

Eutrophisation, cyanobactéries et biomanipulations : approches expérimentales en lacs tropicaux peu profonds

Responsable scientifique

Xavier Lazzaro, IRD

Biologie des organismes et écosystèmes aquatiques – BOREA, UMR

Universidad Mayor de San Simon (UMSS), Cochabamba, Bolivie.

Mél. : xavier.lazzaro@ird.fr

Autres participants

Cyanobactéries des milieux aquatiques tropicaux peu profonds : Rôles et Contrôles – CYROCO, UR IRD : Marc Pagano, Daniel Corbin, Claire Carré, Bassirou Dione, El Hadji Ndour.

Biogéochimie et écologie des milieux continentaux - Bioemco, UMR, Paris :

Gérard Lacroix (ENS), Michael Danger (ENS), Danièle Benest (ENS),

Jacques Mériguet (ENS), Catherine Oumarou.

Ecologie et santé des écosystèmes – ESE, UMR, Paris : Florence Hulot (Univ. Paris XI).

Mots-clés

Eutrophisation, efflorescences, cyanobactéries, lacs subtropicaux et tropicaux peu profonds, omnivorie, cascades trophiques, réseaux trophiques, topologie, stœchiométrie, Tilapia du Nil, expériences en mésocosmes, ingénierie écologique, restauration.

Objectifs des recherches

■ Mieux comprendre le rôle joué par les facteurs biotiques - facteurs écologiques liés aux êtres vivants dans un écosystème - dans le contrôle de l'eutrophisation des lacs tropicaux peu profonds, en particulier celui du développement d'efflorescences phyto-planctoniques indésirables dans les plans d'eau destinés à la production d'eau potable.

■ Evaluer l'applicabilité en milieu tropical du modèle des cascades trophiques développé sur les écosystèmes tempérés.

■ Analyser l'importance de mécanismes alternatifs résultants des particularités de l'architecture (topologie) des réseaux trophiques pélagiques et de la stœchiométrie écologique (recyclage différentiel de l'azote et du phosphore par les organismes pouvant aboutir à une modification des facteurs limitant les producteurs primaires).

■ D'un point de vue fondamental, cerner les conséquences de perturbations anthropiques sur la structure des réseaux trophiques, le fonctionnement et la persistance de ces écosystèmes.

■ D'un point de vue pratique, améliorer la gestion et la restauration écologique des lacs peu profonds eutrophes (milieux surchargés en matières nutritives, trop abondantes pour être totalement utilisées par les organismes du biotope) via l'ingénierie écologique (biomanipulations).

I. Présentation des travaux

Introduction

Les lacs tropicaux peu profonds représentent la majeure partie des eaux continentales dont disposent les populations de l'hémisphère sud pour des usages multiples et généralement conflictuels (eau potable, pêche, aquaculture, irrigation). Paradoxalement, le fonctionnement écologique de ces milieux reste peu étudié, en particulier leur adéquation aux théories développées en milieux tempérés. Soumis à une importante variabilité hydro-climatique et à de fortes pressions anthropiques, ces lacs ont souvent des eaux de faible qualité. Le symptôme le plus visible de leur eutrophisation (enrichissement nutritif excessif) est le développement, parfois chronique, d'efflorescences phytoplanctoniques, principalement des cyanobactéries. Peu consommables par le zooplancton herbivore, elles constituent une impasse trophique et s'avèrent donc indésirables dans les systèmes de production d'eau potable.

■ Interactions structurées par la taille, cascades trophiques et paradoxe des lacs tropicaux

Les poissons jouent un rôle primordial dans le contrôle de la topologie (architecture) des réseaux trophiques lacustres. En agissant sur la structure fonctionnelle des communautés de zoo- et phytoplancton, ils contrôlent de façon ultime la quantité de biomasse produite par le phytoplancton et en particulier les efflorescences, ou blooms, qui constituent un processus majeur de l'eutrophisation. Bien que fondé sur une structure simplifiée (chaîne prédateurs-proies linéaire), le modèle conceptuel principal, universellement utilisé comme outil prédictif des interactions trophiques lacustres, est le modèle des « cascades trophiques » (effets indirects des prédateurs carnivores sur le phytoplancton via la régulation des populations de phytophages) (Carpenter & Kitchell, 1996). Ce modèle a largement été validé sur des lacs tempérés d'Europe et d'Amérique du Nord (Carpenter & Kitchell, 1996 ; Brett & Goldman, 1996 ; synthèse de Drenner & Hambright, 2002). Les cascades y sont généralement intenses, les poissons planctonophages consommant de manière préférentielle le zooplancton de grande taille, plus apte à réguler le phytoplancton que le zooplancton de petite taille (Brooks & Dodson, 1965 ; O'Brien, 1979 ; Gardner, 1981 ; Stein *et al.*, 1988). D'autres modèles, comme le modèle « proie-dépendant »

(Persson *et al.*, 1988), explorent comment le contrôle des différents niveaux trophiques varie avec le niveau d'enrichissement en nutriments et avec la longueur des chaînes alimentaires (par exemple, la dominance de poissons planctonophages ou piscivores). Ces modèles concernent des systèmes où prédominent les poissons zooplanctonophages chassant à vue. D'autre part, ils sont fondés sur l'hypothèse simplificatrice d'une structure de type chaîne trophique linéaire où chaque compartiment fonctionnel est assimilé à un niveau trophique (phytoplancton, zooplancton essentiellement herbivore, poissons zooplanctonophages, poissons piscivores). Cependant, d'autres modèles, comme le modèle de réseau de « complexité intermédiaire » testé par Hulot *et al.*, (2000) à partir d'une expérience en mésocosmes (dispositifs expérimentaux clos de taille moyenne), démontrent que les modèles linéaires ne décrivent pas correctement les interactions trophiques et qu'il est important de prendre en compte l'hétérogénéité fonctionnelle (par exemple l'hétérogénéité en taille) au sein des différents niveaux trophiques.

On observe un gradient latitudinal dans la biomasse (quantité de matière vivante) des poissons planctonophages et dans la nature de leurs ressources dominantes. Dans les systèmes tropicaux peu profonds de basse altitude, les poissons planctonophages atteignent des biomasses élevées et sont souvent dominés par des espèces de filtreurs omnivores. Ces poissons se nourrissent à différents niveaux trophiques et consomment non seulement du zooplancton, mais aussi beaucoup de phytoplancton et de détritus (Lazzaro, 1987, 1997 ; Fernando, 1994). Dans les milieux tempérés, les poissons planctonophages atteignent des biomasses plus faibles et consomment plus de zooplancton et moins de végétaux. Ce gradient semble lié aux effets de la température sur la physiologie de ces ectothermes (Horn, 1989) et aux gains énergétiques liés au type de nourriture consommée (Floeter *et al.*, 2005). Les poissons des milieux tempérés semblent ne pas pouvoir satisfaire leurs besoins énergétiques sur une nourriture essentiellement végétale, de faible qualité (Floeter *et al.*, 2005). Contrairement aux espèces des systèmes tempérés (et polaires), les poissons subtropicaux et tropicaux (ou subtropicaux et tropicaux) auraient développé la capacité de s'alimenter avec une nourriture végétale (Horn, 1989). Ainsi, à des températures élevées, les poissons omnivores n'auraient aucun avantage à inclure de la matière animale dans leur régime alimentaire (Behrens & Lafferty, 2007). L'hypothèse selon laquelle la valeur nutritive de la matière végétale augmenterait aux températures plus élevées pourrait expliquer ce gradient latitudinal. Cependant, l'efficacité d'assimilation des végétaux reste assez faible, ce qui impose aux poissons filtreurs omnivores consommant ces végétaux de s'alimenter de façon quasi continue (contrairement aux poissons zooplanctonophages) afin de satisfaire leurs besoins énergétiques (Arrington *et al.*, 2002). Ainsi, les réseaux trophiques des lacs subtropicaux et tropicaux semblent fonctionner différemment de leurs homologues tempérés. En particulier, les cascades trophiques y seraient moins intenses compte tenu de l'importance de l'omnivorie des consommateurs (Lazzaro, 1997 ; Jeppesen *et al.*, 2005 ; Jeppesen *et al.*, 2007). La taille corporelle est généralement considérée comme un bon indicateur de la position trophique des communautés piscicoles (Akin & Winemiller, 2008). Cependant, en accord avec les résultats expérimentaux de Behrens & Lafferty (2007), la corrélation classique entre taille corporelle et position trophique disparaît sous les climats chauds, où les grands poissons se nourrissent essentiellement sur les premiers niveaux trophiques.

Ce gradient latitudinal a été vérifié par Lacerot (2010) sur des communautés piscicoles échantillonnées dans 83 lacs, le long d'un gradient latitudinal de 5° S à 55° S le long de la côte Est sud-américaine.

D'autres mécanismes contribuent à réduire l'intensité des cascades trophiques dans les lacs subtropicaux et tropicaux. Ainsi, on observe dans ces milieux une prédominance d'espèces phytoplanctoniques de grande taille, peu consommables par le zooplancton herbivore. De plus, le zooplancton est généralement plus petit sous les climats chauds que dans les régions froides. Les microcrustacés filtreurs d'assez grande taille, comme les espèces du genre *Daphnia*, sont par exemple assez rares, voire souvent absentes (Fernando *et al.*, 1987 ; Gillooly & Dodson, 2000) en milieux tropicaux. Ceci affecte la position fonctionnelle du zooplancton, sa vulnérabilité à la prédation par les poissons (Brooks & Dodson, 1965), ses préférences alimentaires (Gliwicz & Lampert, 1990), ses aptitudes compétitrices (Vanni, 1986) et son efficacité comme brouteur du phytoplancton (Dawidowicz, 1990 ; Jeppesen *et al.*, 1999). L'hypothèse la plus avancée actuellement pour expliquer la réduction en taille du zooplancton est celle de la pression de prédation exercée par les poissons (Lazzaro, 1997 ; Jeppesen *et al.*, 2005, 2007 ; Merrhoff *et al.*, 2007 ; Havens *et al.*, 2009). Cette diminution de la taille relative du zooplancton par rapport au phytoplancton réduit sa capacité à exercer un contrôle descendant (« top-down ») sur les algues.

Les poissons omnivores ne sont pas limités par la dynamique saisonnière du zooplancton. Ils peuvent aussi consommer du phytoplancton et des détritiques, atteignant donc des biomasses bien plus élevées que celles des poissons zooplanctonophages stricts (Stein *et al.*, 1995 ; Lazzaro, 1997 ; Pinel-Alloul *et al.*, 1998). De plus, beaucoup d'espèces de poissons tropicaux se reproduisent tout au long de l'année. Il en résulte une présence permanente de petits poissons, renforçant la pression de prédation sur le zooplancton. Avec un modèle simple, Van Leeuwen *et al.*, (2007) démontrent que la seule reproduction continue des poissons sous les tropiques peut réduire les chances d'un contrôle 'top-down' du phytoplancton par *Daphnia*. Ce modèle prédit que seules de très faibles densités de poissons sont compatibles avec un maintien de phases d'eau claire (faible biomasse du phytoplancton), pendant lesquelles le zooplancton est capable de contrôler l'abondance du phytoplancton.

Avec le développement de la théorie sur la stœchiométrie écologique (Sterner & Elser, 2002), d'autres effets indirects ont été suggérés pour rendre compte de la variabilité de l'intensité des cascades trophiques. En particulier, le recyclage différentiel des nutriments par les organismes (Vanni & Layne, 1997 ; Elser & Urabe, 1999 ; Vanni, 2002) est un processus essentiel soutenant la croissance du phytoplancton. L'altération de la disponibilité relative en nutriments (Azote (N), Phosphore (P)) suit les modifications de la structure des réseaux trophiques. Dans la mesure où les nutriments sont recyclés en fonction de la composition élémentaire (maintenue constante) des consommateurs, les nutriments en excès dans la nourriture des consommateurs sont rejetés en plus grande proportion que les nutriments limitants. Les producteurs primaires sont généralement limités en phosphore dans les lacs tempérés (Schindler, 1977) et en azote dans les lacs tropicaux (Ryding & Rast, 1989). Paradoxalement, les contraintes stœchiométriques imposées par les structures des réseaux trophiques,

qui sont probablement différentes entre les deux systèmes, ne sont pas étudiées. Les études sur les cascades trophiques ont été essentiellement réalisées en milieux tempérés et les travaux couvrant d'amples gradients latitudinaux font défaut (Gyllström *et al.*, 2005). Nous avons donc choisi de réaliser des approches expérimentales afin de mieux comprendre les mécanismes influençant l'intensité des cascades trophiques en milieux subtropicaux et tropicaux. Notre travail est novateur, car les études comparatives des variables influençant l'importance relative des mécanismes de contrôle ascendants (« bottom-up ») et descendants (« top-down ») sont rares et concernent essentiellement les effets des poissons zooplanctonophages chassant à vue sous des hautes latitudes (Hansson & Carpenter, 1993 ; Persson, 1997 ; Vanni & Layne, 1997 ; Attayde & Hansson, 2001a,b). Pour analyser ces mécanismes, nous avons mis en œuvre deux plates-formes de mésocosmes (bassins hors-sol de Bel Air et enceintes *in situ* à Dakar-Bango).

Matériel et méthodes

Ce travail a combiné principalement huit démarches complémentaires : quatre expérimentations en mésocosmes au Sénégal (a, b, c et d), une approche de terrain au Sénégal (e), une expérience en mésocosmes en milieu subtropical (f), une comparaison entre approches expérimentales en mésocosmes en milieu tempéré et en milieu tropical (g), et une approche à court terme en microcosmes au Sénégal (h).

Nous avons utilisé une base de données limnologiques hebdomadaires (programme IRD CYROCO) sur le réservoir de Dakar-Bango pour la période 2003-2007 comme niveau de référence des dynamiques saisonnières et interannuelles.

A) Contrôle des efflorescences de cyanobactéries

Cette expérience (28 jours) a été réalisée dans 18 enceintes (4 m³) installées *in situ* dans le réservoir de Dakar-Bango, principale source d'eau potable de la ville de Saint-Louis. Elle visait à analyser la capacité de contrôle biologique d'une efflorescence de cyanobactéries filamenteuses (*Anabaena solitaria* et *A. flos-aquae*) par le Tilapia du Nil (*Oreochromis niloticus*) à différents stades de son développement, en conditions eutrophes, l'azote étant le nutriment limitant potentiellement la croissance du phytoplancton. L'utilisation de différents stades de développement du Tilapia a permis de comparer les impacts sur les cyanobactéries de poissons zooplanctonophages (alevins), de poissons omnivores (juvéniles), de poissons herbivores (subadultes), et de deux combinaisons de classes d'âges de Tilapia à leurs biomasses typiques.

B) Effets directs et indirects des Tilapias sur le phytoplancton

Cette expérience (63 jours) a été réalisée dans 12 bassins hors-sol (9 m³) de la plate-forme de Bel-Air à Dakar, remplis avec de l'eau en provenance du réservoir de Dakar-Bango etensemencés en plancton de ce même réservoir. Nous avons comparé l'évolution des paramètres biotiques et abiotiques dans des bassins témoins sans poissons, des bassins avec des Tilapias du Nil libres de circuler, et des bassins avec des Tilapias du Nil maintenus dans des cages en toile de moustiquaire, laissant circuler les éléments dissous mais ne permettant pas le passage du plancton. Ainsi, nous avons pu examiner l'importance relative pour les communautés planctoniques des effets en cascade liés à la prédation des poissons et des effets indirects liés à l'excrétion de ce filtreur omnivore.

Comme dans l'expérience précédente, les conditions étaient eutrophes, avec une limitation potentielle de la croissance du phytoplancton par L'azote, ce qui était susceptible de favoriser des efflorescences à cyanobactéries.

C) Effets comparés d'un poisson prédateur filtreur omnivore et d'un prédateur zooplanctonophage sur la structure des communautés planctoniques

Cette expérience (46 jours) a été réalisée dans 24 enceintes *in situ* à Dakar-Bango. Elle compare la magnitude des effets (cascades trophiques vs autres mécanismes) d'un poisson filtreur omnivore (*O. niloticus*) et d'un petit poisson zooplanctonophage (*Micropanchax spp.*) sur la physico-chimie et le plancton, en fonction de l'accessibilité du sédiment à la bioturbation (phénomène de transfert d'éléments nutritifs ou chimiques par des êtres vivants au sein d'un compartiment ou entre différents compartiments d'un écosystème).

D) Impact des migrations nycthémerales des poissons et du zooplancton sur le processus d'eutrophisation

Les territoires des différents organismes vivant dans les écosystèmes aquatiques ne se recouvrent pas totalement. De plus, le degré de recouvrement de ces habitats est susceptible de varier au cours de la journée du fait de migrations verticales et horizontales nycthémerales (accomplies sur un rythme de 24 h.). Ces processus complexes sont susceptibles d'altérer les interactions prédateurs - proies avec des effets en cascade potentiels sur l'eutrophisation des eaux. Dans la zone littorale du Lac de Guiers (source d'eau potable de Dakar) colonisée par des macrophytes émergées (*Typha australis* et *Phragmites spp.*), nous avons analysé les migrations nycthémerales (24 h.) verticales et horizontales concomitantes des poissons et du zooplancton. Nous souhaitons ainsi vérifier si ces mécanismes migratoires étaient susceptibles de réduire la biomasse phytoplanctonique et d'augmenter la transparence.

E) Comparaison des effets de deux poissons planctonophages sur l'architecture des réseaux trophiques

Pour évaluer l'impact exercé par le type de poisson prédateur en sommet de chaîne sur la structure et le fonctionnement écologique des réseaux trophiques, nous avons mené une analyse topologique (analyse de l'architecture des réseaux) sur deux peuplements expérimentaux : l'un comportant un chasseur-à-vue zooplanctonophage (bluegill, *Lepomis macrochirus*) et l'autre caractérisé par la présence d'un filtreur omnivore (gizzard shad, *Dorosoma cepedianum*).

F) Influence des contraintes stœchiométriques sur le processus d'eutrophisation en milieu tempéré et tropical

Pour mesurer l'influence des contraintes stœchiométriques liées au recyclage différentiel de l'azote et du phosphore par les organismes sur la croissance du phytoplancton, nous avons analysé les ratios N:P du phytoplancton, du zooplancton et des poissons, les nutriments limitant la croissance algale, et l'excrétion des poissons dans deux expériences en mésocosmes. Une expérience a été réalisée en milieu tropical (plate-forme de Bel-Air) et l'autre en milieu tempéré (enceintes *in situ* sur le Lac de Créteil en région

parisienne). Dans les deux expériences, nous avons comparé les réponses obtenues en absence ou en présence de poissons (Tilapia du Nil en milieu tropical et gardon *Rutilus rutilus* en milieu tempéré).

G) Mutualisme entre algues et poissons

A travers une expérience de courte durée, nous avons analysé la magnitude de certains effets indirects positifs du Tilapia euryhalin ouest-africain *Sarotherodon melanotheron heudelotii* sur la croissance de l'algue planctonique *Chlorella sp.* L'objectif pratique de cette approche en microcosmes était de maximiser à moindre coût le rendement d'un prototype du système aquacole à recyclage intégral (SARI) en conditions subsahariennes. Le SARI est destiné à maximiser la transformation des intrants en biomasse de poissons et à minimiser la production de déchets en optimisant le recyclage interne des nutriments au sein du système de production, sur la base d'approches d'ingénierie écologique. Cette expérience, réalisée dans le cadre de la mise au point du SARI, nous a permis en parallèle de mieux analyser la nature complexe des interactions indirectes entre poissons et producteurs primaires.

H) Effets comparés de deux Tilapias sur les conditions physico-chimiques et la structure des communautés planctoniques

Cette expérience (63 jours) a été réalisée dans les mêmes conditions que la précédente. Nous avons comparé les impacts exercés par deux poissons cichlidés planctonophages omnivores – un filtreur généraliste (le Tilapia du Nil *Oreochromis niloticus*) et un poisson plus détritivore et benthophage (le Tilapia euryhalin *Sarotherodon melanotheron heudelotii*) – sur la physico-chimie, le phytoplancton et le zooplancton.

Résultats (fig. 2)

A) L'excès de nutriments et la prévalence de cyanobactéries inhibent les cascades trophiques des poissons

Dans les lacs subtropicaux et tropicaux eutrophes, en conditions de limitation par l'azote et de prédominance du petit zooplancton herbivore, les poissons, qu'ils soient zooplanctonophages, omnivores ou herbivores, ne semblent pas capables d'altérer l'explosion transitoire d'une efflorescence à cyanobactéries. Ce résultat suggère l'incapacité d'un tel écosystème à se maintenir dans un état trophique approprié à la production d'eau potable si les impacts anthropiques ne sont pas extrêmement réduits (Rondel *et al.*, 2008).

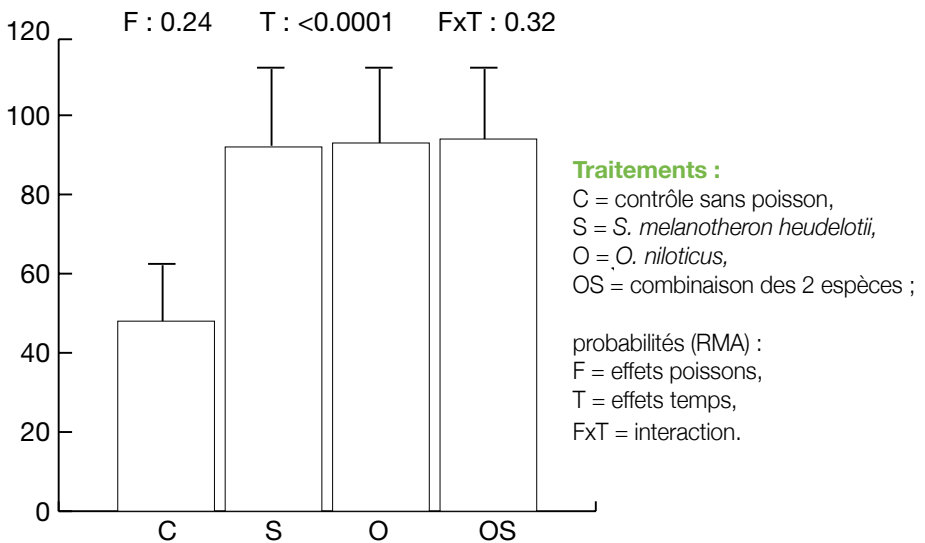
B) Les effets du recyclage des nutriments et de la consommation des poissons filtreurs peuvent se compenser, inhibant les cascades trophiques

Dans cette expérience, la présence de Tilapias a induit quelques faibles effets positifs sur le phytoplancton et provoqué une réduction de la concentration en phosphore dissous dans le milieu. Le zooplancton, de petite taille, a exercé une faible pression de prédation (moins de 20% par jour) sur le seul nanophytoplancton (phytoplancton d'un diamètre sphérique équivalent $\leq 20 \mu\text{m}$), tandis que les poissons ont brouté l'ensemble de la biomasse du microphytoplancton (phytoplancton d'un diamètre sphérique équivalent $> 20 \mu\text{m}$). Par ailleurs, la comparaison des effets liés à la consommation et des effets liés à l'excrétion suggère que ces effets étaient le plus souvent opposés. Les Tilapias ont

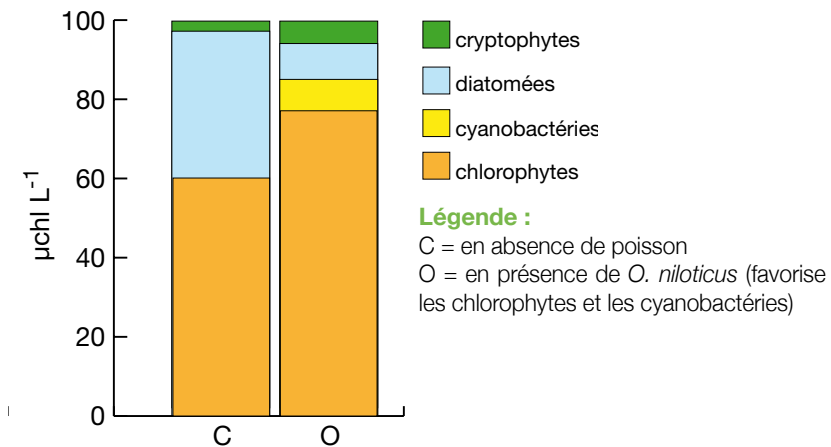
eu tendance à constituer un puit en phosphore et non en azote. Dans ces conditions de limitation par l'azote, cette excretion différentielle a probablement contribué à freiner le développement des cyanobactéries et à stimuler les chlorophycées. Ainsi, les effets en cascade de ce poisson omnivore et les effets liés à la modification de l'excretion ont eu tendance à se compenser, réduisant l'ampleur globale des cascades trophiques.

Figure 1 : Réponses moyennes des concentrations en chlorophylle...

...du phytoplancton total.



...des groupes taxonomiques du phytoplancton (Lazzaro et al., en prép.).



C) Les poissons filtreurs omnivores n'altèrent ni la structure, ni la biomasse du zooplancton (cascades trophiques « non classiques »)

Les deux espèces de Tilapias manipulées dans le cadre de la 3^{ème} expérience ont eu des effets similaires. La présence des deux espèces de Tilapias (seules ou combinées) n'a eu aucun effet sur la biomasse zooplanctonique totale, seuls quelques petits herbivores zooplanctoniques ayant disparu. En revanche, elle a induit un doublement de la biomasse du phytoplancton (le développement des chlorophytes étant favorisé) par rapport aux bassins sans poissons. Cette cascade trophique (Fig. 1) n'est pas classique, car elle n'est pas induite par une modification de la pression de prédation exercée par les herbivores sur le phytoplancton. Ceci suggère des changements de contraintes stœchiométriques imposées par le recyclage différentiel des nutriments par les poissons comme une excrétion plus forte de l'azote, qui limite la croissance du phytoplancton dans ces milieux (Lazzaro *et al.*, en prép.).

D) Les petits poissons zooplanctonophages n'ont pas d'effets en cascades, alors que les filtreurs omnivores induisent des « cascades trophiques non classiques »

Dans cette expérience, nous avons comparé les effets du poisson filtreur omnivore *O. niloticus* et des petits poissons zooplanctonophages du genre *Micropanchax*. Les petits poissons zooplanctonophages ont supprimé les trois-quarts de la biomasse du zooplancton mais n'ont aucun effet sur le phytoplancton. Ceci confirme l'hypothèse que le zooplancton herbivore des milieux tropicaux a un faible effet direct sur le phytoplancton. A l'inverse, les filtreurs omnivores ont induit le doublement de la concentration en chlorophylle, mais n'ont eu aucun effet sur la biomasse du zooplancton. Encore une fois, une augmentation de l'excrétion d'azote par les Tilapias semble l'hypothèse la plus probable pour expliquer l'augmentation des phytoplancton (Lazzaro *et al.*, en prép.).

E) Les migrations nyctémérales du zooplancton sont intenses verticalement et faibles horizontalement

Dans le lac de Guiers, la plupart du zooplancton migre verticalement, parmi les macrophytes ou en eau libre. Les migrations verticales les plus nettes sont réalisées par les cyclopoïdes et les cladocères. Les poissons sont en majorité nocturnes ou actifs à l'aube et ne présentent pas de patrons de migrations spatio-temporelles identifiables. L'accentuation de l'activité des poissons lorsque le zooplancton est en pleine eau tend à augmenter la pression de prédation sur le zooplancton et pourrait de ce fait accroître la susceptibilité des milieux à l'eutrophisation et réduire la résilience de l'état d'eau claire (Kâ *et al.*, à soumettre).

F) La topologie et le fonctionnement écologique des réseaux trophiques dépendent du type de prédateur en sommet de chaîne (Topologie)

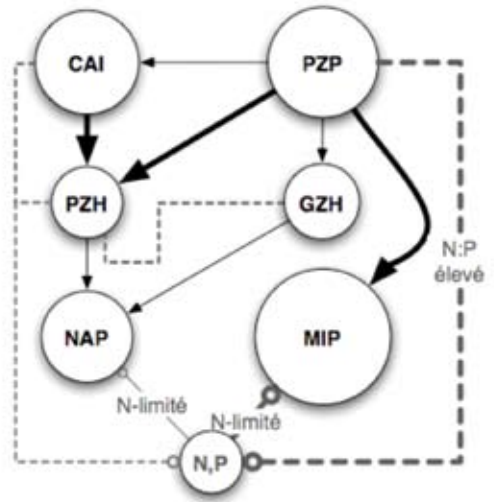
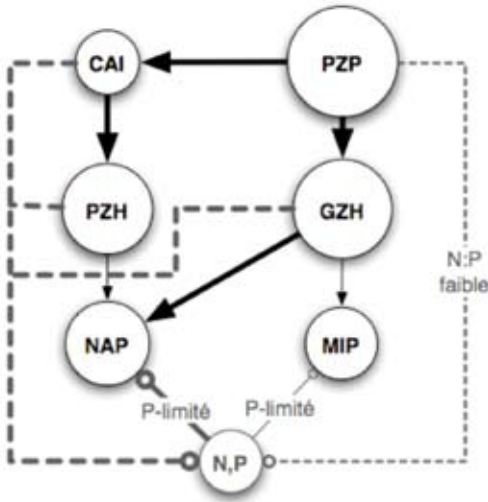
Des études menées en milieux subtropicaux ont démontré que l'architecture des réseaux trophiques dépend du comportement de prédation au sommet des chaînes alimentaires. Ainsi, les poissons filtreurs induisent des réseaux trophiques avec une plus forte connectivité, des degrés d'omnivorie et de généralisme plus élevés et des longueurs moyennes de chaînes trophiques plus courtes que les poissons chasseurs à vue. L'approche topologique que nous avons utilisée est basée sur la prise en compte de l'ensemble

des liens trophiques entre les espèces. Notre approche topologique s'est avérée très efficace pour caractériser les réseaux trophiques et pourrait se révéler particulièrement intéressante dans des milieux tropicaux caractérisés par la dominance d'espèces omnivores et pour lesquels les schémas classiquement utilisés en milieux tempérés sont peu applicables (Lazzaro *et al.*, 2009).

Figure 2 : Comparaison des biomasses, des taux de prédation et des taux d'excrétion entre les lacs tempérés et les lacs tropicaux

Lacs tempérés dominés par des poissons zooplanctonophages

Lacs tropicaux dominés par des poissons filtreurs omnivores



Légendes

- Biomasse
- Prédation
- Excrétion

Diamètre et épaisseur proportionnels au taux

Les types de limitation indiqués sur les connecteurs

- Azote = N ;
- Phosphore = P ;
- Rapports stoechiométriques d'excrétion = N:P

Abbreviations

- PZP = poissons zooplanctonophages ;
- PFO = poissons filtreurs omnivores ;
- GZH = grand zooplancton herbivore ;
- PZH = petit zooplancton herbivore ;
- MIP = microphytoplancton ;
- NAP = nanophytoplancton ;
- N,P = nutriments (N, P) ;
- CAI = carnivores invertébrés (modifié d'après Danger *et al.* 2009).

G) Les effets en cascade des poissons sont plus importants dans les systèmes tempérés que dans les systèmes tropicaux

L'approche comparative réalisée suggère que les cascades trophiques sont essentiellement liées à une modification de la pression de prédation par les herbivores en milieux tempérés, alors que ces effets ne dépendent pas d'une modification classique des communautés zooplanctoniques ou d'une prédominance des cyanobactéries en milieux tropicaux. Nos résultats suggèrent une contribution clé de l'excrétion d'azote par les poissons dans la croissance du phytoplancton en conditions de limitation par l'azote, typiques des milieux aquatiques tropicaux. Des contraintes stœchiométriques distinctes pourraient représenter une différence majeure entre les écosystèmes tempérés et les écosystèmes tropicaux (Danger *et al.*, 2009).

H) Une expérience menée sur des *Tilapia* euryhalins en milieux très riches en N et P démontre que d'autres processus que l'excrétion d'azote sont susceptibles d'augmenter la croissance phytoplanctonique

Nos résultats suggèrent l'existence d'un mutualisme algues (*Chlorella*) – *Tilapia* (*Sarotherodon*). Les premières consomment les nutriments en excès susceptibles d'être toxiques pour les poissons à fortes doses. Les seconds augmentent la teneur en CO₂, favorisant la photosynthèse dans ces milieux très eutrophes dans lesquels une faible teneur en CO₂ peut fortement limiter l'activité photosynthétique. Ce mutualisme pourrait être utilisé dans des systèmes d'aquaculture à recyclage intégral (SARI) pour optimiser la production piscicole et réduire la production des déchets azotés liés à cette production (Gilles *et al.*, 2008).

Conclusions - Perspectives

Nos résultats concernant l'occurrence, le type et l'intensité des cascades trophiques induites par les poissons filtreurs omnivores en milieux méso-eutrophes subtropicaux et tropicaux peuvent paraître déroutants, dans la mesure où les réponses des réseaux trophiques pélagiques sont difficilement prévisibles, parfois contre-intuitives. Compte tenu de la complexité des mécanismes non linéaires impliqués (boucles de rétroaction, états d'équilibres alternatifs), il n'est pas étonnant que les réponses dépendent étroitement du contexte. Il en découle une indispensable connaissance individuelle minimale de l'architecture (topologie) des communautés biologiques impliquées en relation avec les contraintes nutritives (stœchiométrie).

Nos expériences confirment la faiblesse des cascades trophiques engendrées par les poissons planctonophages filtreurs omnivores dans les lacs tropicaux. Ces faibles cascades résultent d'une combinaison de facteurs (Polis *et al.*, 2000), tels que la présence de poissons omnivores et d'un zooplancton herbivore de petite taille (et donc peu efficace) associé à la prédominance d'efflorescences de phytoplancton de grande taille peu ou pas consommable. Nos expériences mettent également en évidence le caractère « non classique » des cascades trophiques engendrées par les poissons planctonophages filtreurs omnivores dans les lacs tropicaux, celles-ci apparaissant liées à un recyclage différentiel de l'azote et du phosphore minéraux par le zooplancton et les poissons en fonction de la structure (topologie) des réseaux trophiques et non à une modification de la capacité de

contrôle du phytoplancton par les herbivores. Dans de telles conditions, l'applicabilité de l'approche classique des biomanipulations développée en milieux tempérés qui vise à contrôler le phytoplancton par une augmentation du broutage par le zooplancton est à discuter (Lazzaro, 1997, Pinel-Alloul *et al.*, 1998, Jeppesen *et al.*, 2005).

Notre travail confirme l'hypothèse de Holt et Loreau (2002) selon laquelle l'apparition de cascades trophiques nécessite que les espèces d'un niveau trophique soient consommables par celles du niveau trophique qui leur est immédiatement supérieur (Polis *et al.*, 2000). Ainsi, la structure du réseau trophique de la zone pélagique du réservoir de Dakar-Bango semble peu à même de permettre un contrôle efficace des efflorescences à cyanobactéries, quelle que soit la conformation de l'assemblage de poissons planctonophages. En fonction des contraintes stœchiométriques, des efflorescences à cyanobactéries fixatrices d'azote (limitation du phytoplancton par l'azote) ou à chlorophytes (co-limitation par l'azote et le phosphore) peuvent se développer. Comme nous l'avons indiqué précédemment, ces cyanobactéries sont non seulement peu consommables par le zooplancton, mais elles peuvent également s'avérer toxiques pour les poissons, le bétail et les humains. Des changements dans la topologie des réseaux trophiques en fonction des pressions anthropiques et/ou du changement climatique sont susceptibles d'induire ces basculements entre facteurs limitants. Il est donc fortement recommandé de poursuivre les suivis limnologiques mis en place (programme CYROCO de l'IRD, 2003 à 2008) sur le réservoir de Dakar-Bango, le Lac de Guiers – les deux principales sources d'eau potable du Sénégal – ainsi que sur le bas delta du fleuve Sénégal. Cette surveillance permettra de suivre l'évolution attendue des processus d'eutrophisation et de prévenir les événements indésirables, telles que les efflorescences phytoplanctoniques.

II. Acquis en termes de transfert

Implications pratiques

■ Gestion des lacs tropicaux à vocation de production d'eau potable par ingénierie écologique

La charge en nutriments provenant de l'agriculture irriguée et des engrais augmente dans l'hydrosystème du Delta du Fleuve Sénégal (Varis & Lahtela, 2002). Ce phénomène, combiné au développement économique de la région et au changement climatique, risque fortement d'aggraver les problèmes liés à l'eutrophisation. Afin de maintenir les standards de qualité pour la production d'eau potable à Dakar-Bango et en amont dans le Lac de Guiers, la priorité devrait être de maîtriser les apports en nutriments, particulièrement le phosphore, afin d'éviter la prolifération d'efflorescences nuisibles de cyanobactéries fixatrices d'azote.

Des mécanismes complexes de rétroaction peuvent empêcher des lacs eutrophes de retourner à des états méso- ou oligotrophes. On peut citer parmi ces mécanismes la translocation par les poissons des détritiques du sédiment vers la colonne d'eau, les interactions entre poissons planctonophages omnivores ou un usage inadéquat du bassin versant, susceptible de maintenir les systèmes dans des états très productifs (Vanni *et al.*, 2005).

La protection des zones de macrophytes afin de réduire le risque de basculement vers un état d'équilibre turbide caractérisé par la dominance du microphytoplancton (Scheffer *et al.*, 1993 ; Moss *et al.*, 2004), ainsi que la réduction de la biomasse piscicole d'espèces benthophages-détritiphages (via le peuplement de piscivores ou la capture sélective ; Drenner & Hambright, 1999, 2002), sont des mesures complémentaires efficaces utilisées dans les systèmes tempérés (Moss *et al.*, 2004).

Afin d'améliorer la gestion des lacs tropicaux peu profonds, nous suggérons d'approfondir les conditions d'applicabilité des mécanismes et des hypothèses actuellement utilisés en ingénierie écologique dans les lacs tempérés, par exemple dans le cadre des biomanipulations des communautés de poissons. Les impasses trophiques telles que les efflorescences à cyanobactéries – liées au broutage inefficace du zooplancton et à l'intense recyclage interne des nutriments – sont une particularité majeure à considérer. Ces recommandations s'appliquent également à d'autres écosystèmes tropicaux ou subtropicaux peu profonds de production d'eau potable en zones semi-arides.

■ **Systèmes aquacoles à recyclage intégral - écologiquement et commercialement durables**

Les résultats obtenus sur le prototype du SARI (Gilles S., IRD), modèle de production piscicole à recyclage intégral en eau saumâtre installé sur le campus de l'IRD à M'bour, sont prometteurs pour maximiser la production en masse du phytoplancton dans les systèmes photosynthétiques de pleine eau. Ce mutualisme *Sarotherodon* - nanophytoplancton est précieux pour le fonctionnement des systèmes de traitement des eaux usées et l'élimination de nutriments des effluents provenant de fermes aquacoles et des eaux de drainage agricole en régions semi-arides. L'activité aquacole proprement dite est durable en région tropicale où le rayonnement solaire est intense toute l'année et la température élevée pratiquement constante. Par ailleurs, une telle activité serait économiquement profitable en raison de sa triple production (*Sarotherodon*, *Chlorella*, zooplancton herbivore), en plus d'économiser l'eau, l'alimentation artificielle, les engrais, l'enrichissement en CO₂, ainsi que l'énergie pour le brassage de l'eau et l'élimination des algues. L'utilisation d'un *Tilapia* euryhalin comme le *S. melanotheron heudelotti* permettrait de produire en eau saumâtre, en zones marines littorales ou continentales dégradées et de s'affranchir d'une source importante d'eau douce.

III. Liste des principales valorisations des recherches

Articles scientifiques publiés

Rondel C., Arfi R., Corbin D., Le Bihan F., Ndour E.H. & Lazzaro X.* (2008) A cyanobacterial bloom prevents fish trophic cascades. *Freshwater Biology* 53 : 637–651.

Gilles S., Lacroix G., Corbin D., Bâ N., Ibañez Luna C., Nandjui J., Ouattara A., Ouédraogo O., Corbin D. & Lazzaro X.* (2008) Mutualism between euryhaline tilapia *Sarotherodon melanotheron heudelotii* and *Chlorella* sp. — Implications for nano-algal production in warmwater phytoplankton-based recirculating systems. *Aquacultural Engineering* 39 : 113-121,.

Lazzaro X.*, Lacroix G., Gauzens B., Gignoux J. & Legendre S. (2009) Predator foraging behaviour drives food-web topological structure. *Journal of Animal Ecology* 78 : 1307–1317.

Danger M.*, Lacroix G., Kâ S., Ndour E.H., Corbin D. & Lazzaro X. (2009) Food-web structure and functioning of temperate and tropical lakes : a stoichiometric viewpoint. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 45 : 11-21.

Articles scientifiques à soumettre (fin 2010)

Kâ S., Pagano M., Ndour E.H., Thiaw O.T. & Lazzaro* X. Fish-zooplankton diel migrations in a shallow tropical lake - Can emergent macrophytes weaken pelagic trophic cascades ? *Freshwater Biology* (IF = 2,861).

Lazzaro* X., Rondel C., Arfi R., Corbin D. & Ndour E.H. Compensatory top-down and bottom-up control by an omnivorous filter-feeding fish. *Freshwater Biology* (IF = 2,861).

Articles scientifiques prévus, en préparation

Lazzaro* X., Lacroix G., Danger M., Pagano M., Arfi R., Corbin D., Carré C., Rose Ngom, Ndour E.H. & Ndour A. Predator type drives trophic cascade strength via differential mechanisms.

Lazzaro* X., Lacroix G., Danger M., Arfi R., Corbin D., Rose Ngom, Carré C., Ndour E.H. & Ndour A. Interactions between two detritivorous cichlids on plankton communities and influence of water mixing.

Communications orales à des colloques nationaux

Lacroix G., Lazzaro X. & Gignoux J. (2006) Comportement de prédation, omnivorie et structure topologique des réseaux trophiques : Conséquences fonctionnelles. 8^{èmes} Journées d'Ecologie Fonctionnelle (JEF), 8-9/03/06, Nouan-le-Fuzelier.

Danger M., Lacroix G., Kâ S., Corbin D. & Lazzaro X. (2007). Rôle des poissons omnivores dans la détermination de la structure des réseaux trophiques aquatiques tropicaux - Une comparaison tempéré-tropical. 50^{ème} Congrès AFL, 13-15/11/07, Univ. Paul Sabatier, Toulouse. <http://www.afl2007.ups-tlse.fr/>.

Mendoza M. & Pagano M. (2008) Effets de la cyanobactérie *Cylindrospermopsis raciborskii* sur un copépode estuarien tropical *Pseudodiaptomus hessei*. Doctoriales, Univ. de la Méditerranée, Marseille, 22-26/06/08.

Lazzaro X., Attayde J.L., Lacroix G. & Danger M. (2008) Trophic interactions in temperate and tropical shallow lakes : Food-web topology and stoichiometric viewpoints. *Communication plénière, Shallow Lakes Conference*, Uruguay, 23 - 28/11/08 : <http://www.shallowlakes2008.org/>

Thèse de doctorat

Rondel C. (2007) Étude expérimentale du rôle fonctionnel des poissons planctonophages sur la structure des communautés planctoniques et dans le contrôle des efflorescences dans un lac tropical peu profond. Doctorat, Univ. Montpellier 2, EDBI, 14/12/07. Co-Directeurs : Lazzaro X. & Arfi R.. Financement IRD (VCI) et Fondation des Treilles : <http://www.sudoc.abes.fr/DB=2.1/SET=3/TTL=1/REL?PPN=12276692X>

Habilitation à diriger des recherches

Lazzaro X. (2009) Rôle structurant des poissons filtreurs omnivores sur la dynamique des communautés planctoniques et les efflorescences dans les lacs tropicaux peu profonds. HDR, UPMC, 115 p. 21/12/09, ENS : http://www.com.univ-mrs.fr/IRD/cyroco/pdf/formation/hdr_lazzaro_211209.pdf

Communications dans les médias - Internet

Lazzaro X. (2007) Expérience écologique sur la qualité d'eau du Réservoir de Dakar-Bango, source d'eau potable pour la ville de Saint-Louis, Sénégal. Entretien-reportage vidéo de 2'45", Canal IRD, déc. 2007 : www.ird.fr/la-mediatheque/videos-en-ligne-canal-ird/experience-ecologique-sur-la-qualite-d-eau-du-reservoir-de-dakar-bango/l-eau-du-reservoir-de-dakar-bango

Lazzaro X. (2007) Revisiter le modèle des cascades trophiques dans les lacs tropicaux. Rapport d'activité IRD 2007 - Thème « Ressources en eau et accès à l'eau », p. 20. Synthèse du programme CYBIOM au Sénégal : www.ird.fr/l-ird/rapports-d-activite-annuels/2007

Enseignements

Lazzaro X. (2005-2007) Impact des poissons sur les réseaux trophiques lacustres. Cours et séminaires de DEA de l'Institut Universitaire de Pêche et Aquaculture (IUPA), Université Cheikh Anta Diop (UCAD), Dakar, Sénégal.