610	1,978	0,541	0,854	0,773
BCyc	15,995	15,942	6,510	5,846	12,696	11,902	11,482	4,436
Nauplius								
Naup	19,073	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	3,179	7,786
Cop. Cal								
SkOr	0,000	0,675	0,000	16,594	16,181	18,796	8,708	9,338
Cal2	0,000	0,043	0,000	0,324	0,144	0,043	0,093	0,125
Cal3-4	0,000	0,029	0,000	0,536	0,777	0,088	0,238	0,334
Cal4-5	0,000	0,104	0,084	1,882	3,306	1,133	1,085	1,320
BCal	0,000	0,852	0,084	19,337	20,408	20,059	10,123	10,757
BZoo	65,018	21,543	27,403	58,003	81,379	111,566	60,819	33,713

NB. Liste des codes: voir annexe 6.



Baptiste	1993	12-mai	26-mai	09-jui	23-jui	07-jui	23-jui	05-aou	18-aou		
Identification											
Groupe		µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	µg/l	Moyenne	Ecart type
Rotifères	Kelo Kece Kequ Kehi Poly Como Fili Aspr Untro	0,055 0,020 0,041 0,172 0,047 0,006 0,014 0,000 0,000	0,233 0,172 0,620 0,085 0,231 0,058 0,005 0,349 0,008	0,057 0,038 0,302 0,015 0,047 0,001 0,000 0,116 0,000	0,132 0,061 0,195 0,017 0,063 0,000 0,019 0,000 0,000	0,082 0,028 0,101 0,011 0,000 0,000 0,026 0,000 0,000	0,006 0,019 0,004 0,000 0,008 0,000 0,005 0,000 0,000	0,003 0,053 0,000 0,000 0,039 0,000 0,002 0,000 0,001	0,014 0,046 0,004 0,000 0,027 0,000 0,007 0,000 0,001	0,073 0,055 0,158 0,038 0,058 0,008 0,010 0,058 0,001	0,078 0,050 0,215 0,061 0,073 0,020 0,124 0,003
Cladocères	BRot	0,355	1,762	0,577	0,487	0,249	0,041	0,099	0,100	0,459	0,561
	BPal	0,000	0,000	0,000	1,461	0,000	0,000	0,000	0,658	0,265	0,535
	DGM	0,085	1,970	1,239	1,307	1,620	0,916	6,500	1,470	1,888	1,945
	Cerio	0,000	0,000	0,000	0,056	0,000	0,056	0,000	0,000	0,014	0,026
	BolO	0,036	0,326	0,580	4,637	3,734	0,000	0,000	0,000	1,164	1,892
	Chyd	0,000	0,023	0,070	0,000	0,116	0,070	1,788	0,697	0,345	0,627
	Dileu	0,000	0,000	0,000	0,200	0,000	0,100	5,592	0,300	0,774	1,950
	BClad	0,121	2,319	1,889	7,661	5,470	1,142	13,880	3,125	4,451	4,517
Cop. Cyc	MeEd	0,000	0,000	0,155	0,000	0,612	0,000	0,767	0,767	0,288	0,361
	DBTh	1,303	0,895	0,439	0,491	0,059	0,000	0,439	0,341	0,496	0,427
	AcVe	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,036	0,005	0,013
	Cyc1	0,073	1,258	0,073	0,000	0,010	0,010	0,021	0,052	0,187	0,434
	Cyc2	0,020	4,321	0,878	3,062	0,531	0,061	0,061	0,122	1,132	1,642
	Cyc3-4	0,351	10,594	6,512	1,170	4,017	0,546	0,273	0,234	2,962	3,827
	Cyc4-5	0,000	1,287	1,416	0,405	0,202	0,135	0,227	0,067	0,467	0,500
	BCyc	1,747	18,355	9,474	5,128	5,431	0,753	1,789	1,621	5,537	5,935
Nauplius	BNaup	0,905	0,798	0,589	0,230	0,541	0,057	0,198	1,039	0,545	0,358
Cop. Cal	SKOr	0,000	0,000	0,000	0,703	0,000	0,928	1,406	2,560	0,700	0,923
	Cal1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,036	0,004	0,013
	Cal2	0,000	0,042	0,000	0,084	0,000	0,000	0,000	0,000	0,016	0,031
	Cal3-4	0,000	0,000	0,000	0,069	0,000	0,278	0,000	0,000	0,043	0,098
	Cal4-5	0,000	0,248	0,117	0,234	0,000	0,437	0,365	0,000	0,175	0,173
	BCal	0,000	0,290	0,117	1,007	0,084	1,643	1,772	2,595	0,939	0,974
	BZoo	3,128	23,525	12,646	14,513	11,774	3,635	17,738	8,480	11,930	6,903

NB. Liste des codes: voir annexe 6.

Annexe 5. Corrélations de Spearman ( $p < 0.05$ ) entre les coordonnées des trois premiers axes de l'analyse en coordonnées principales et les variables zooplanctoniques (en densité et en biomasse) et les variables environnementales. En gras: Corrections de Bonferroni.





Crooked-Biomasse									
Année	1991			1992			1993		
	Axe 1	Axe 2	Axe3	Axe 1	Axe 2	Axe3	Axe 1	Axe 2	Axe3
Espèces									
<i>Keratella cochlearis</i>									
<i>Keratella quadrata</i>							0.87		
<i>Keratella hiemalis</i>									0.73
<i>Polyarthra</i> spp.									
<i>Filinia</i> sp.									
<i>Asplanchna priodonta</i>			-0.77		-0.84				
<i>Conochilus</i> sp.					-0.84				
Rotifères indéterminés									
<i>Daphnia pulicaria</i>							0.97		0.73
<i>Mesocyclops edax</i>									
<i>Diatyclops bicuspidatus thomasi</i>				1					
<i>Acanthocyclops vernalis</i>					0.84				
Copépodites cyclopoïdes (C3-C4)								0.77	
Copépodites calanoides (C3-C4)		-0.79							
Copépodites calanoides (C4-C5)		-0.89							
Biomasse zooplanctonique totale							0.93		
Année									
Variables environnementales									
Cyanobactéries									
Chlorophytes	0.89								
Crypto/Chrys/Dino/Eugl.			0.78						
Chlorophylle a			-0.86						
Température								0.7	-0.67
Secchi									
PT								0.67	
NO2+NO3							0.9		
Si									
pH	-0.82								

Jenkins-Densité	1991			1992			1993		
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 1	Axe 2	Axe 3
	Année								
Espèces									
<i>Kellicottia longispina</i>			-0.93				0.88		
<i>Keratella cochlearis</i>				-0.79			0.82		
<i>Keratella quadrata</i>							0.77		
<i>Keratella hiemalis</i>							0.94		
<i>Polyarthra</i> spp.							0.95		
<i>Conochilus</i> spp.	-0.77						0.8		
<i>Synchaeta</i>								-0.78	
<i>Asplanchna priodonta</i>	-0.93							0.75	
<i>Natholca</i>					0.84		-0.89		
<i>Euchlanis dilatata</i>									
<i>Diatyclops bicuspidatus thomasi</i>									
<i>Tropocyclops prasinus mexicanus</i>				-0.75					
<i>Acanthocyclops vernalis</i>									
Copépodites cyclopoïdes (C1)					0.82		0.78		
Copépodites cyclopoïdes (C2)									
Copépodites cyclopoïdes (C3-C4)									0.92
Nauplius					0.75		-0.66		
<i>Skistodiaptomus oregonensis</i>						0.81			
Copépodites calanoides (C1-C2)									
Copépodites calanoides (C2-C3)									
Copépodites calanoides (C3-C4)				0.89					
Densité zooplanctonique totale		-0.96							
Année									
Variables environnementales	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 1	Axe 2	Axe 3
Chlorophytes									
Chlorophyllic a				0.94				0.79	
Profondeur 1% lumière									
PDT			0.82						
l/P							0.66		
NO2+NO3									
N/P									-0.96
Silice			-1						

Jenkins-Biomasse	1991			1992			1993		
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 1	Axe 2	Axe 3
<i>Keratella longispina</i>					0.81				
<i>Keratella cochlearis</i>					0.93			-0.78	
<i>Keratella quadrata</i>								-0.75	
<i>Keratella hiemalis</i>							0.72		
<i>Polyarthra</i> spp.							0.7		
<i>Conochilus</i> spp.					-0.78		-0.84		
<i>Syncheata</i> sp.							0.83		
<i>Asplanchna priodonta</i>							0.82		-0.73
<i>Notholca</i> sp.									
<i>Pomphylx</i> sp.	0.91								
<i>Euchlanis dilatata</i>							-0.84		
<i>Hexarthra mira</i>				0.96	0.95		-0.93		
<i>Daphnia pulex</i>									
<i>Daphnia galeata-mendotae</i>									
<i>Ceriodaphnia</i> sp. ( <i>C. lacustris</i> )	-0.91						-0.89		
<i>Tropocyclops prasinus mexicanus</i>	-0.8				0.87		-0.67		
<i>Copepodites cyclopoïdes (C1)</i>				-0.79				-0.73	
<i>Copepodites cyclopoïdes (C4-C5)</i>	0.93								
<i>Skistodiaptomus oregonensis</i>							-0.82		
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i>							-0.98		
<i>Copepodites calanoides (C2)</i>		-0.87							
<i>Copepodites calanoides (C4-C5)</i>				0.89					
Biomasse zooplanctonique totale	0.82			1			-0.83		
<b>Année</b>	<b>Axe 1</b>	<b>Axe 2</b>	<b>Axe 3</b>	<b>Axe 1</b>	<b>Axe 2</b>	<b>Axe 3</b>	<b>Axe 1</b>	<b>Axe 2</b>	<b>Axe 3</b>
Variables environnementales									
Cyanobactéries	-0.79						-0.98		
Chlorococcytes									
Chrys/Crypt/Dino/Eucl		-0.75							
Bacillariophytes								0.79	
Phytoplankton total									
Chlorophyll a							-0.9		
Température								-0.95	
Secchi									
PDT									
NO2+NO3							0.83		
N/P								-0.96	
Si			-1		0.86				

Baptiste-Densité									
Année	1991			1992			1993		
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 1	Axe 2	Axe 3
Espèces									
<i>Kallicottia longispina</i>							0.98		
<i>Keratella cochlearis</i>				-0.83			0.88		
<i>Keratella quadrata</i>							0.7		
<i>Keratella hiemalis</i>									
<i>Polyarthra</i> spp.									
<i>Conochilus</i> spp.	0.94				0.74				
<i>Pomphylis</i> sp.				-0.91					
<i>Daphnia pulicaria</i>									
<i>Daphnia galeata mendotae</i>								0.95	
<i>Bosmina longirostris</i>				0.91			0.83		
<i>Clydorus</i> sp.				-0.79					
<i>Diaphanosoma leuckenbergianum</i>				-0.71					0.71
<i>Mesocyclops edax</i>									
<i>Diancyclops thomasi</i>				0.89					
<i>Acanthocyclops vernalis</i>					-0.8				
Copepodites cyclopoïdes (C2)									
Copepodites cyclopoïdes (C3-C4)				0.71			0.83		
Copepodites calanoides (C4-C5)							0.74		
Densité zooplanctonique totale							0.98		0.75
Année									
Variables environnementales									
Cyanobactéries				-0.86					
Crys/Cryp/Dino/Eugl				-0.86					
Phytoplankton total				-0.86					
Chlorophylle a				-0.85			-0.76		
Température							-0.74		
Profondeur 1% lumière							0.71		
Secchi							0.72		
PDT	0.9								-0.77
PT									-0.71
NH4	-0.83								
NO2+NO3				-0.86					
Si				-0.95			-0.88		



## Annexe 6. Liste des codes des variables planctoniques et physico-chimiques.

**1. Le zooplancton****- Les Rotifères**

Kelo: *Kellicottia longispina*

Kequ: *Keratella quadrata*

Kehi: *Keratella hiemalis*

Poly: *Polyarthra sp.*

Cono: *Conochilus sp.*

Fili: *Filinia sp.*

Aspa: *Asplanchna priodonta*

Sync: *Synchaeta*

Pomp: *Pomphylix sp.*

Eudi: *Euchlanis dilatata*

Noth: *Notholca*

Unro: Rotifères indéterminés

DRoti: Densité totale des Rotifères

BRoti: Biomasse totale des Rotifères

**- Les Cladocères:**

DPul: *Daphnia pulicaria*

DGM: *Daphnia galeata-mendotae*

Cerio: *Ceriodaphnia* sp. (*Lacustris*)

Chyo: *Chydorus* sp.

Dile: *Diaphanosoma leuchtenbergianum*

Bolo: *Bosmina longirostris*

DClad: Densité totale des Cladocères

BClad: Biomasse totale des Cladocères

#### - Les Copépodes Cyclopoïdes

MeEd: *Mesocyclops edax*

DBTh: *Diacyclops bicuspidatus thomasi*

TPMe: *Tropocyclops prasinus mexicanus*

AcVe: *Acanthocyclops vernalis*

Cyc 1,2,3,4 et 5: Copépodites cyclopoïdes 1,2,3,4 et 5

DCyc: Densité totale des Copépodes cyclopoïdes

BCyc: Biomasse totale des Copépodes cyclopoïdes

#### - Les Copépodes Calanoïdes

SkOr: *Skistodiptomus oregonensis*

AcDe: *Acanthodiptomus denticornis*

Cal 1,2,3,4 et 5: Copépodites calanoïdes 1,2,3,4 et 5



## 2. Le phytoplancton

Cyano: Cyanobactéries

Crypt/Cys ou Crypt/Crys/Dimo: Cryptophytes/Chrysophytes/Dimophytes/Euglénophytes

Chloro: Chlorophytes

Chla ou chlor.a: chlorophylle *a*

## 3. Variables physico-chimiques

T: Température de l'eau °C

Zeup ou Lum (%) ou Zeuphotique ou Trans: Profondeur zone euphotique

Secchi: Profondeur du Secchi

PT: Phosphore total (PT µg/L)

PTD: Phosphore total dissous (PDT µg/L)

NO<sub>3</sub>-NO<sub>2</sub>: Nitrates-nitrites (NO<sub>3</sub>-NO<sub>2</sub>: µg/L)

NH<sub>4</sub>: Ammoniaque (NH<sub>4</sub>: µg/L)

Si: Silice (Si: µg/L)

N/P: ratio azote/phosphore total