

## **Biomasses, peuplements phytoplanctoniques et production primaire du lac Titicaca<sup>(1)</sup>**

Xavier LAZZARO\*

### RÉSUMÉ

Le Titicaca comprend deux entités : le Grand Lac et le Petit Lac. Ce dernier est l'objet de notre étude. Peu profond (9 m en moyenne) et bien que situé sous une latitude tropicale (16° S), il est caractérisé par la fraîcheur de ses eaux (10 à 14° C en surface), conséquence de son altitude élevée (3808 m). La faible stratification thermique (env. 2° C d'amplitude maximale) qui se développe au cours du jour dans les premiers mètres est détruite par l'action conjointe du refroidissement nocturne et du régime de brises solaires. Cette caractéristique fait du Petit Lac un lac polymictique chaud. La fosse de Chúa, zone la plus profonde du Petit Lac (42 m de profondeur) s'en distingue par l'alternance d'une thermocline estivale de faible amplitude (différence d'environ 3° C entre la surface et le fond) et d'une circulation complète hivernale. De type monomictique chaud, tout comme le Grand Lac, elle constitue un milieu intermédiaire.

La minéralisation du Petit Lac (environ 1,2 mg de sels dissous par litre) et sa conductivité (1200  $\mu\text{mhos.cm}^{-1}$ ) sont faibles. Mais le renouvellement annuel des réserves en sels dissous y est, suivant les ions, de 8 à 14 fois plus rapide que dans le Grand Lac.

Alimenté en permanence par les eaux du Grand Lac appauvries en sels nutritifs, les teneurs en phosphates et nitrates du Petit Lac sont inférieures à 10  $\mu\text{g.l}^{-1}$ , celles en silice à 1  $\text{mg.l}^{-1}$ .

La transparence est relativement élevée tout au long de l'année : les profondeurs extrêmes de disparition du disque de Secchi sont 2 et 7 m. Le coefficient d'extinction varie entre 0,22 et 1,10  $\text{m}^{-1}$ .

Les biomasses phytoplanctoniques, qui varient de 0,4 à 1,2  $\text{g. m}^{-3}$ , sont constituées pour 60 à 90 % de Chlorophycées. Les Chlorococcales avec *Monoraphidium sp.* dominent au printemps et en été, les Zygnématales avec *Mougeotia sp.* en automne et en hiver. La biomasse des *Peridinium spp.* peut atteindre 0,3  $\text{g. m}^{-3}$ , celle des Diatomées reste inférieure à 0,1  $\text{g. m}^{-3}$ , tandis que celle des Cyanophycées est toujours négligeable. Les espèces ont, pour la plupart, une taille inférieure à 50  $\mu\text{m}$  et appartiennent au nanoplancton. *Monoraphidium sp.* atteint 68  $\mu\text{m}$  de long et seules quelques espèces dépassent 100  $\mu\text{m}$  : *Mougeotia sp.* (110  $\mu\text{m}$ ), *Closterium kuetzingii* (220  $\mu\text{m}$ ) et de rares *Synedra sp.* (230  $\mu\text{m}$ ).

La diversité spécifique est relativement élevée en raison notamment du nombre d'espèces présentes (près d'une vingtaine, en moyenne), mais varie peu. Le refroidissement automnal et l'intensification du broutage par le zooplancton provoquent l'amorce d'une nouvelle succession écologique du phytoplancton, mais elle n'est bien marquée que dans les zones profondes.

Sur l'ensemble des stations du Petit Lac, les teneurs en chlorophylle totale dépassent rarement 5  $\text{mg chl. m}^{-3}$  et les biomasses en carbone 150  $\text{mgC. m}^{-3}$ . Elles sont inférieures à 0,5  $\text{gC.m}^{-2}$  dans les zones dont la profondeur est inférieure à 10 m et atteignent un maximum de 5,0  $\text{gC.m}^{-2}$  à Chúa. Mais l'amplitude annuelle de leur variation est réduite et voisine de 3. Le maximum de biomasse a lieu en mai et coïncide avec le maximum de production primaire. Ce dernier a pour valeurs limites : 0,2  $\text{gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$  en zone peu profonde et 1,0  $\text{gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$  à Chúa. Cette coïncidence entre les maximums de biomasse et ceux de production primaire indique que les sels nutritifs ne semblent pas limitants. L'inhibition de l'activité photosynthétique par la lumière est particulièrement bien marquée dans le premier mètre de la couche d'eau. La profondeur à laquelle la production primaire prend sa valeur optimale  $P_{\text{opt}}$  varie entre 3 et 5 m ;

(1) Étude réalisée dans le cadre d'une convention signée entre l'Université Majeure de San Andrés (La Paz, Bolivie) et l'O.R.S.T.O.M.

\* O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris.

occasionnellement elle peut atteindre 8 m. La zone euphotique s'étend, en moyenne annuelle à Chúa, à plus de 17 m de profondeur. Des mesures de production primaire voisines de  $1 \text{ mg C.m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$  n'y sont pas rares, en hiver, à des profondeurs supérieures à 20 m. Des mesures fragmentaires d'efficacité photosynthétique donnent des valeurs comprises entre 0,05 et 0,20 %.

Avec une production primaire annuelle voisine de  $50 \text{ gC.m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ , le Petit Lac peut être classé parmi les lacs oligotrophes. La fosse de Chúa, méso-eutrophe ( $200 \text{ gC.m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ ) constitue la transition avec le Grand Lac, eutrophe (plus de  $500 \text{ gC.m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ ). Le Petit Lac se distingue également du Grand Lac par le développement important des macrophytes aquatiques dont la production, associée à celle du périphyton, représente probablement l'essentiel de la production végétale aquatique de cette zone.

MOTS-CLÉS : Phytoplancton — Biomasse — Production primaire — Peuplements — Diversité spécifique — Physico-chimie — Limnologie — Lac tropical de haute altitude — Lac Titicaca.

#### SUMMARY

##### BIOMASSES, PHYTOPLANKTON POPULATIONS AND PRIMARY PRODUCTION IN LAKE TITICACA

Lake Titicaca is a high altitude (3808 m asl.) tropical lake (16° S latitude) in the altiplano of the Bolivian and Peruvian Andes. It is composed of Great Lake and Small Lake. In this paper, we study the latter one. Small Lake is warm polymictic except for its deepest area, Chúa (42 m), which is warm monomictic. Despite cool temperatures (8° to 14° C), the main aspects of its limnology are those of a lowland tropical lake.

During the whole year, the transparency is relatively high. Secchi disc transparencies reach 2 to 7 meters. The extinction coefficient  $\varepsilon$  varies from 0.22 to  $1.10 \text{ m}^{-1}$ .

The phytoplankton biomass ( $0.4$  to  $1.2 \text{ g.m}^{-2}$ ) is constituted by 60 to 90 % of Chlorophyta. Chlorococals (as *Monoraphidium* sp.) dominate in spring and summer, while Zygnematales (as *Mougeotia* sp.) do in autumn and winter. Biomasses of *Peridinium* ( $\leq 0.3 \text{ g.m}^{-3}$ ) and Diatoms ( $\leq 0.1 \text{ g.m}^{-3}$ ) are low. Cyanophyta is always negligible. The species size generally are smaller than  $50 \mu\text{m}$ .

Populations are constituted of about 20 species, so the specific diversity is relatively high (2.0 to  $3.7 \text{ bits.cells}^{-1}$ ). The cooling and the intensification of grazing by zooplankton make the phytoplankton succession start in autumn.

Chlorophyll contents rarely exceed  $5 \text{ mg.m}^{-3}$ . The mean carbon biomass is about  $150 \text{ mgC.m}^{-3}$ . The maximum biomass occurs in May ( $5 \text{ gC.m}^{-2}$ ) and coincides with the maximum of daily primary production ( $1.0 \text{ gC.m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ ). So, it seems that nutrients are not the limiting factor of the productivity of Small Lake. The inhibition by light of the photosynthetic activity is intense just below the surface. The maximum primary production  $P_{\text{opt}}$  takes place between 3 to 5 (sometimes 8) meters of depth. The euphotic layer reaches 17 meters in Chúa. But there, a primary production close to  $1 \text{ mgC.m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$  is not unusual, in winter, deeper than 20 meters. The production per unit biomass  $P/B^{-1}$  varies from 0.1 to  $0.5 \text{ day}^{-1}$ . The photosynthetic efficiency  $\Sigma \Sigma P / \Sigma \Sigma I$  is low: from 0.05 to 0.20 %.

Small Lake, which yearly primary production is  $50 \text{ gC.m}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$ , can be classified among oligotrophic lakes. But Chúa, is a meso-eutrophic one ( $200 \text{ gC.m}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$ ). It represents the transition with eutrophic Great Lake ( $500 \text{ gC.m}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$ ). In fact, Small Lake can be distinguished essentially from Great Lake the important development of aquatic macrophyta and periphyton which all together produce the main aquatic plant production of this area.

KEY WORDS : Phytoplankton — Biomass — Primary production — Populations — Specific diversity — Physical chemistry — Limnology — High altitude tropical lake — Lake Titicaca.

#### RESUMEN

##### BIOMASAS, POBLACIONES FITOPLANCTÓNICAS Y PRODUCCIÓN PRIMARIA DEL LAGO TITICACA

El Lago Titicaca es un lago tropical (16 grados de latitud sur) de alta altura (3808 metros sobre el nivel del mar) situado en el altiplano de los Andes bolivianos y peruanos. Se compone del Lago Mayor y del Lago Menor. En esta publicación, estudiamos el Lago Menor. Es del tipo polymictico cálido, excepto su zona más profunda, Chúa (42 metros) que es monomictico cálido. A pesar de la baja temperatura de sus aguas (8 a 14 grados centígrados), los principales aspectos de su limnología son los de un lago tropical de baja altura.

Durante todo el año, la transparencia es relativamente importante. Las transparencias, medidas con el disco de Secchi, llegan de 2 hasta 7 metros de profundidad. El coeficiente de extinción de la luz  $\varepsilon$  varía de 0,22 hasta  $1,10 \text{ m}^{-1}$ .

La biomasa del fitoplancton ( $0,4$  hasta  $1,2 \text{ g.m}^{-2}$ ) está constituida por 60 hasta 90 % de Chlorophyceae. Las Chlorococcales (con *Monoraphidium* sp.) dominan durante la primavera y el verano, mientras que las Zygnematales

(con *Mougeotia* sp.) lo hacen durante el otoño y el invierno. Las biomásas de *Peridinium* ( $\leq 0,3 \text{ g.m}^{-3}$ ) y de *Diatomeas* ( $\leq 0,1 \text{ g.m}^{-3}$ ) son escasas. Las *Cyanophyceae* siempre son raras. Generalmente, las especies son de tamaño inferior a  $50 \mu\text{m}$ .

Las poblaciones son constituidas de más ó menos 20 especies. Como consecuencia de eso, la diversidad específica es relativamente elevada (2,0 hasta 3,7 bits. célula<sup>-1</sup>). El enfriamiento de las aguas y la aumentación del pastoreo del zoopláncton hacen empezar en otoño la sucesión del fitopláncton.

Muy raras veces, las concentraciones en clorofila sobrepasan  $5 \text{ mg.m}^{-2}$ . La biomasa mediana de carbono es más ó menos de  $150 \text{ mg C.m}^{-3}$ . El máximo de biomasa ocurre durante el mes de mayo ( $5 \text{ g C.m}^{-2}$ ) y coincide con el máximo de producción primaria diaria ( $1,0 \text{ g C.m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). Esto deja pensar que las sales nutritivas no son los factores limitantes de la productividad primaria del Lago Menor. La inhibición de la luz sobre la actividad fotosintética es fuerte justo bajo la superficie. El máximo de producción primaria  $P_{\text{opt}}$  se encuentra entre 3 y 5, a veces 8, metros de profundidad. La zona eufótica llega hasta 17 metros de profundidad a Chúa. Pero en esta zona, una producción primaria cercana de  $1 \text{ mg C.m}^{-3} \text{ h}^{-1}$  no es escasa, durante el invierno, a más de 20 metros de profundidad. La producción por unidad de biomasa  $P.B^{-1}$  varía de 0,1 hasta  $0,5 \text{ dia}^{-1}$ . La eficiencia fotosintética  $\Sigma\Sigma P / \Sigma\Sigma I$  es débil: de 0,05 hasta 0,20 %.

En el Lago Menor, la producción primaria anual alcanza a  $50 \text{ g C.m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , lo que le permite ser clasificado entre los lagos oligotróficos. Pero Chúa, es de tipo meso-eutrófico ( $200 \text{ g C.m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) y representa la transición con el Lago Mayor de tipo eutrófico ( $500 \text{ g C.m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ). En realidad, el Lago Menor puede ser esencialmente distinguido del Lago Mayor por el importante desarrollo de sus macrofitas acuáticas y de su perifiton, que producen conjuntamente la mayoría de la producción vegetal acuática de esta zona.

PALABRAS CLAVES : Fitopláncton — Biomasa — Producción primaria — Poblaciones — Diversidad específica — Físico-química — Limnología — Lago tropical de alta altura — Lago Titicaca.

## 1. PRÉSENTATION DU MILIEU

Situé à 3808 m d'altitude sur l'altiplano andin Pérou-Bolivie, par 16° de latitude sud, le lac Titicaca est formé d'un Grand Lac et d'un Petit Lac qui communiquent par le détroit de Tiquina. Le Petit Lac ( $1428 \text{ km}^2$ ), appelé aussi Huiñaimarca, ne représente que 16,6 % de la surface totale du lac qui est de  $8559 \text{ km}^2$  et son volume ( $12,36.10^9 \text{ m}^3$ ) seulement 1,4 % du volume total ( $883,50.10^9 \text{ m}^3$ ) (BOULANGÉ et AQUIZE, 1981).

Le Petit Lac comporte trois parties : la partie nord (face à Huatajata), la partie centrale séparée de la précédente par un chapelet d'îles (I. Taquiti, I. Paco, I. Calahuta) et limitée au sud par la péninsule de Taraco, et la partie sud ou Baie de Guaqui en communication avec l'exutoire du bassin : le rio Desaguadero.

D'une profondeur moyenne de 9 m, le Petit Lac possède deux zones plus profondes : la fosse de Chúa (40 m) proche du détroit de Tiquina, et une autre (20 m) dans la partie centrale.

Les apports en eau du Petit Lac ( $2,83.10^9 \text{ m}^3 \text{ an}^{-1}$ ) ont trois origines, (1) le Grand Lac, par le détroit de Tiquina (20 %), (2) les rios (r. Batallas, r. Catari, r. Tiwanacu : 40 %), (3) les précipitations (40 %). Les pertes ( $2,79.10^9 \text{ m}^3 \text{ an}^{-1}$ ) ont également trois

origines, (1) l'évaporation (74 %), (2) les infiltrations (18 %), (3) le rio Desaguadero (8 %) (CARMOUZE et AQUIZE, 1981).

Le renouvellement annuel des eaux du Petit Lac (24 %) est nettement supérieur à celui du Grand Lac (1,57 %). Autrement dit, les eaux séjournent 4 ans dans le Petit Lac et 64 ans dans le Grand Lac (CARMOUZE *et al.*, 1981).

Une période de fortes précipitations (de décembre à mars) et une période sèche (de mai à août) alternent avec des périodes de transition. Le maximum de précipitations est observé en janvier et le minimum en juin. Le climat qui règne au niveau du lac est un climat de montagne semi-aride (BOULANGÉ et AQUIZE, 1981).

Un certain nombre de travaux ont déjà été réalisés sur l'hydrologie, la physico-chimie, l'algologie et la production primaire du Grand Lac. On citera en particulier ceux de GILSON (1939, 1940, 1955), MONHEIM (1956), WIDMER *et al.* (1975), RICHERSON *et al.* (1977), CARMOUZE *et al.* (1977, 1978), REYSSAC et DAO (1977).

Pour combler l'absence de données sur le cycle annuel du phytoplancton du Petit Lac, cette étude présente l'évolution des peuplements phytoplanctoniques et des conditions physico-chimiques du Petit Lac, au cours de la période février 1979-mai 1980, en

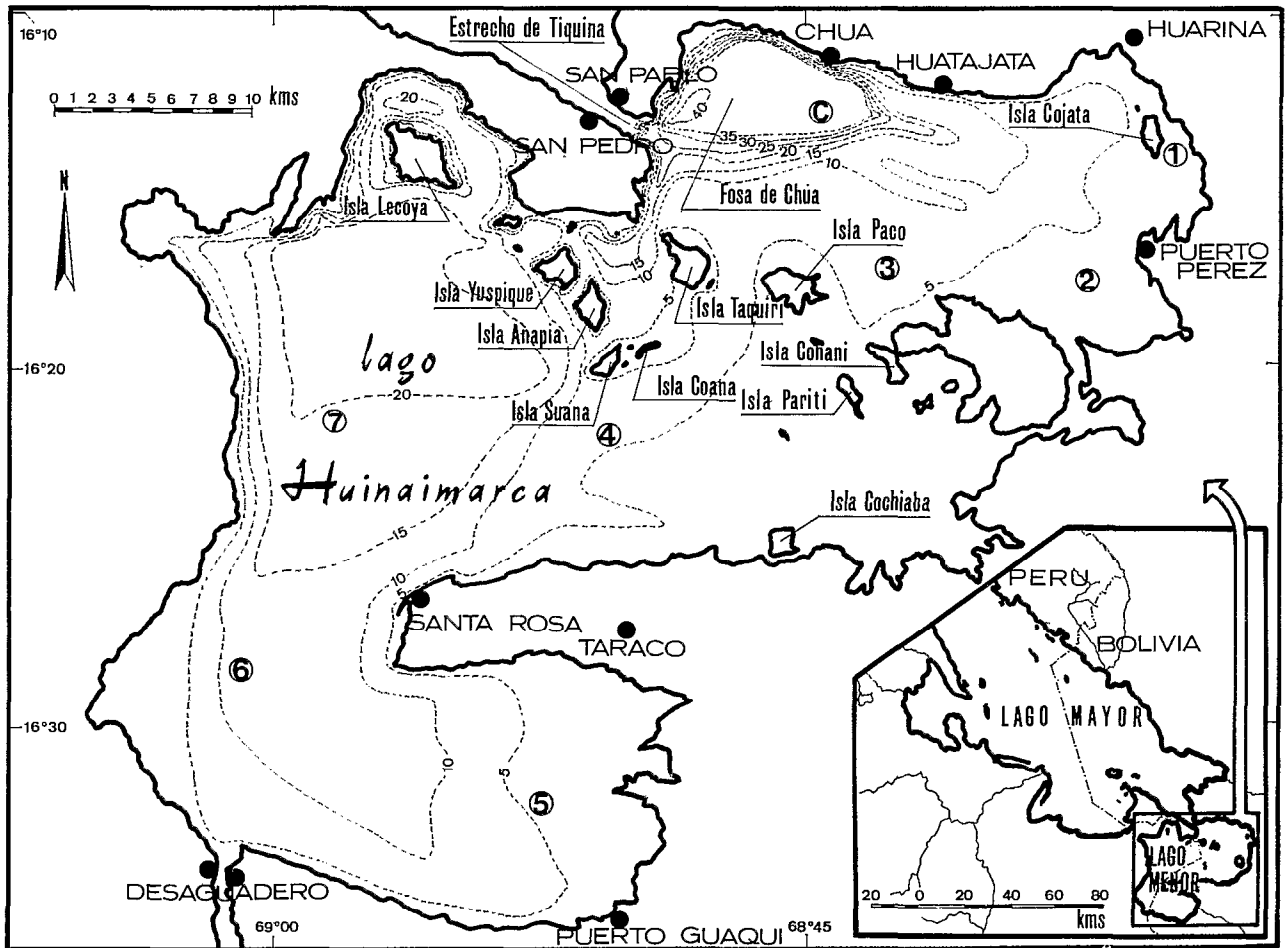


FIG. 1. — Carte bathymétrique du Petit Lac Titicaca ou Huainamarca et position des stations de prélèvements : C : Chúa (42 m), 1 : Cojata (4 m), 2 : Yayi (4 m), 3 : Sukuta (6 m), 4 : Taraco (7 m), 6 : Desaguadero (12 m), 7 : Yanapata (19 m)

huit stations, avec une périodicité de prélèvement de 18 jours. Deux stations, Chúa (située dans la zone la plus profonde du Petit Lac) et Sukuta (dont la profondeur est représentative de la profondeur moyenne du Petit Lac) ont fait l'objet d'une étude de la production primaire du plancton, par la méthode du  $^{14}\text{C}$  (fig. 1).

Ce travail a été réalisé dans le cadre de la convention entre l'U.M.S.A. (Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia) et l'O.R.S.T.O.M.

## 2. FACTEURS ABIOTIQUES

### 2.1. Température

La température a été mesurée avec une précision de  $\pm 0,05$  °C (électrothermomètre Züllig).

L'amplitude thermique des eaux du Petit Lac est faible : une période froide de mai à octobre (températures inférieures à 8 °C en juillet) alterne avec une période plus chaude (températures voisines de 14 °C de décembre à février). La stabilité thermique est faible sur la majeure partie du Petit Lac. Seule la profondeur de la fosse de Chúa (40 m) permet le développement et le maintien d'une thermocline. Elle apparaît aux environs de 20 m, en novembre, atteint son maximum d'amplitude (3 °C) en décembre, puis s'enfonce progressivement, pour disparaître complètement en avril sous l'action du brassage occasionné par le refroidissement. L'homothermie est obtenue en mai, lors du renforcement du régime des vents (fig. 2). La fosse de Chúa par son caractère monomictique se distingue du reste du Petit Lac, polymictique.



## 2.2. Énergie lumineuse

L'énergie lumineuse atteignant la surface du lac a été mesurée à l'aide d'un quantummètre (LI-COR 190 S); celle pénétrant dans le lac et celle réfléchie par le fond à l'aide d'un quantummètre immergeable (LI-COR 192 S). Ces cellules sensibles aux radiations comprises entre 400 et 700 nm (mesurant l'énergie lumineuse directement assimilable par le phytoplancton = Phytoplankton Available Radiation = Ph. A. R.) étaient reliées à un appareil de mesure (LI-COR 185 A) calibré en  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  ou  $1 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1} = 6,02 \times 10^{17}$  photons,  $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

La transparence a été mesurée par la profondeur de disparition d'un disque de secchi, de 30 cm de diamètre, dont la surface était divisée en quarts peints alternativement en blanc et noir.

### 2.2.1. COEFFICIENT D'ATTÉNUATION $\varepsilon$

La pénétration de l'énergie lumineuse en fonction de la profondeur est régie par la loi de LAMBERT :  $I_z = I_0 e^{-\varepsilon \cdot z}$  où  $I_z$  = l'énergie lumineuse descendante disponible à la profondeur  $Z$ ,

$I_0$  = l'énergie lumineuse descendante disponible juste sous la surface subsuperficielle,

$\varepsilon$  = le coefficient d'atténuation verticale de l'éclairement descendant.

TABLEAU I

Coefficient moyen d'atténuation de la lumière  $\bar{\varepsilon}$ , pour la période février-juin 1980, aux différentes stations du Petit Lac

STATIONS	$\varepsilon_{\text{min}}$ ( $\text{m}^{-1}$ )	$\varepsilon_{\text{max}}$ ( $\text{m}^{-1}$ )	$\bar{\varepsilon}$ ( $\text{m}^{-1}$ )
1.....	0,53	0,96	0,65
2.....	1,10	1,32	1,20
3.....	0,28	0,33	0,31
4.....	0,26	0,51	0,41
5.....	0,40	0,48	0,44
6.....	0,40	0,46	0,42
7.....	0,23	0,27	0,25
Fosse de Chúa....	0,22	0,26	0,25

De février à mai 1980, période pendant laquelle le matériel était disponible,  $\varepsilon$  varie de  $0,23 \text{ m}^{-1}$  (le 27 février à la station 7) à  $1,32 \text{ m}^{-1}$  (le 5 février à la station 2).  $\varepsilon$  est d'autant plus petit que les stations sont profondes, comme le montrent les moyennes calculées sur cette période (tabl. I). Cette augmentation de la turbidité est souvent liée à des mouvements d'eau soulevant le sédiment aux stations de plus faible profondeur.

### 2.2.2. TRANSPARENCE $Z_s$

Les profondeurs extrêmes de disparition du disque de Secchi  $Z_s$ , pour l'ensemble des stations et sur toute l'année, sont 2 et 7 m. L'amplitude de variation de la profondeur  $Z_s$  en chaque station est faible. Les valeurs les plus faibles de  $Z_s$  correspondent à la période été-automne, les plus fortes à l'hiver (tabl. II).

TABLEAU II

Profondeurs de disparition du disque de secchi  $Z_s$  (= transparence) : valeurs extrêmes au cours de l'année pour les différentes stations du Petit Lac

1.....	2,0	4 (fond)
2.....	1,5	4 (fond)
3.....	4,0	6 (fond)
4.....	2,0	7 (fond)
5.....	2,0	4 (fond)
6.....	3,0	5,0
7.....	2,5	5,0
Fosse de Chúa....	4,0	7,0

On note, par ailleurs une assez bonne corrélation linéaire entre la teneur en chlorophylle par unité de surface et la transparence.

Pour Chúa :  $Z_s \text{ (m)} = -0,03 \text{ (mg Chl. m}^{-2}) + 6,08$   
( $n = 17$ ,  $r^2 = -0,30$ ).

Pour Sukuta :  $Z_s \text{ (m)} = -0,15 \text{ (mg Chl. m}^{-2}) + 5,84$   
( $n = 15$ ,  $r^2 = -0,57$ ).

Ce résultat tendrait à prouver que l'absorption de l'énergie lumineuse en fonction de la profondeur dépend étroitement de la quantité de phytoplancton présent dans la colonne d'eau et que l'influence des particules est réduite.

Selon POOLE et ATKINS (1929) le produit  $\varepsilon \cdot Z_s$  est une constante pour un milieu donné. Les calculs effectués à la station de Chúa pour la période février-mai 1980 conduisent à des valeurs relativement proches, variant de 0,88 à 1,24, la moyenne étant 1,08. Par ailleurs, l'énergie disponible à la profondeur de disparition du disque de Secchi représente 34% de l'énergie lumineuse disponible en surface (moyenne de l'ensemble des mesures).

### 2.2.3. PROFONDEUR DE LA ZONE EUPHOTIQUE $z_{eu}$

La profondeur à laquelle ne parvient que 1 % de l'énergie lumineuse subsuperficielle est, par convention, celle de la zone euphotique  $z_{eu}$ . Nous verrons plus loin que ceci est le plus souvent inexact dans le cas d'un lac d'altitude. Seules, les stations de Chúa, de Desaguadero et de Yanapata (cf. fig. 1), en raison de leurs profondeurs, permettent la détermination

de  $z_{eu}$ . Pour la période février à mai 1980, où des mesures de pénétration de la lumière ont pu être effectuées,  $z_{eu}$  varie de 15,6 à 21,0 m à Chúa ( $\bar{z}_{eu} = 17,7$  m,  $n = 10$ ), de 10,0 à 11,5 m à Desaguadero ( $\bar{z}_{eu} = 11,8$  m,  $n = 3$ ) et de 17,1 à 19,0 m à Yanapata ( $\bar{z}_{eu} = 18,2$  m,  $n = 3$ ). Par ailleurs, on y obtient les relations moyennes suivantes :  $Z_{eu}/Z_s = 4,34$  à Chúa, 3,52 à Desaguadero et 6,64 à Yanapata.

### 2.3. Salinité

Les eaux du Petit Lac sont moyennement minéralisées et contiennent 1,2 g l<sup>-1</sup> de sels dissous. Le faciès chimique est à prédominance chloruro-sodique. Na et Cl représentent 66 % de la somme des sels. Le renouvellement annuel des réserves en sels dissous est important dans le Petit Lac et varie entre 1,5-1,6 (Na et Cl) et 6,5-7,1 % (HCO<sub>3</sub>/CO<sub>3</sub> et Ca) c'est-à-dire 8 à 14 fois supérieur à celui du Grand Lac (CARMOUZE *et al.*, 1981).

La composition chimique moyenne des eaux du Petit Lac est assez voisine de celle du Grand Lac (tabl. III).

TABLEAU III

Composition chimique moyenne des eaux du Petit Lac et du Grand Lac (en m M. l<sup>-1</sup>) (CARMOUZE, comm. pers.)

	HCO <sub>3</sub> /CO <sub>3</sub>	SO <sub>4</sub>	Cl	Na	K	Ca	Mg
PETIT LAC	1,77	2,80	7,60	8,40	0,43	1,54	1,53
GRAND LAC	2,21	2,64	7,10	7,76	0,39	1,64	1,44

### 2.4. Alcalinité totale — Carbone disponible

L'alcalinité a été mesurée par méthode potentiométrique. L'alcalinité, qui est à la fois l'alcalinité totale et celles des carbonates, (HCO<sub>3</sub>+2 CO<sub>3</sub><sup>-</sup>) et le carbone disponible C<sub>disp</sub>, mesuré à partir du CO<sub>2</sub> total (C<sub>disp</sub> = 12 × alcalinité totale), peuvent être considérés comme stables tout au long de l'année dans le Petit Lac, avec respectivement 1,5 à 2,1 meq. l<sup>-1</sup> de HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> et 18 à 27 gC. m<sup>-3</sup>.

### 2.5. CO<sub>2</sub> dissous

La teneur en gaz carbonique dissous est obtenue à partir des mesures de pH et d'alcalinité totale puis d'un calcul qui tient compte des associations ioniques dans le milieu ; les détails de ce calcul sont donnés dans CARMOUZE *et al.* (1980).

Le CO<sub>2</sub> dissous reste en équilibre, ou le plus fréquemment légèrement en excès, par rapport à sa pression partielle dans l'atmosphère. On mesure en moyenne, tout au long de l'année, 0,5 g CO<sub>2</sub>.m<sup>-3</sup> dans les trente premiers mètres de profondeur à la station

de Chúa. En février-mars, période stratifiée, des valeurs de 3 g CO<sub>2</sub>.m<sup>-3</sup> au fond n'y sont pas rares.

### 2.6. O<sub>2</sub> dissous

Les mesures d'oxygène dissous ont été effectuées par la méthode de Winkler. Le premier facteur de contrôle de la concentration en oxygène dissous est sa pression partielle dans l'atmosphère. Bien que le lac Titicaca soit un lac d'altitude où la pression partielle en O<sub>2</sub> est relativement faible (108 mm Hg), du fait de la température relativement basse de ses eaux (10 à 15 °C), la concentration moyenne en O<sub>2</sub> dissous à saturation est 6,9 mg.l<sup>-1</sup>. Remarquons que cette valeur équivaut à celle d'une eau à 35 °C située au niveau de la mer, en équilibre avec la pression atmosphérique.

Les eaux superficielles ont des concentrations en O<sub>2</sub> dissous proches de celles correspondant à l'équilibre avec la pression atmosphérique, tout au long de l'année (≥ 95 % de saturation). Les valeurs les plus fortes enregistrées en hiver sont dues, en partie, à l'augmentation de solubilité en oxygène accompagnant la baisse de température des eaux.

A Chúa, pendant la stratification estivale, l'hypolimnion, privé d'échange avec l'épilimnion oxygéné, ne contient plus que 1 à 2 mg O<sub>2</sub>.m<sup>-3</sup>. De février à avril, l'anoxie s'y développe au niveau du fond.

### 2.7. Phosphates

Les teneurs en phosphates (PO<sub>4</sub>-P) ont été obtenues par méthode colorimétrique (GOLTERMAN, 1969). Dans la zone des cinq premiers mètres de profondeur, les teneurs en phosphates varient peu au cours de l'année : de 1 à 5 mg.m<sup>-3</sup>. Les teneurs les plus élevées s'observent en été, pendant la saison des pluies (fig. 3).

Au niveau du fond de la station de Chúa, en période stratifiée (décembre à avril), la teneur en phosphates peut croître jusqu'à 60 mg.m<sup>-3</sup>. Cet accroissement provient de la libération de cet élément dans l'eau, probablement occasionnée par modification du potentiel d'oxydo-réduction au cours de la période de stratification, conséquence de l'autolyse des cellules et de leur décomposition bactérienne. Il est d'autant plus net qu'à ce niveau, les phosphates ne sont pas utilisés par le plancton. Il disparaît lors du brassage des eaux, de mai à octobre.

### 2.8. Nitrates

Les teneurs en nitrates (NO<sub>3</sub>-N) ont été obtenues par méthode colorimétrique (GOLTERMAN, 1969). Dans la zone des cinq premiers mètres de profondeur, les teneurs en nitrates varient de 1 à 9 mg.m<sup>-3</sup>. Les teneurs les plus élevées s'observent dès novembre dans les couches superficielles, c'est-à-dire au début

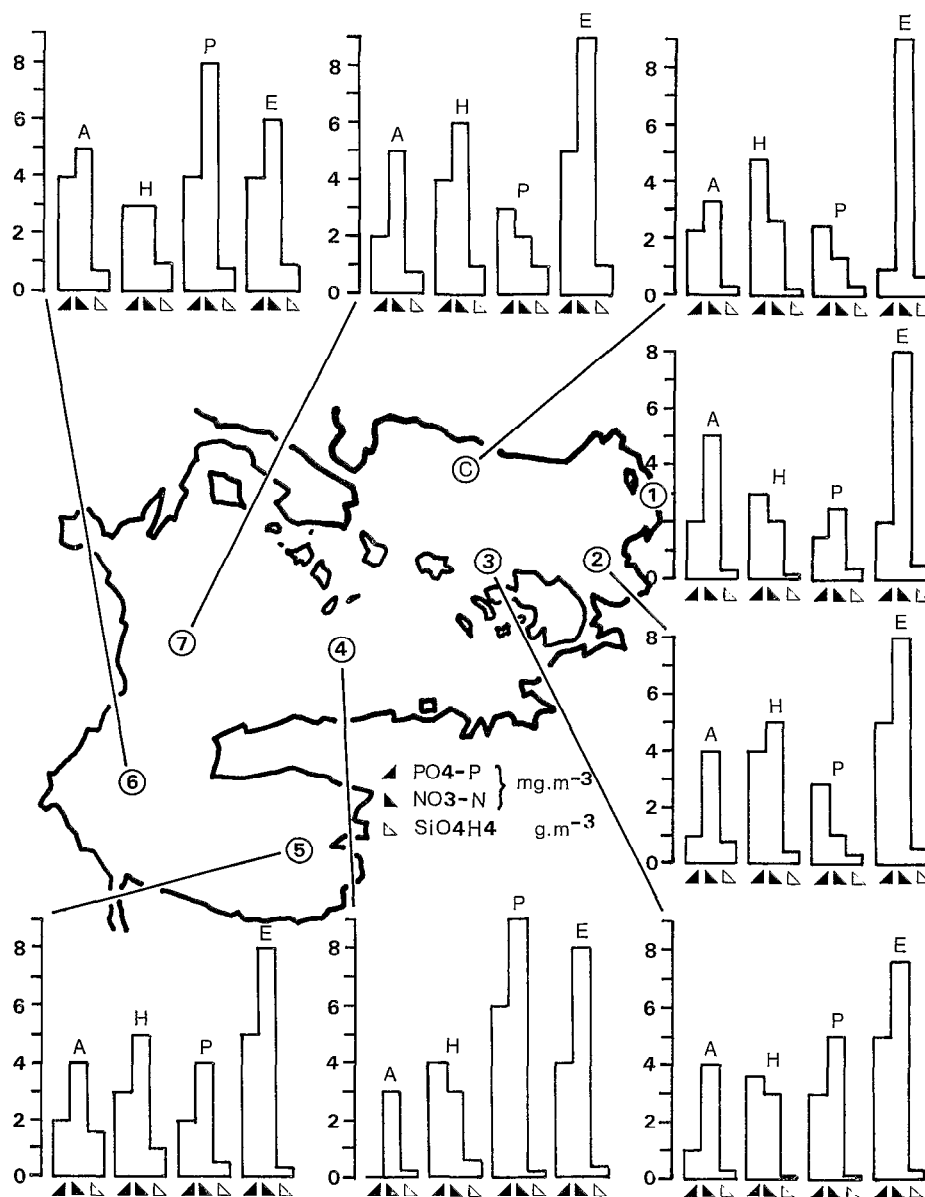


FIG. 3. -- Teneurs en phosphates, nitrates et silice, dans la zone des cinq premiers mètres de profondeur, aux huit stations du Petit Lac

de la saison des pluies. Cet enrichissement en nitrates aurait donc une origine atmosphérique (fig. 3).

A l'interface eau-sédiment de la station de Chúa, en novembre, la teneur en nitrates peut croître jusqu'à  $70 \text{ mg.m}^{-3}$ . L'explication est la même que celle évoquée pour les phosphates. L'homogénéisation en mai fait disparaître ce gradient.

## 2.9. Silice

Les teneurs en silice dissoute ( $\text{SiO}_4\text{H}_4$ ) ont été obtenues par méthode colorimétrique (GOLTERMAN, 1969). Elles sont voisines de  $0,2$  à  $0,4 \text{ g m}^{-3}$  dans les cinq premiers mètres de profondeur, et n'atteignent qu'occasionnellement  $1,0 \text{ g m}^{-3}$  (fig. 3).



Au niveau du fond de la fosse de Chúa, en période stratifiée, la teneur en silice dissoute peut dépasser 1,0 g. m<sup>-3</sup> : conséquence de la dissolution des tests de diatomées.

### 2.10. pH

Les valeurs de pH, comprises entre 8,55 et 8,65, sont pratiquement constantes au cours de l'année sur l'ensemble du Petit Lac.

De février à avril à Chúa, au-delà de 25 m de profondeur, le pH tend à s'acidifier. Il atteint 7,78 le 4 février 1979 au niveau du fond.

## 3. STRUCTURE DES POPULATIONS PHYTOPLANCTONNIQUES

Des dénombrements phytoplanctoniques ont été effectués sur les échantillons provenant des huit stations de prélèvement durant la période allant de février 1979 à janvier 1980. L'évolution annuelle du phytoplancton de Chúa (station profonde de 40 m) et de Sukuta (station peu profonde : 6 m) est présentée ici, suivie d'une représentation synthétique par saison, pour l'ensemble des stations du Petit Lac.

### 3.1. Méthodologie des dénombrements cellulaires

Tous les prélèvements ont été effectués à la bouteille hydrologique de 1,7 l. De ceux-ci, des échantillons de 250 ml, additionnés de quelques gouttes d'une solution de lugol, ont été utilisés pour le remplissage de chambres combinées de 50 ml. Après sédimentation d'au moins 24 heures, selon la méthode Utermohl, les comptages sont réalisés en contraste de phase avec un microscope inversé LEITZ-DIAVERT au grossissement 320.

Le dénombrement cellulaire de chaque échantillon a lieu sur une suite de champs optiques, répartis de manière aléatoire sur le fond de la cuve de sédimentation. La détermination préliminaire du nombre minimal de champs à dénombrer, en fonction de la dispersion du phytoplancton dans l'échantillon sédimenté, ainsi que la répartition des champs, suivent la méthodologie de UEHLINGER (1964). Le nombre de champs dénombrés par échantillon est ainsi fixé à 33 pour Chúa et à 10 pour les autres stations. Cela correspond respectivement au dénombrement de 103 ml et 0,31 ml des 50ml sédiments.

LUND *et al.* (1958) considèrent que si les chambres de sédimentation sont remplies avec soin, les organismes sédimentent selon une distribution aléatoire. Testée sur 3 chambres de densités phytoplanctoniques différentes, cette hypothèse a été retenue

pour l'ensemble des chambres comptées. Toutes les espèces dénombrées ont été utilisées pour le calcul des biomasses.

### 3.2. Détermination des biovolumes et des biomasses en carbone

Les biovolumes phytoplanctoniques sont obtenus en assimilant la forme de chaque espèce à une ou plusieurs formes géométriques simples. Un biovolume spécifique moyen est calculé à partir des mesures obtenues sur une vingtaine de cellules de l'espèce considérée. Les variations intraspécifiques faibles durant la période d'étude, permettent de donner un biovolume spécifique moyen unique pour chaque espèce.

Pour l'ensemble des groupes taxinomiques, excepté Diatomées et Péridiniens, aucune distinction n'est faite entre volume plasmique et volume cellulaire.

La formule retenue par TRAVERS (1971) se référant à SMAYDA (1965) est retenue pour le calcul du volume plasmique des Diatomées

$$V_p \mu^3 = (\text{surface cellulaire } \mu^2) (1 \text{ à } 2 \mu) + 0,10 \text{ volume cellulaire } \mu^3$$

Le facteur 1 à 2  $\mu$  est destiné à l'estimation du cytoplasme pariétal. Le choix entre les deux limites dépend de la valeur du rapport surface/volume (tabl. IV).

TABLEAU IV

Épaisseur du cytoplasme pariétal (en  $\mu$  m) en fonction de la valeur du rapport surface/volume des Diatomées

SURFACE/ VOLUME	< 0,35	0,35-0,50	0,50-0,89	≥ 0,90
Épaisseur du cytoplasme pariétal	2	1,5	1	Volume plasmique = Volume total

La réduction du volume total de HAGMEIER (1961) est adoptée pour les Péridiniens :  $V_p = \text{volume total} \times 0,75$ .

Les biomasses spécifiques en carbone sont calculées à partir de l'équation de régression de MULLIN *et al.* (1966), déjà utilisée par RICHESON *et al.* (1977), dans le cas du Grand Lac :  $C = 10 (0,76 \log^{10} V - 0,29)$  où C est la biomasse cellulaire en carbone (en picogrammes de carbone, 1 pg = 10<sup>-12</sup> g) et V le volume plasmique (en microns cubes).

Les biovolumes plasmiques et les biomasses en carbone par cellule relatifs aux 30 taxons étudiés sont regroupés dans le tableau V.

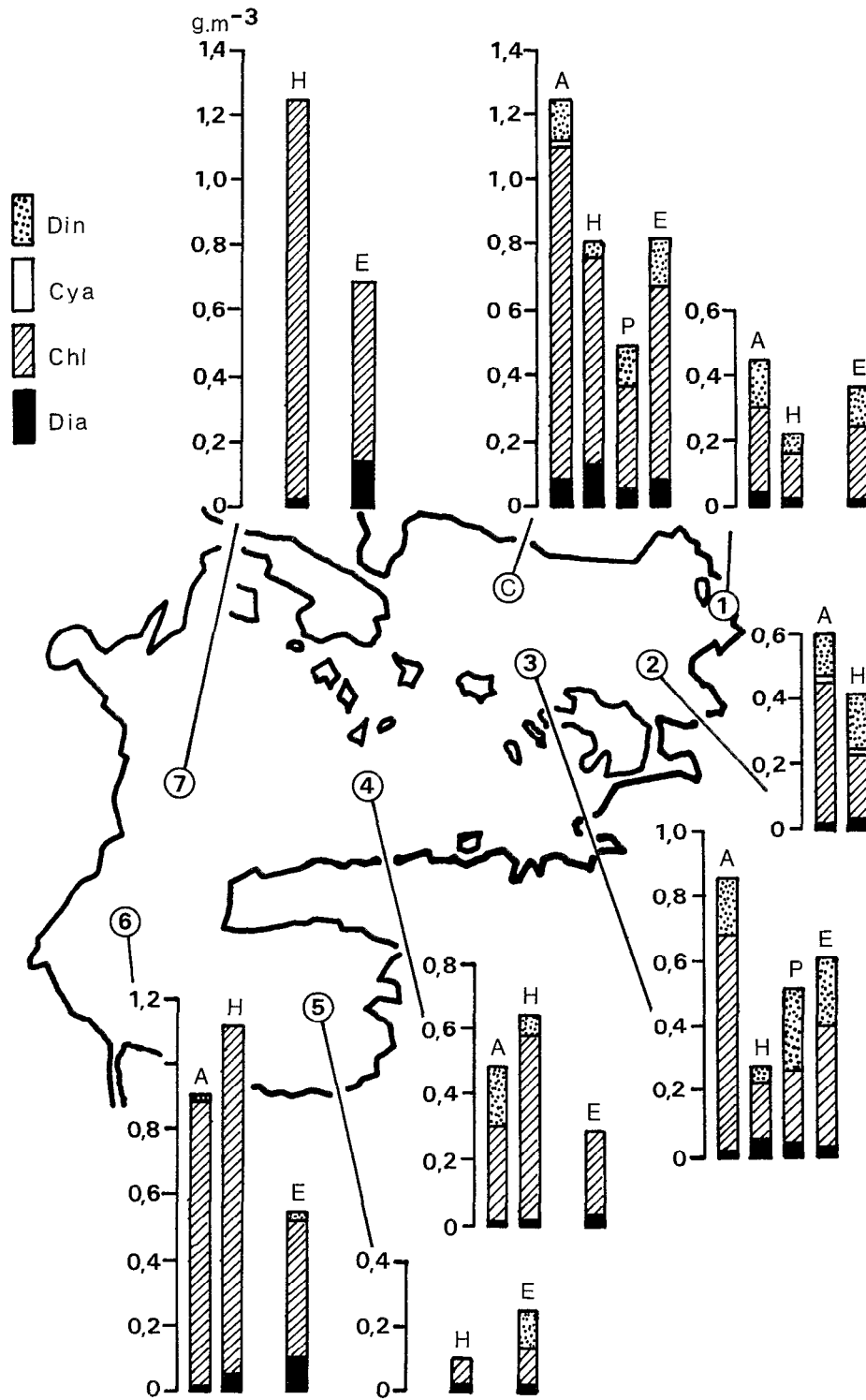


FIG. 4. — Biomasses phytoplanktoniques totales, cumulées par classes, aux huit stations du Petit Lac : Din. = Dinophycées, Cya = Cyanophycées, Chl. = Chlorophycées, Dia. = Diatomophycées

TABLEAU V

Biovolumes plasmiqes  $V_p$  (en  $\mu^3$ ) et biomasses en carbone par cellule  $B_c$  (en  $\mu\text{gC}$ ) phytoplanctonique des 30 espèces étudiées

ESPÈCES	$V_p$	$B_c$
<b>DINOPHYCÉES</b>		
<i>Peridinium sp1</i>	2290	185
<i>P. sp2</i>	8000	474
<b>CYANOPHYCÉES</b>		
<i>Anabaena sphaerica</i>	110	20
<i>A. flos-aquae</i>	110	20
<i>A. spiroides</i>	110	20
<b>CHLOROPHYCÉES</b>		
<b>ZYGOPHYCÉES</b>		
<b>ZYGNÉMALES</b>		
<i>Mougeotia sp.</i>	3080	230
<b>DESMIDIACÉES</b>		
<i>Closterium cuspidatum</i>	1075	105
<i>C. kuetzingii</i>	1030	100
<i>Cosmarium phascolum</i>	905	90
<i>Staurastrum gracile</i>	90	15
<b>EUCHLOROPHYCÉES</b>		
<b>VOLVOCALES</b>		
<i>Chlamydomonas sp</i>	700	75
<b>CHLOROCOCCALES</b>		
<i>Ankistrodesmus sp.</i>	30	10
<i>Chodatella ciliata</i>	525	60
<i>Ch. quadriseta</i>	525	60
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	65	10
<i>Monoraphidium sp.</i>	160	25
<i>Nephrochlamys sp.</i>	260	35
<i>Oocystis borgei</i>	380	50
<i>Pediastrum boryanum</i>	1770	50
<i>Scenedesmus quadricellus</i>	125	20
<i>Tetraedron minimum</i>	270	35
<i>T. muticum</i>	380	45
<b>ULOTHRICOPHYCÉES</b>		
<b>ULOTHRICALES</b>		
<i>Ulothrix subtilissima</i>	235	35
<i>U. zonata</i>	235	35
<b>DIATOMOPHYCÉES</b>		
<i>Amphiprora alata</i>	6600	410
<i>Cocconeis sp.</i>	170	25
<i>Coscinodiscus sp.</i>	170	25
<i>Cyclotella sp.</i>	1135	110
<i>Fragilaria crotonensis</i>	270	35
<i>Nitzschia spp.</i>	130	20
<i>Synedra sp.</i>	1935	160

gellés 10 à 50 %, les Diatomées seulement 10 à 20%. Les Cyanophycées sont peu représentées avec seulement quelques % (fig. 4).

La biomasse phytoplanctonique globale présente annuellement deux maximums, l'un en avril-mai (automne), l'autre en novembre-décembre (printemps), pouvant atteindre  $1500 \text{ mg.m}^{-3}$ . Elle atteint un minimum de juillet à septembre (hiver) inférieur à  $300 \text{ mg.m}^{-3}$  : il se prolonge jusqu'en octobre (début du printemps) à Chúa.

L'examen détaillé de l'évolution des biomasses phytoplanctoniques spécifiques aux stations de Chúa (à la profondeur 5 m) et de Sukuta (à la profondeur 3 m) suivi par celui, comparatif, aux autres stations, permet de dégager une évolution générale à l'intérieur du Petit Lac. Seuls sont comparés dans ce qui suit les prélèvements effectués entre 2 et 5 m de profondeur.

### 3.3.1. STATION DE CHÚA

Inférieure à  $600 \text{ mg.m}^{-3}$  de juin à octobre (hiver et début du printemps) la biomasse phytoplanctonique globale croît dès novembre et atteint  $1500 \text{ mg.m}^{-3}$  en mai (fin de l'automne) comme le montre la fig. 5. L'appauvrissement en sels nutritifs en juin, l'instabilité de la masse d'eau sous l'action du refroidissement, pourraient être à l'origine en hiver, de la diminution des biomasses phytoplanctoniques. Le

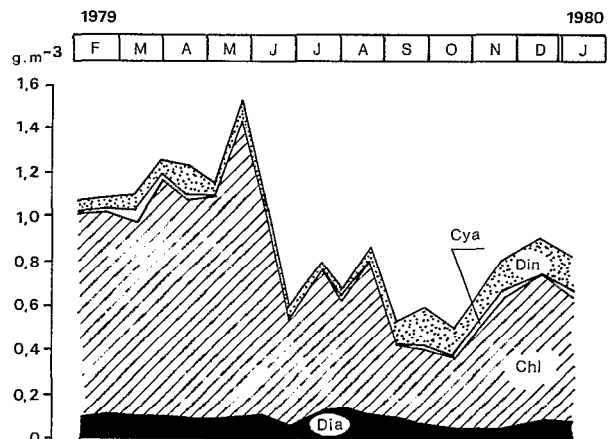


FIG. 5. — Biomasses phytoplanctoniques totales, cumulées par classes, à la profondeur 5 m, de la station de Chúa : Din. = Dinophycées, Chl. = Chlorophycées, Dia. = Diatomophycées

### 3.3. Biomasses phytoplanctoniques exprimées en volumes

Dans l'ensemble du Petit Lac et tout au long de l'année, les Chlorophycées occupent 40 à 80 % de la biomasse phytoplanctonique globale, les Dinofla-

développement du zooplancton a été observé par WIDMER *et al.* (1975) et RICHESON *et al.* (1977) dans le Grand Lac en juin. Faute de moyens de prélèvements adéquats, cela n'a pu être vérifié dans le Petit Lac.

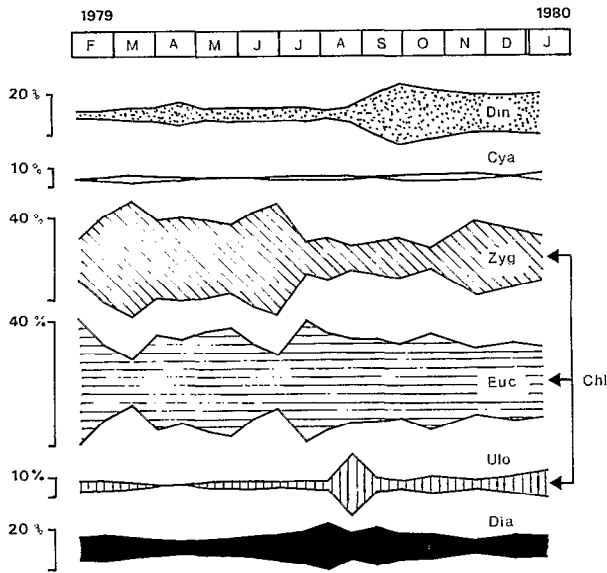


FIG. 6. — Composition des biomasses phytoplanctoniques, à la profondeur 5 m, de la station de Chúa : Din. = Dinophycées, Cya. = Cyanophycées, Chl. = Chlorophycées, Zyg. = Zygnophycées, Euch. = Euchlorophycées, Ulo. = Ulothricophycées, Dia. = Diatomophycées

Sur le plan qualitatif, la composition du peuplement phytoplanctonique est relativement stable tout au long de l'année. De février à mai, les Chlorophycées atteignent en moyenne  $1000 \text{ mg.m}^{-3}$  (80 % de la biomasse globale environ), de juin à octobre, moins de  $400 \text{ mg.m}^{-3}$  (moins de 60 %) (fig. 6). La biomasse de *Monoraphidium sp.* y est prédominante. Elle passe de plus de  $1000 \text{ mg.m}^{-3}$  (près de 50 % de la biomasse en Chlorophycées et plus de 40 % de la biomasse globale) en mai (fin de l'automne) à moins de  $20 \text{ mg.m}^{-3}$  en octobre (début du printemps). D'autres espèces comme *Cosmarium phaseolus* et *Closterium kuetzingii*, suivent qualitativement la même évolution annuelle (fig. 7). Par contre, la biomasse de *Mougeotia sp.* présente deux maximums : l'un en automne,  $20 \text{ mg.m}^{-3}$  et l'autre au printemps,  $15 \text{ mg.m}^{-3}$ , de part et d'autre d'un minimum hivernal inférieur à  $5 \text{ mg.m}^{-3}$ . La biomasse des Cyanophycées est négligeable tout au long de l'année. *Peridinium spp.* sont en général peu représentés. Leur biomasse croît cependant dès la fin de l'hiver et atteint  $200 \text{ mg.m}^{-3}$  (30 % de la biomasse globale) au début du printemps. La participation des Diatomées à la biomasse globale reste très constante tout au long de l'année (10 à 20 %) avec  $100 \text{ mg.m}^{-3}$  environ. *Coscinodiscus sp.*, *Cyclotella sp.* et *Amphiprora alata* y dominent.

3.3.2. STATION DE SUKUTA

La biomasse phytoplanctonique globale n'y excède pas  $300 \text{ mg.m}^{-3}$  de juillet à septembre (hiver). Elle double en novembre (printemps) et triple presque en avril (début de l'automne) (fig. 8). Sa composition spécifique diffère légèrement de celle de la station de Chúa. Les Chlorophycées ne présentent que

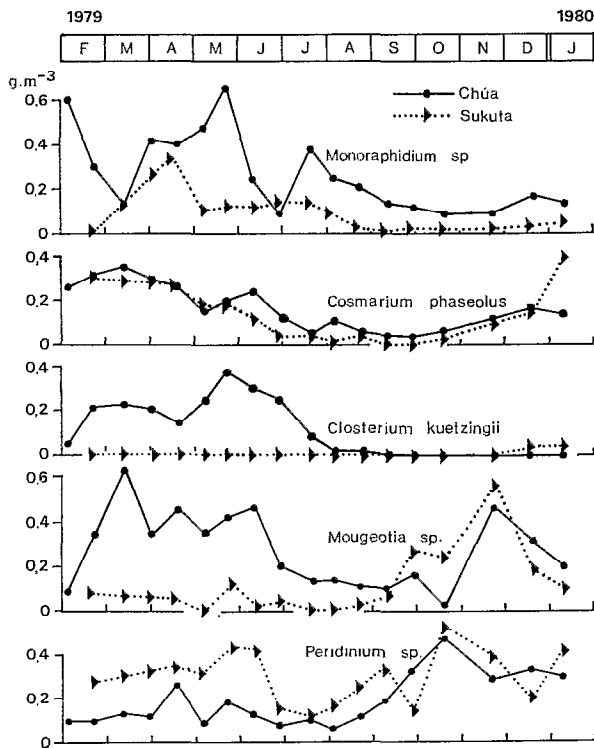


FIG. 7. — Biomasses phytoplanctoniques spécifiques majeures aux stations de Chúa et de Sukuta

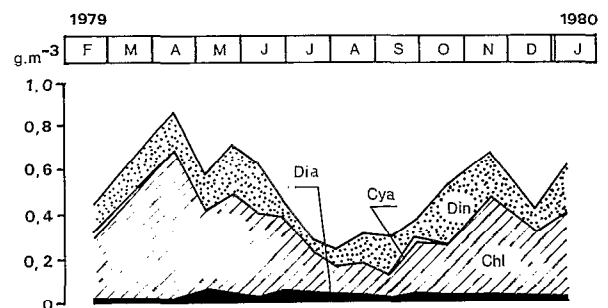


FIG. 8. — Biomasse phytoplanctonique totale cumulée par classes, à la profondeur 3 m, de la station de Sukuta : Din. = Dinophycées, Cya. = Cyanophycées, Chl. = Chlorophycées, Dia. = Diatomophycées

$100 \text{ mg.m}^{-3}$  en hiver, mais dominent le reste de l'année avec  $500$  à  $700 \text{ mg.m}^{-3}$ ; elles participent tout au long de l'année pour plus de 60 % de la biomasse

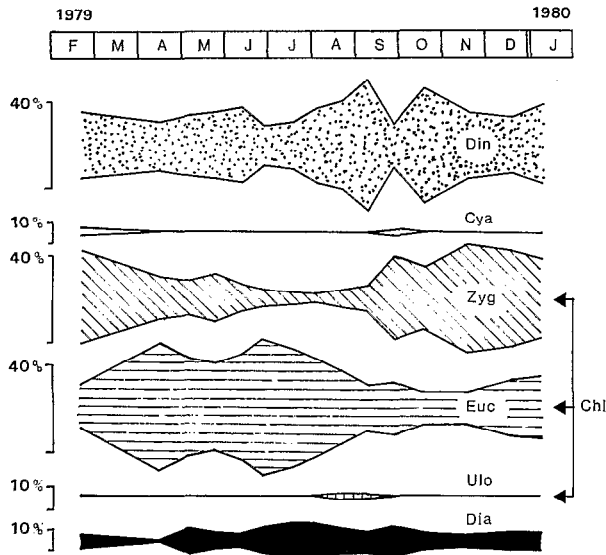


FIG. 9. — Composition des biomasses phytoplanctoniques, à la profondeur 3 m, de la station de Sukuta : Din. = Dinophycées, Cya. = Cyanophycées, Chl. = Chlorophycées, Zyg. = Zygnophycées, Euc. = Euchlorophycées, Ulo. = Ulothricophycées, Dia. = Diatomophycées

globale (fig. 9). La biomasse des Ulothricophycées est négligeable en hiver, presque nulle le restant de l'année. De  $20 \text{ mg.m}^{-3}$  (moins de 5 % de la biomasse globale) en hiver, les Zygnophycées atteignent  $300 \text{ mg.m}^{-3}$  au printemps (près de 50 %), alors que les Euchlorophycées n'excèdent pas  $100 \text{ mg.m}^{-3}$  (moins de 20 %) pendant cette période. Le maximum de biomasse des Euchlorophycées est automnal :  $400 \text{ mg.m}^{-3}$  (plus de 50 %). *Monoraphidium* sp., avec  $35 \text{ mg.m}^{-3}$  y domine, alors qu'il est presque absent le reste de l'année (fig. 7). Le développement printanier de *Cosmarium* sp. ( $20 \text{ mg.m}^{-3}$ ) et de *Mougeotia* sp. ( $20 \text{ mg.m}^{-3}$ ) se traduit par un maximum de biomasse des Zygnophycées. Comme pour Chúa, la biomasse des Cyanophycées est négligeable tout au long de l'année. *Peridinium* spp. atteignent  $200 \text{ mg.m}^{-3}$  (60 % de la biomasse globale). La biomasse des Diatomées est faible toute l'année avec  $50 \text{ mg.m}^{-3}$  environ (soit 10 %).

### 3.3.3. ENSEMBLE DES STATIONS DU PETIT LAC

L'évolution annuelle des biomasses phytoplanctoniques sur l'ensemble du Petit Lac est synthétisée par les figures 4 et 10.

#### (a) L'automne 1979

Les biomasses globales s'échelonnent de  $600$  à  $1250 \text{ mg.m}^{-3}$  (Chúa). Les Chlorophycées prédominent, notamment à la station 7 où *Mougeotia* sp. atteint

plus de  $750 \text{ mg.m}^{-3}$  (soit près de 98 %). La proportion de Diatomées est faible, presque nulle pour les stations 4 et 6. *Peridinium* spp. sont bien représentés, avec 20 % en moyenne. Les Cyanophycées ne constituent qu'une biomasse négligeable.

#### (b) L'hiver 1979

En hiver, dans la partie Est du Petit Lac, les biomasses chutent entre  $400$  et  $800 \text{ mg.m}^{-3}$ . Celles des stations 6 et 7 restent élevées (respectivement  $1100$  et  $1250 \text{ mg.m}^{-3}$ ). Les biomasses globales y sont presque exclusivement constituées de Chlorophycées (90 %) où *Mougeotia* sp. prédomine avec  $800$  à  $900 \text{ mg.m}^{-3}$ . *Peridinium* spp. sont abondants dans la partie Nord (près de 40 % à la station 2); ils disparaissent aux stations 5, 6 et 7. Les Diatomées ne sont bien représentées qu'aux stations de Chúa et de Sukuta (30 % environ).

#### (c) Le printemps 1979

Seules les stations de Chúa et de Sukuta sont représentées. Les biomasses globales y sont faibles et du même ordre :  $500 \text{ mg.m}^{-3}$ . A Chúa, les Chlorophycées prédominent (63 %) composées en majeure partie d'Euchlorophycées. Mais *Peridinium* spp. sont abondants (24 %). Les Diatomées ne représentent guère plus de 10 %, et les Cyanophycées sont négligeables. A Sukuta, *Peridinium* spp. sont prépondérants (51 %), viennent ensuite les Chlorophycées (41 %) où les Zygnophycées font défaut, puis les Diatomophycées (8 %). Les Cyanophycées sont absentes.

#### (d) L'été 1980

Sur l'ensemble du Petit Lac, les biomasses globales s'échelonnent de  $250$  à  $800 \text{ mg.m}^{-3}$ . Les Chlorophycées prédominent (jusqu'à 80 % à la station 4), en particulier les Chlorococcales (plus de 60 % à la station 7) avec *Oocystis borgei* et *Chodatella quadriseta*. La proportion de *Peridinium* spp. diminue; elle est même nulle aux stations 4 et 7. Les Cyanophycées sont toujours en proportions négligeables et les Diatomophycées surtout présentes aux stations les plus profondes : 6, 7 et Chúa (10 à 20 %).

En résumé, on constate sur l'ensemble du Petit Lac : (1) la prédominance en biomasse des Chlorophycées, tout au long de l'année, (2) celle des Chlorococcales avec *Monoraphidium* sp. principalement, au printemps et en été, (3) celle des Zygnematales avec *Mougeotia* sp., en automne et en hiver.

La prédominance des Chlorococcales est constatée dans de nombreux lacs andins, notamment par HEGEWALD *et al.* (1976) dans les lacs Huaipo ( $3600 \text{ m}$  d'altitude) et La Salina ( $4300 \text{ m}$  d'altitude) situés sur la partie Sud de l'altiplano péruvien. Les espèces caractéristiques y sont *Scenedesmus arcuatus*, *Oocystis* sp., *Pediastrum boryanum* et *Franceia* sp. Dans leur

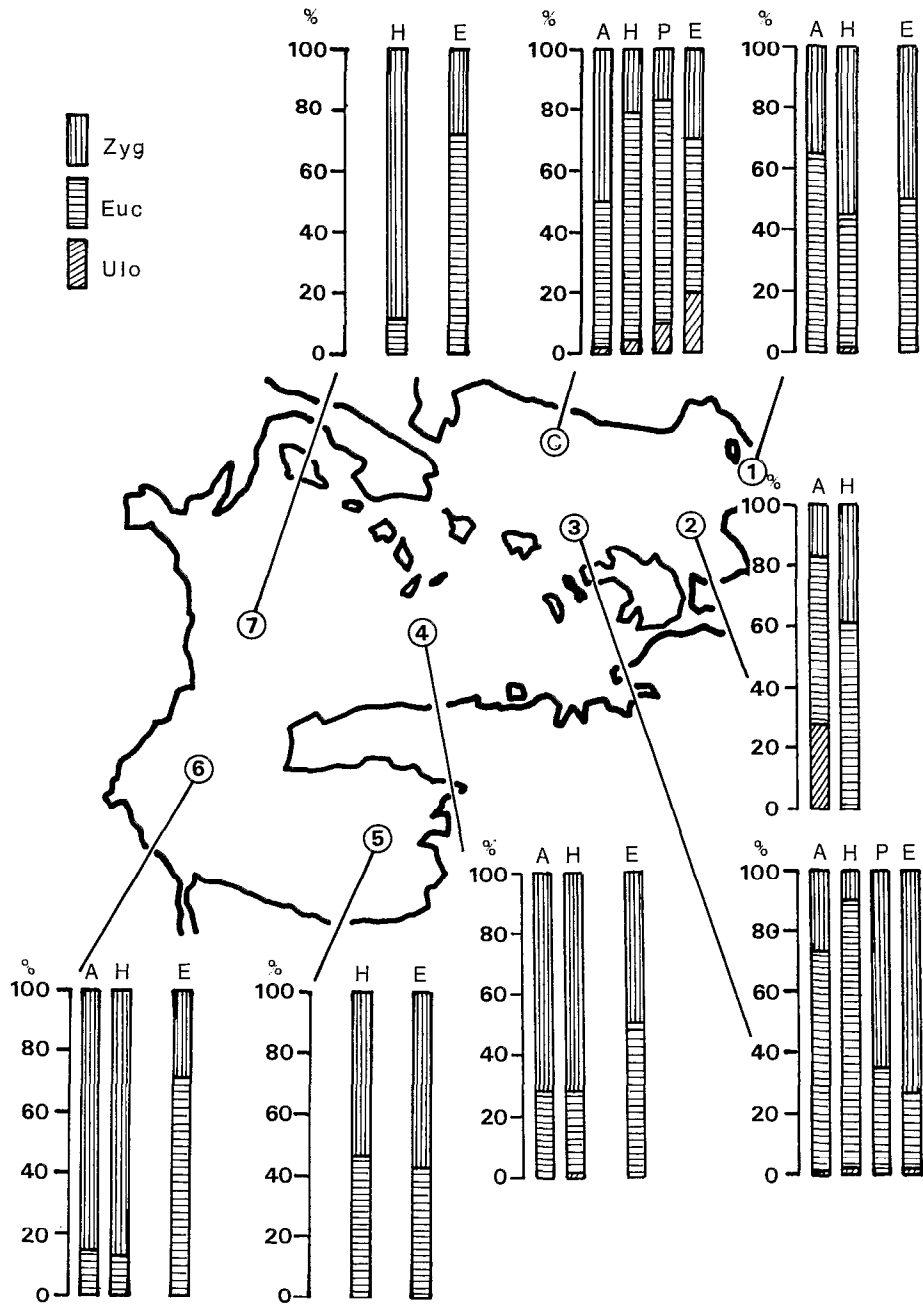


FIG. 10. — Composition en Chlorophycées, des cinq premiers mètres de profondeur, aux huit stations du Petit Lac : Zyg. = Zygo-phyccées, Euc. = Eucloophycées, Ulo. = Ulothricophycées

étude sur le lac Paca (alt. 3400 m), très pauvre en nitrates ( $\text{NO}_3\text{-N} < 0,6 \text{ mg l}^{-1}$ ) et phosphates ( $\text{PO}_4\text{-P} < 0,04 \text{ mg l}^{-1}$ ), HEGEWALD *et al.* (1978) signalent comme espèces dominantes les chlorococcales : *Oocystis* sp., *Chodatella subsalsa*, *Scenedesmus ellipticus* et la Desmidiée : *Closterium aciculare*. REYSSAC *et al.* (1977) mentionnent également la richesse en Chlorococcales du Petit Lac avec principalement *Pediastrum boryanum* et *Scenedesmus tenuispina*.

L'abondance en Desmidiées de la partie Ouest du Petit Lac en automne-hiver ( $100 \text{ à } 200 \text{ mg m}^{-3}$ ) est essentiellement due à la présence en nombre de *Cosmarium phaseolus*.

Si l'on essaie de comparer le Petit Lac et le Grand Lac, on peut constater : qu'ils sont tous les deux caractérisés par l'abondance des Chlorophycées et principalement des Chlorococcales, comme le notent également RICHESON *et al.* (1977), par la pauvreté relative en Cyanophycées et Diatomées, et que la différence majeure est la rareté des Desmidiées et des Péridiniens dans le Grand Lac, alors qu'ils sont très nombreux dans le Petit Lac (phénomène aussi observé par REYSSAC et DAO, 1977).

Par ailleurs, on peut constater l'absence d'Eugléniens et de Chrysophytes, autres que les Diatomées, dans le Petit Lac.

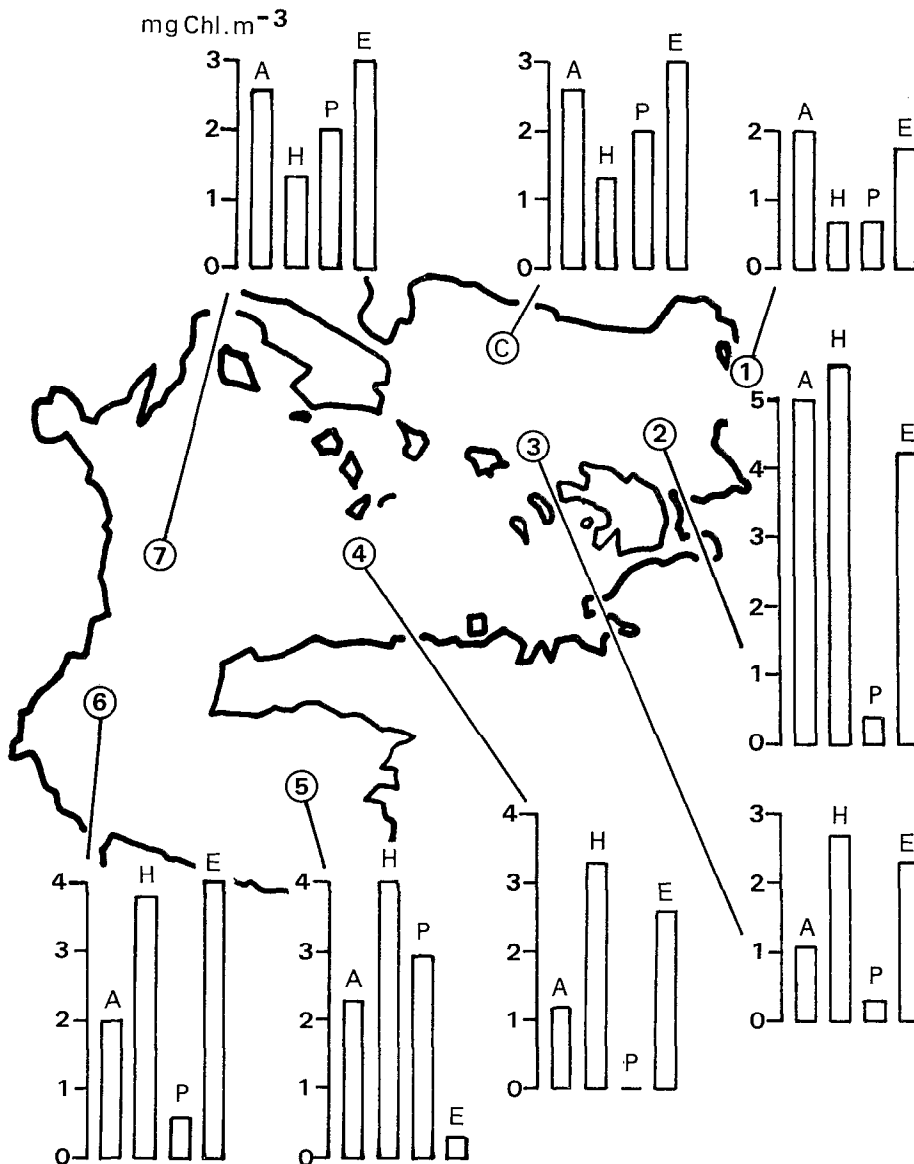


FIG. 11. — Teneur en chlorophylle dans la zone des cinq premiers mètres de profondeur, aux huit stations du Petit Lac

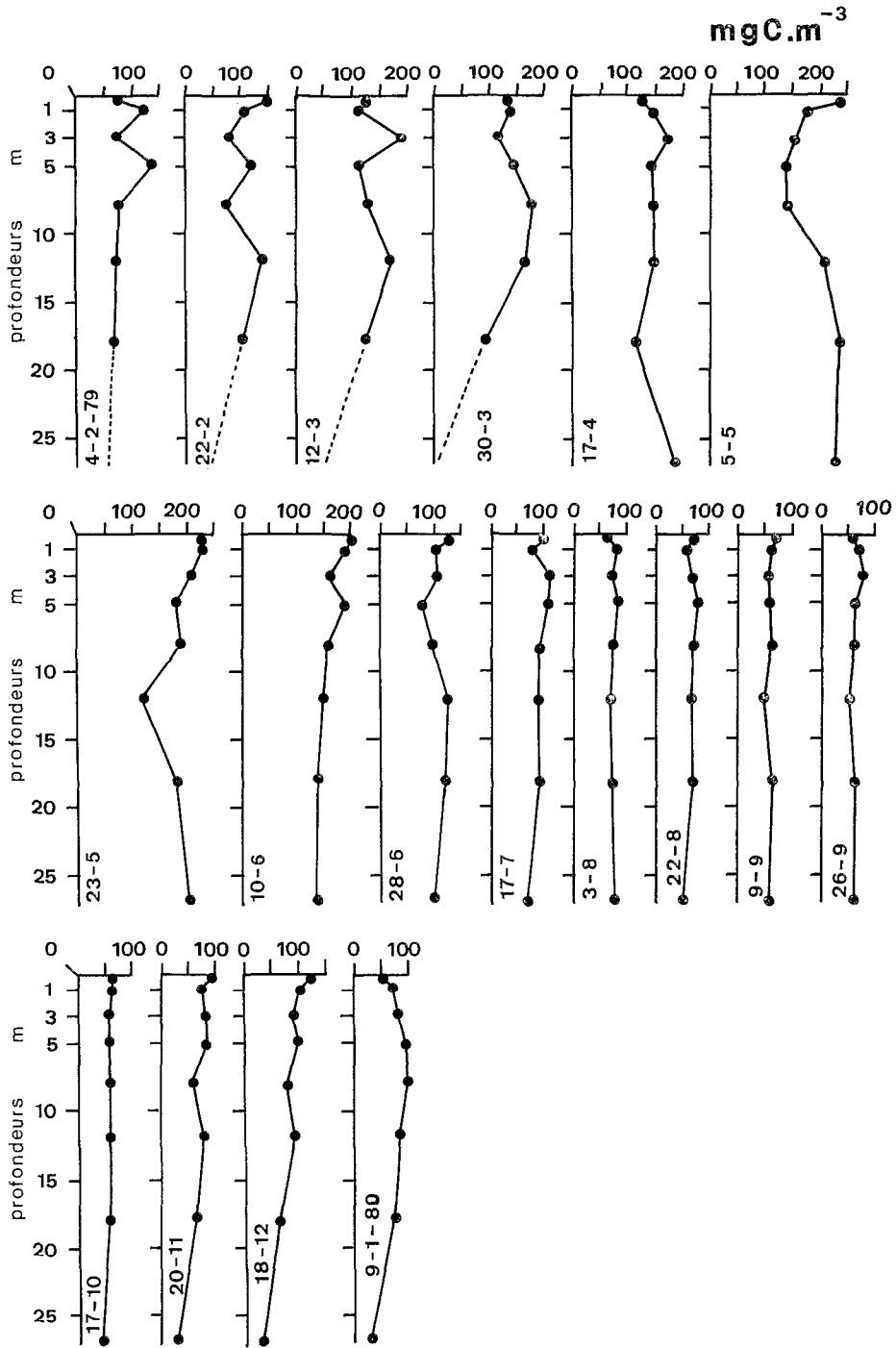


FIG. 12. — Profils verticaux des biomasses phytoplanctoniques, exprimées en carbone, à la station de Chúa



### 3.4. Teneurs en chlorophylle totale

Les teneurs en chlorophylle (chlorophylle totale) ont été obtenues par méthode spectrophotométrique (GOLTERMAN, 1969).

L'évolution annuelle de la teneur en chlorophylle reste la même, d'une station à l'autre, sur l'ensemble du Petit Lac, dans la zone des cinq premiers mètres de profondeur (fig. 11).

La période froide hivernale (de juillet à septembre) se caractérise par de faibles teneurs, inférieures ou égales à 0,5 mg.m<sup>-3</sup> sur l'ensemble des stations du Petit Lac. La transparence correspondante mesurée au disque de Secchi, est maximale et atteint 7 m de profondeur à la station de Chúa.

Dès le début du printemps, les teneurs en chlorophylle augmentent, pour atteindre 2 mg.m<sup>-3</sup> au début de l'été où les transparences sont alors inférieures à 4 m de profondeur aux stations les plus profondes. Les teneurs maximales sont atteintes à la fin de l'automne, mais dépassent rarement 4 mg.m<sup>-3</sup>.

Ces teneurs sont comparables à celles obtenues par DEVAUX (1975-1976) dans deux lacs du Massif central : le Gour de Tazenat (630 m d'altitude) et le Pavin (1197 m d'altitude) avec respectivement 0,94 à 4,56 mg.m<sup>-3</sup> de chlorophylle totale pour le premier et 1,7 à 5,4 mg.m<sup>-3</sup> pour le second.

Il n'a pas été possible d'obtenir de corrélation significative entre les teneurs en chlorophylle totale et les biomasses phytoplanctoniques (déterminées à partir des comptages) des échantillons du Petit Lac.

### 3.5. Biomasses phytoplanctoniques exprimées en carbone

Les biomasses phytoplanctoniques exprimées en carbone sont une fonction des biovolumes cellulaires (cf. paragr. 3.2.), aussi suivent-ils les mêmes évolutions, au moins qualitativement.

Dans la couche d'eau des cinq premiers mètres de profondeur, ces biomasses exprimées en carbone présentent un minimum hivernal. Elles augmentent sous l'impulsion de la forte activité photosynthétique printanière, pour atteindre un maximum à la fin de l'été. Ce maximum représente, en moyenne, sur l'ensemble des stations du lac, le triple du minimum. A la station de Chúa, ces biomasses oscillent entre 60 et 180 mgC m<sup>-3</sup> et à celle de Sukuta entre 30 et 90 mgC m<sup>-3</sup> seulement.

Les profils verticaux de ces biomasses exprimées en carbone sont représentés pour la station de Chúa par la fig. 12. Alors qu'en période stratifiée (février-mars), l'essentiel de la biomasse se concentre dans les 15 premiers mètres de profondeur, les premiers brassages de la masse d'eau en mai entraînent des biomasses importantes (>150 mgC. m<sup>-3</sup>) au-delà

de 25 m de profondeur. Les faibles biomasses hivernales sont caractérisées par des profils rectilignes.

### 3.6. Diversité spécifique

La mesure de la diversité spécifique utilisée est celle de l'indice H de SHANNON, prenant en compte les fréquences relatives (probabilités) P<sub>i</sub> des différentes espèces i de l'échantillon, et le nombre total n d'espèces :

$$H = - \sum_{i=1}^n P_i \log_2 P_i$$

Les mesures de diversité qui suivent portent sur les effectifs spécifiques. L'évolution de la régularité (R = H/H max, H max = log<sup>2</sup>n) suivant qualitativement celle de la diversité spécifique n'est pas donnée ici; seules les valeurs extrêmes en sont indiquées.

#### 3.6.1. LA STATION DE CHÚA

La diversité spécifique y est faible, proche de 1,5 bits. cellule<sup>-1</sup>, pendant les périodes où *Monoraphidium* sp. domine, c'est-à-dire en février et en mai-juin (fig. 13) avec 79 % de la densité totale.

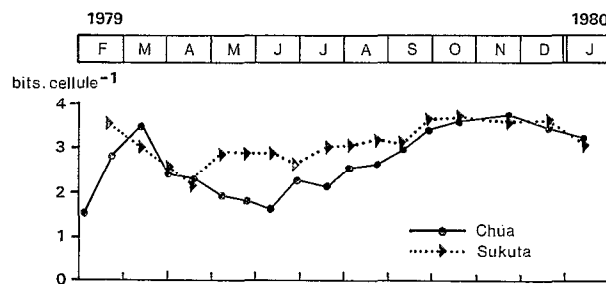


FIG. 13. — Diversité spécifique (indice H. de SHANNON), dans la zone des cinq premiers mètres de profondeur, aux stations de Chúa et de Sukuta

Elle présente deux maximums, l'un en mars (3,5 bits. cellule<sup>-1</sup>), l'autre d'octobre à décembre (3,7 bits. cellule<sup>-1</sup>), périodes pendant lesquelles *Anabaena sphaerica*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Cosmarium phaseolus* puis *Scenedesmus quadricellatus* et *Oocystis borgei* sont bien représentés. Ces deux maximums semblent coïncider avec des périodes de stabilité thermique avec formation d'une thermocline.

La régularité R présente les mêmes caractéristiques : elle est minimale en février et mai-juin (33 %), et maximale au début du mois d'avril et aux mois de novembre-décembre (73 à 80 %).

### 3.6.2. LA STATION DE SUKUTA

La diversité spécifique  $\gamma$  est voisine de 2 bits.cellule<sup>-1</sup> en avril, mois pendant lequel *Monoraphidium* sp. (37 % de densité totale) domine (fig. 13). Elle reste faible, inférieure à 3 bits.cellule<sup>-1</sup> pendant tout l'hiver. Elle croît rapidement en septembre et atteint 3,65 bits.cellule<sup>-1</sup> en octobre alors que *Monoraphidium* sp. associé à *Coscinodiscus* sp., *Scenedesmus quadricellatus*, *Peridinium* spp. et *Selenastrum* sp., également représentés, constituent à eux seuls, 63 % de la densité phytoplanctonique totale. Elle reste proche de 3,5 bits.cellule<sup>-1</sup> jusqu'en janvier.

Tout comme la diversité spécifique, l'équitabilité  $E$  varie peu tout au long de l'année à Sukuta. Les valeurs extrêmes de  $E$  sont 56 % et 89 % respectivement en avril et décembre.

La mesure  $H$  de la diversité spécifique présente une faible amplitude de variation annuelle à Sukuta. Cela contraste avec l'évolution saisonnière de  $H$  à Chúa, dont le schéma est plutôt caractéristique d'eaux oligotrophes où la diversité tend à croître en été et baisser en hiver.

L'augmentation de la disponibilité en sels nutritifs dans la zone euphotique, sous l'action de la circulation hivernale, semble à l'origine de la croissance rapide et préférentielle de *Monoraphidium* sp. à Chúa, et par voie de conséquence de la chute de la diversité spécifique. La faible amplitude de cette circulation hivernale à Sukuta, en raison de la profondeur réduite, ne permet pas un tel phénomène.

### 3.7. Diagrammes rangs-fréquences et successions écologiques

Les diagrammes rangs-fréquences permettent de représenter la structure d'un peuplement et d'en distinguer, au cours de son évolution, les différents stades d'une succession écologique (FRONTIER, 1969, 1977). Celle-ci se traduit par une suite de profils caractéristiques, où l'on reconnaît trois stades principaux reliés aux variations de diversité spécifique. Dans de tels diagrammes, les fréquences relatives de chaque espèce, calculées à partir des effectifs spécifiques et rangées par ordre décroissant, sont reportées sur un graphique en coordonnées logarithmiques.

Les diagrammes rangs-fréquences les plus représentatifs de la période avril 1979-janvier 1980, pour la profondeur 3 m de la station de Sukuta (dont l'évolution générale du peuplement est considérée comme caractéristique de l'ensemble du Petit Lac) sont choisis pour l'étude des successions écologiques (fig. 13).

Le 14 avril 1979 (automne), la diversité spécifique ne peut être considérée comme faible (2,35 bits.cellule<sup>-1</sup>), bien que *Monoraphidium* sp., Chlorophycée

de petite taille (inférieure à 20  $\mu$ m), contribue largement (57 %) à la densité phytoplanctonique totale. Le diagramme correspondant présente un profil en S, où la partie gauche ascendante traduit l'abondance de deux espèces : *Monoraphidium* sp., puis *Scenedesmus quadricellatus*. La partie droite convexe vers le bas témoigne de la présence d'espèces plus rares. Ce profil semble représentatif d'un stade 1 caractérisant un peuplement juvénile. La raison de ce désaccord entre diversité et diagramme réside dans le grand nombre d'espèces (17). En effet, la distribution des  $-p_i \log_2 P_i$  étant fortement dissymétrique,  $H$  est très sensible aux espèces rares. Selon FRONTIER (1977), le stade 1 s'observe notamment dans des conditions d'enrichissement du milieu en sels nutritifs. Jusqu'au 12 juin, les profils des diagrammes correspondent à un stade 1. La diversité croît au cours de cette période : elle atteint 2,85 bits.cellule<sup>-1</sup> du 5 mai au 12 juin.

Le 27 juin, le diagramme prend une allure légèrement parabolique et la diversité retombe à 2,61 bits.cellule<sup>-1</sup> : c'est l'amorce d'un stade 2. Le 17 juillet, le diagramme présente un plateau horizontal, conséquence de la dominance de trois espèces : *Monoraphidium* sp. et *Selenastrum* sp. représentant chacune 22 % de la densité algale, puis *Coscinodiscus* sp. avec près de 19 %. La diversité atteint alors 2,99 bits.cellule<sup>-1</sup>. Un profil de ce type serait, selon DEVAUX (1980), caractéristique d'un stade 3.

Ce stade ne se prolonge pas dans le temps, puisque le 3 août le diagramme correspond à un stade intermédiaire (1', selon FRONTIER, 1969). Toutefois, ce type de profil est assez semblable à celui du stade 3. La diversité croît encore et atteint 3,08 bits.cellule<sup>-1</sup>.

Du 22 août au 27 septembre, les profils conservent une allure parabolique. La diversité croît régulièrement jusqu'à 3,61 bits.cellule<sup>-1</sup> le 27 septembre. Cette période correspond de nouveau à un stade 2. Le 18 octobre, le profil reste toujours parabolique, encore typique d'un stade 2. La diversité parvient à son maximum : 3,65 bits.cellule<sup>-1</sup>. Selon MAC ARTHUR (1960) le système ne peut vieillir davantage lorsqu'il arrive à ce stade.

Les diagrammes conservent la même allure les 21 novembre et 12 décembre, mais la diversité est plus faible : respectivement 3,55 et 3,56 bits.cellule<sup>-1</sup>. Pourtant, le 10 janvier 1980, le diagramme prend, dans sa partie gauche, un état rectiligne. La chute à droite reste toujours très brutale et la diversité chute à 3,29 bits.cellule<sup>-1</sup>. Cela correspond assez bien à la description d'un stade 3.

Les diagrammes représentatifs de la profondeur 5 m à la station de Chúa, correspondant à cette même période (avril 1979-janvier 1980), peuvent également être décrits (fig. 14).

La forme en S des profils du 14 avril au 17 juillet

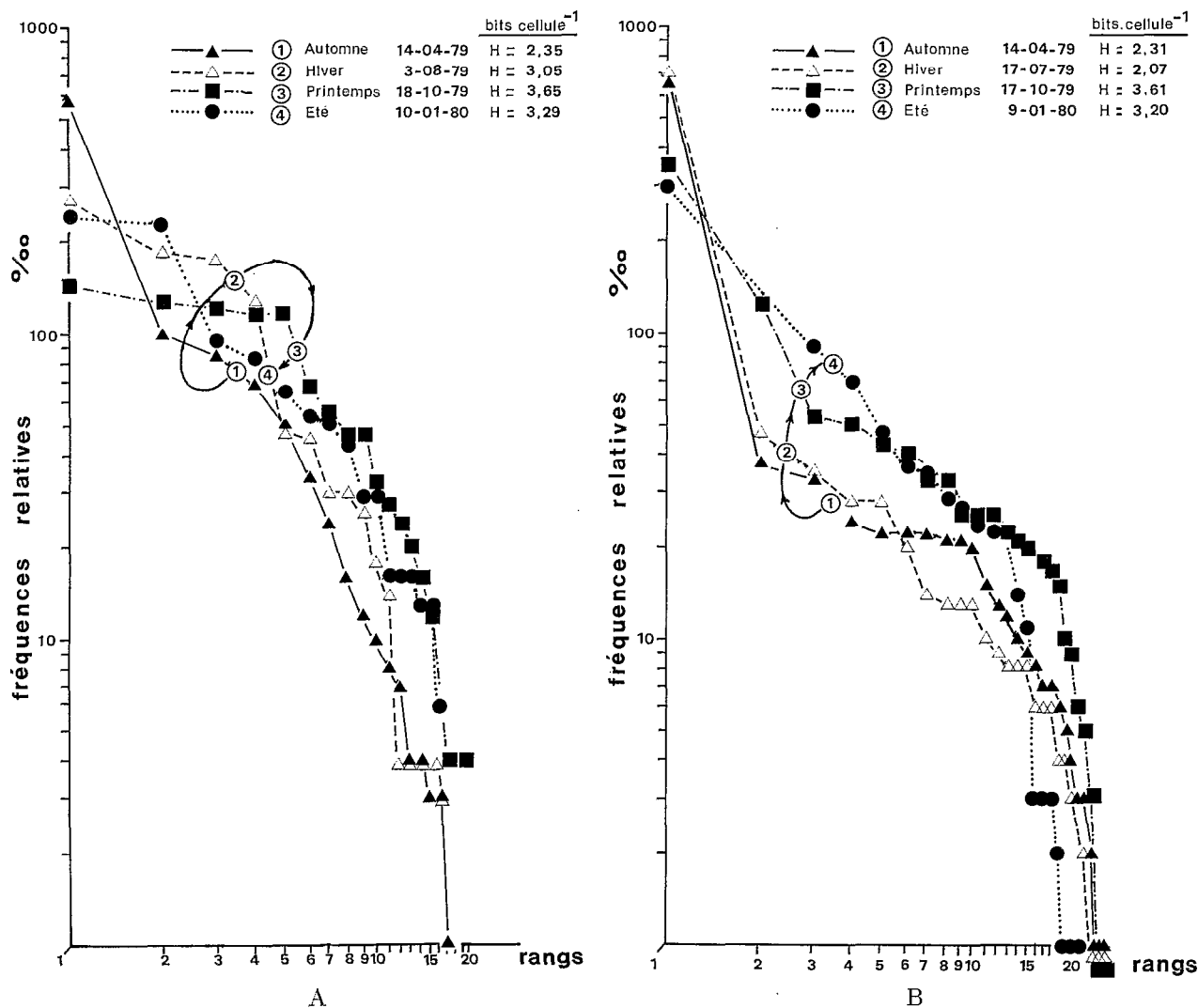


FIG. 14 A. — Diagrammes rangs-fréquences (portant sur les effectifs), obtenus à la station de Sukuta, pour la profondeur : 3 m  
 B. — Diagrammes rangs-fréquences (portant sur les effectifs), obtenus à la station de Chúa, pour la profondeur : 5 m

1979 est caractéristique d'un stade 1. *Monoraphidium* sp. domine très nettement avec 70 % de la densité algale. La diversité est de ce fait plus élevée, proche de 2,00 bits.cellule<sup>-1</sup>. Jusqu'au 26 septembre les profils restent sensiblement identiques. Cependant, la diversité croît progressivement et atteint 3,39 bits.cellule<sup>-1</sup>.

Les diagrammes du 17 octobre au 18 décembre sont très semblables. *Scenedesmus* sp., *Ulothrix subtilissima* et *Nephrochlamys* sp. se développent : de ce fait, la diversité s'élève jusqu'à 3,73 bits.cellule<sup>-1</sup> le 20 novembre. Le nombre d'espèces semble masquer la succession des stades, et conduit à des diversités élevées bien que les peuplements restent de type pionnier. Ces diagrammes ne correspondent

en effet qu'à un stade 1'. Le 9 janvier 1980, le diagramme d'allure parabolique, présente une portion rectiligne suivie d'une flexure vers le bas dans sa partie gauche. Cette description correspond sensiblement à la définition du stade 3 donnée par FRONTIER (1976). Pourtant le stade 2 fait défaut : bien que dans ce type de lac, l'évolution soit lente, il se pourrait que la périodicité de l'échantillonnage — au moins entre décembre et janvier — soit insuffisante.

En résumé, l'examen des diagrammes rangs-fréquences et des valeurs correspondantes de la diversité permet de constater que le refroidissement automnal est le point de départ de la succession annuelle du phytoplancton du Petit Lac. Toutefois, une seconde succession pourrait prendre naissance

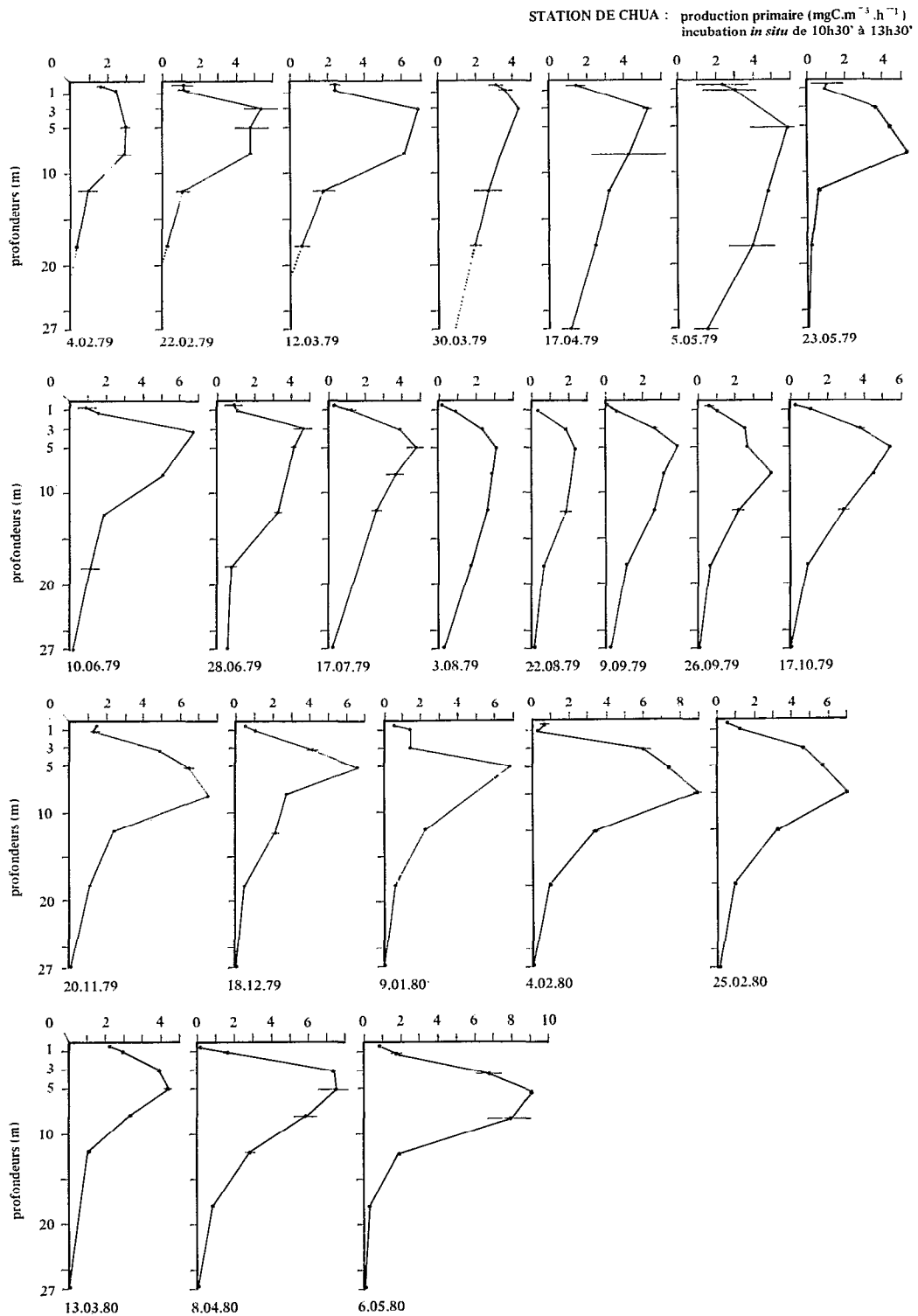


FIG. 15. — Profils verticaux de production primaire : A) : station de Chua

au cœur de l'hiver (début août), en zone peu profonde (Sukuta). A Chúa, le stade 1 est beaucoup plus caractéristique (dominance élevée de l'espèce la plus abondante) qu'à Sukuta et persiste pendant toute la période froide d'instabilité maximale de la masse d'eau (régime de circulation verticale). Par contre, le stade 2 y est escamoté et le stade 3 mal défini à l'inverse de Sukuta où ils sont bien individualisés. Selon FRONTIER (1976), l'ajustement d'un stade 3 à une courbe de Mandelbrojt est tout à fait correct. La fin de succession (stade 3) est bien marquée à Sukuta et tendrait à prouver que si le peuplement parvient à ce type de distribution, le lac a une tendance oligotrophe prononcée (DEVAUX, com. pers.).

#### 4. ACTIVITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE DU PHYTOPLANCTON

##### 4.1. Méthode au $^{14}\text{C}$

Des mesures de production primaire ont été effectuées de février 1979 à mai 1980 aux stations de Chúa et de Sukuta, aux profondeurs : 0,5, 1, 3, 5, 8, 12, 18 et 27 m pour la première et 0,5, 1, 3 et 5 m pour la seconde. Des incubations *in situ*, en présence d'une solution de  $\text{Na } ^{14}\text{CO}_3$  radioactive (4  $\mu\text{Ci}$  par échantillon), ont été réalisées pendant trois heures, de 10 h 30 à 13 h 30. A chaque profondeur ont été immergés 3 flacons en verre de 250 ml chacun : deux clairs et un obscur (enveloppé de papier d'aluminium).

Les échantillons, après incubation, étaient conservés à l'obscurité et filtrés sur membranes de 0,47  $\mu\text{m}$  de porosité. Dans un dessiccateur, ils étaient ensuite soumis à des vapeurs de  $\text{HCl}$  concentré, afin d'éliminer toute trace de  $^{14}\text{C}$  non fixé. Insérés séparément entre deux supports en polystyrène n'entrant pas en contact avec la surface active du filtre, ils étaient enveloppés en poche plastique. Toutes ces opérations étaient effectuées à bord même du bateau, dans les heures qui suivaient la récupération des flacons après incubation. Les filtres, ainsi protégés, étaient ensuite envoyés pour mesures d'activité, en scintillation liquide, au laboratoire Arago de Banyuls-sur-mer.

La production primaire correspondant à l'activité des filtres a été calculée au moyen de la formule préconisée par l'Agence Internationale pour la Détermination du  $^{14}\text{C}$  (1).

Pour chaque profondeur d'incubation, la production primaire est calculée à partir de la différence entre la moyenne des activités des bouteilles claires et de celle de la bouteille obscure. Celle-ci n'est pas

négligeable puisque la production primaire qui lui correspond est, en moyenne, voisine de 0,4  $\text{mgC. m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ .

##### 4.2. Intégration journalière de la production primaire

La production journalière par unité de surface  $\Sigma\Sigma\text{P}$  ( $\text{mgC. m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) est la somme des productions instantanées horaires  $\Sigma\text{P}$  mesurées au cours de la journée. Elle fait intervenir l'action de la lumière.

De même, l'irradiation globale journalière de la surface du lac  $\Sigma\Sigma\text{I}$  ( $\text{J. m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) est la somme des irradiations horaires  $\Sigma\text{I}$  mesurées au cours du jour. Les mesures effectuées au cours de 20 journées de la période octobre 1979-mai 1980 ont permis d'établir la relation moyenne suivante :

$$\Sigma\Sigma\text{I} = 9.\Sigma\text{I}_{\text{midi}}$$

ou  $\Sigma\text{I}_{\text{midi}}$  = irradiation horaire moyenne de la surface du lac, au voisinage de midi (entre 10 h 30 et 13 h 30).

Si l'on pose, *a priori*, l'hypothèse selon laquelle l'activité photosynthétique  $\text{P}$  est proportionnelle à l'éclairement  $\text{I}$  — bien qu'elle soit approximativement une fonction de  $\log \text{I}$  (LEMOALLE, com. pers.) — et ne varie pas au cours de la journée, la production journalière par unité de surface  $\Sigma\Sigma\text{P}$  peut être estimée par une relation du même type que précédemment :

$$\Sigma\Sigma\text{P} = 9.\Sigma\text{P}_{\text{midi}}$$

ou  $\Sigma\text{P}_{\text{midi}}$  = la production primaire horaire par unité de surface, au voisinage de midi (entre 10 h 30 et 13 h 30).

Cette relation, bien qu'approximative, sera retenue pour cette étude. Elle est d'ailleurs très proche de celle obtenue par LEMOALLE (1979, p. 188) sur le lac Tchad (14° lat. N), par la méthode à l'oxygène :  $\Sigma\Sigma\text{A}/\Sigma\text{A}_{\text{midi}} = 9,1 \pm 1,6$  (seuil de 95 %).

##### 4.3. Profils verticaux de production primaire

###### 4.3.1. STATION DE CHUA

L'activité photosynthétique du phytoplancton est dépendante de l'éclairement qu'il reçoit. Le phénomène d'inhibition de surface est particulièrement bien marqué dans le premier mètre de la couche d'eau. (fig. 15). La production primaire optimale  $\text{P}_{\text{opt}}$  est atteinte à des profondeurs variant entre 3 et 5 m, c'est-à-dire pour des énergies incidentes comprises entre 18 et 35 % de  $\text{I}$ . On la rencontre exceptionnellement à 8 m de profondeur le 23 mai 1979. La production primaire journalière par unité de surface (2)

(1) The International Agency for  $^{14}\text{C}$  Determination. 2920, Charlottenlund, Danemark.

(2) L'intégration de la production primaire par unité de surface est réalisée ici au moyen de la méthode de Simpson.

Soient  $x_0, x_1, \dots, x_n$  des points également répartis tels que  $x^i = x_0 + ih$  pour  $i = 0, 1, 2, \dots, n$  et  $f(x_0), f(x_1), \dots, f(x_n)$  les valeurs

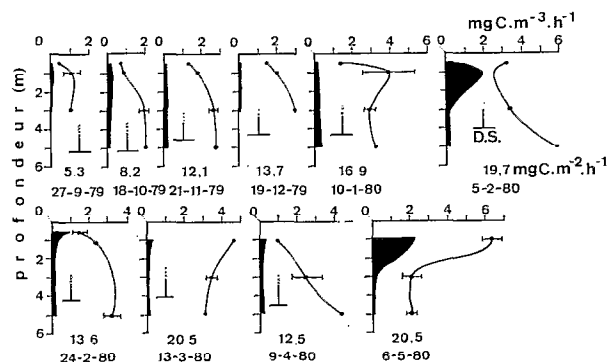


FIG. 15. — Profils verticaux de production primaire : B) : station de Sukuta (en noir, production des bouteilles obscures)

(fig. 16) varie entre  $292 \text{ mgC. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$  le 22 août 1979 et  $972 \text{ mgC. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$  le 5 mai 1979. La moyenne annuelle est de  $555 \text{ mgC. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ , soit un peu plus du 1/3 de celle du Grand Lac :  $1450 \text{ mgC. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$  (RICHÉSON *et al.*, 1977).

Les fortes productions primaires mesurées à des profondeurs supérieures à 25 m, où parvient moins de 0,5 % de la lumière visible incidente de surface ( $2 \text{ mgC. m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$ , en mai 1979) correspondent à celles de populations physiologiquement actives, constituées en grande partie de *Monoraphidium* sp., entraînées vers les couches profondes par suite des premiers brassages occasionnés par le refroidissement et les vents.

En août et septembre 1979, les faibles biomasses phytoplanctoniques (fig. 17), inférieures à  $300 \text{ mgC. m}^{-2}$ , font suite à de faibles productions primaires (environ  $400 \text{ mgC. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ ) en raison de l'appauvrissement de la masse d'eau en sels nutritifs dont les teneurs ne sont plus que de  $4 \text{ mg PO}_4\text{-P. m}^{-3}$ ,  $2 \text{ mg NO}_3\text{-N. m}^{-3}$  et  $120 \text{ mg SiO}_4\text{H}_4 \cdot \text{m}^{-3}$ .

En novembre et décembre 1979, les couches supérieures sont progressivement colonisées par des populations de Chlorophycées : *Monoraphidium* sp., *Mougeotia* sp. et la production primaire atteint ainsi  $600 \text{ mgC. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ .

#### 4.3.2. STATION DE SUKUTA

Les profils verticaux de production primaire, réalisés sur la période septembre 1979-mai 1980, présentent également le phénomène d'inhibition de

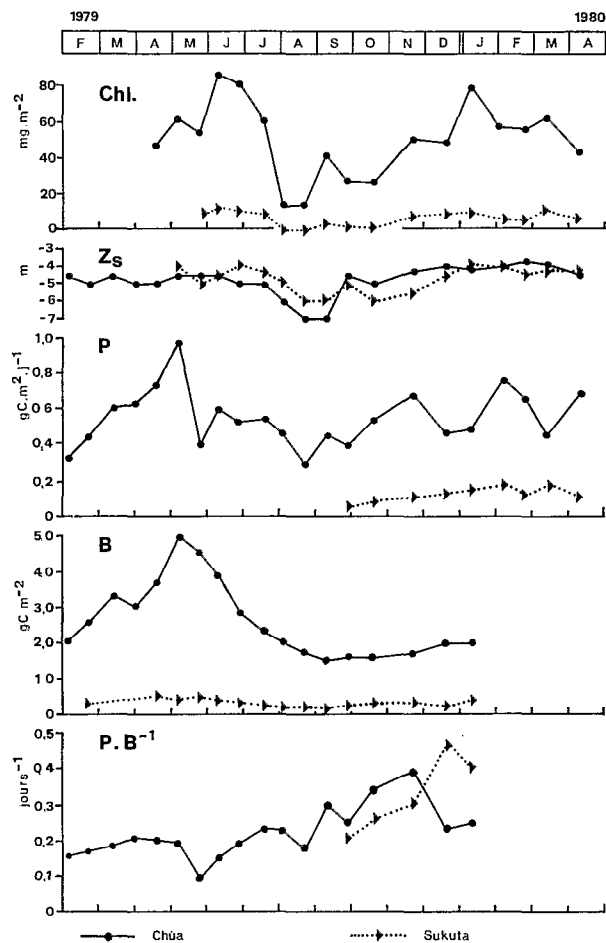


FIG. 16. — Teneurs en chlorophylle (Chl.), transparences ( $Z_s$ ), productions primaires (P.), biomasses phytoplanctoniques (B.), et productions primaires par unité de biomasse ( $P \cdot B^{-1}$ ), aux stations de Chua et de Sukuta

surface. En raison de la transparence élevée ( $\varepsilon = 0,31 \text{ m}^{-1}$  en moyenne) et de la faible profondeur de la station de Sukuta, ces profils ne sont pas d'allure classique; la profondeur de  $P_{opt}$  est très variable (fig. 15 B).

Les minimums de production primaire (fig. 16) sont mesurés en période hivernale ( $50 \text{ mgC. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ ) et les maximums en périodes estivale et automnale ( $180 \text{ mgC. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ ).

Les productions journalières par unité de surface

correspondantes de  $f(x)$ . Il n'est pas nécessaire que la fonction soit connue explicitement, n doit être un entier positif pair.  $h$  est l'incrément. La méthode de Simpson est la suivante :

$$\int_{x_0}^{x_n} f(x) dx = \frac{h}{3} [f(x_0) + 4f(x_1) + 2f(x_2) + \dots + 4f(x_{n-3}) + 2f(x_{n-2}) + 4f(x_{n-1}) + f(x_n)].$$

Ce calcul est réalisé par programmation d'une calculatrice de poche HP-25 (programmes d'application Hewlett-Packard).

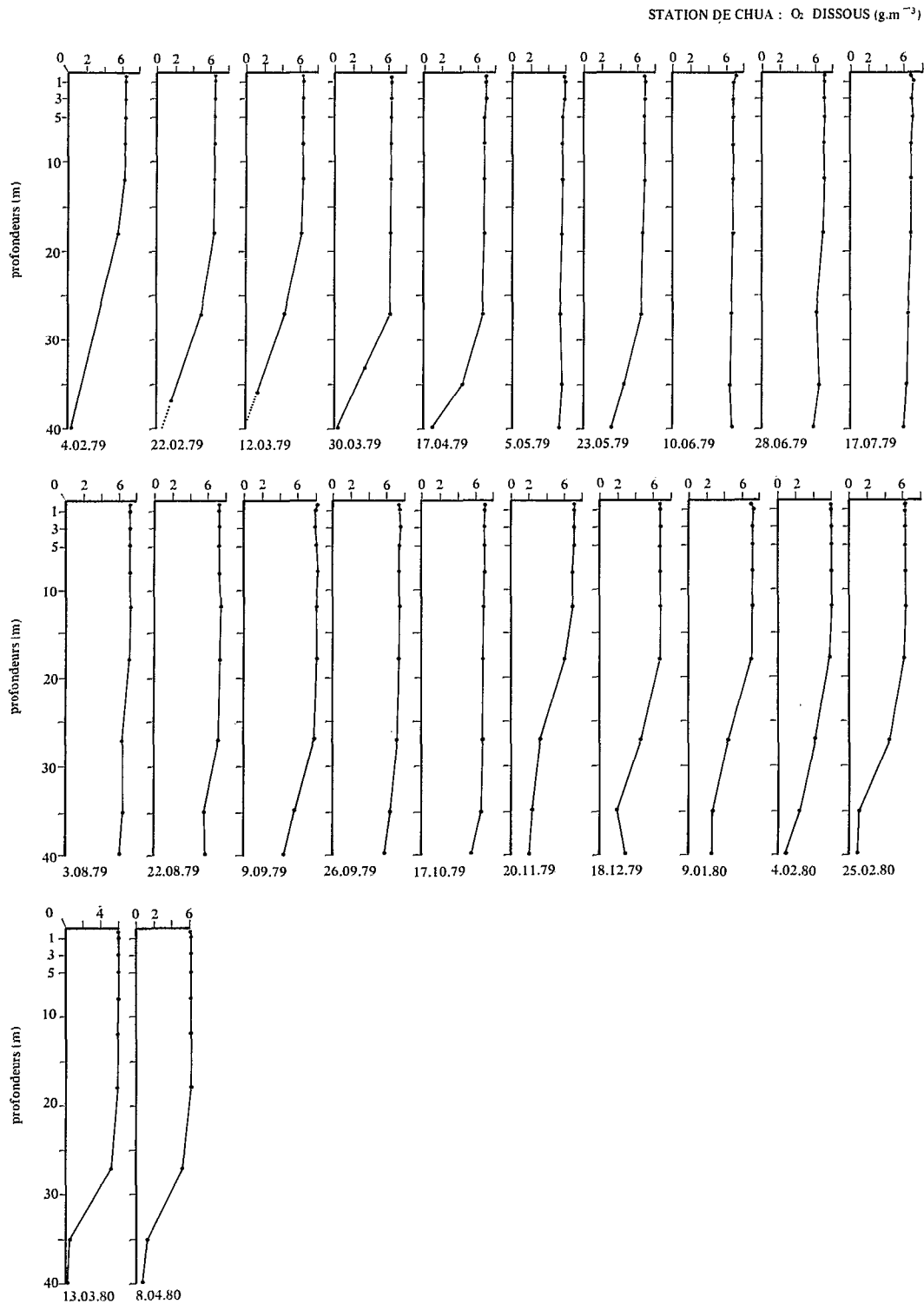


FIG. 17. — Profils verticaux de teneurs en O<sub>2</sub> dissous à la fosse de Chua

sont, en moyenne, 5 fois plus faibles à Sukuta qu'à Chúa (la réduction de la couche euphotique de Sukuta à 6 m, contre plus de 17 m en moyenne à Chúa, en est en grande partie responsable) alors que les biomasses phytoplanktoniques pondérées y sont 10 fois inférieures.

#### 4.4. Production primaire par unité de biomasse

Le coefficient d'activité (NAUWERK, 1963), souvent appelé taux de renouvellement du phytoplancton, est calculé pour chaque profil de production primaire, à l'aide du rapport :

$$\frac{\Sigma\Sigma P}{B} = \frac{\text{production primaire journalière par unité de surface (mgC. m}^{-2}\text{. j}^{-1}\text{)}}{\text{biomasse par unité de surface (mgC. m}^{-2}\text{)}}$$

Pour les stations du Chúa et de Sukuta, le coefficient d'activité (noté conventionnellement P.B<sup>-1</sup>) s'échelonne entre 0,1 et 0,4 jour<sup>-1</sup> (fig. 16). Le temps de recyclage de la biomasse en carbone est l'inverse de ce rapport, soit respectivement 10,0 et 2,5 jours pour Chúa et Sukuta. Le recyclage est plus rapide au printemps qu'en automne.

#### 4.5. Efficience photosynthétique

L'efficience photosynthétique du phytoplancton représente la proportion d'énergie solaire incidente fixée dans la totalité de la colonne d'eau, par la photosynthèse. L'efficience photosynthétique journalière est estimée par le rapport :

$$E_p = \frac{\Sigma\Sigma P \text{ (Kcal. m}^{-2}\text{. j}^{-1}\text{)}}{\Sigma\Sigma I \text{ (Kcal. m}^{-2}\text{. j}^{-1}\text{)}}$$

où  $\Sigma\Sigma P$  et  $\Sigma\Sigma I$  ont les mêmes significations qu'en 3.2. et I correspond à l'énergie incidente visible (400-700 nm) reçue au cours du jour.  $E_p$  est exprimé en % de l'énergie incidente utilisable par la photosynthèse. Les conversions suivantes sont adoptées dans son calcul :

$$1 \text{ watt. m}^{-2} = 4,6 \mu\text{E. m}^{-2}\text{. s}^{-1} (1) = 1,433 \cdot 10^{-3} \text{ cal. cm}^{-2}\text{. mn}^{-1}$$

et 1 gC = 10 Kcal.

La période de mesure étant réduite à octobre 1979-mai 1980, seules les valeurs extrêmes de  $E_p$  sont indiquées dans ce qui suit.

A la station de Chúa,  $E_p$  varie entre 0,12 % le

18 décembre 1979 et 0,23 % le 6 mai 1980.  $E_p$  a pour moyenne  $E_p = 0,17$  % ( $n = 7$ ) (2).

A la station de Sukuta,  $E_p$  varie entre 0,03 % (de novembre 1979 à janvier 1980) et 0,06 % (de mars à mai 1980).  $E_p$  a pour moyenne  $E_p = 0,04$  %.

L'efficience photosynthétique moyenne  $E_p$  mesurée à Chúa est égale au tiers de celle mesurée par RICHÉRON *et al.* (1977) sur le Grand Lac : 0,19 % (moyenne annuelle pour la couche 0-27,5 m).

La mesure peu élevée de  $E_p$  à Sukuta, provient en grande partie de la faible profondeur de cette station (la production  $\Sigma\Sigma P$  est exprimée en unité de surface).

#### 4.6. Assimilation de carbone à l'obscurité

Dans la zone comprise entre 1 et 15 m de profondeur à Chúa et entre 1 m et le fond à Sukuta, l'assimilation de carbone dans les flacons opaques représente toujours un pourcentage non négligeable (6 à 16 %) de celle due à la photosynthèse. La fixation de carbone à l'obscurité varie en fonction de la profondeur. Les profils verticaux obtenus sont d'ailleurs d'allure très proche de ceux correspondant à la photosynthèse. Pour l'ensemble des mesures de Chúa (effectuées entre 1 et 15 m de profondeur) les valeurs moyennes aux différentes profondeurs oscillent entre 0,2 et 1,0 mgC. m<sup>-3</sup>. h<sup>-1</sup>. La moyenne est 0,4 mgC. m<sup>-3</sup>. h<sup>-1</sup>. La proportion d'assimilation à l'obscurité présente un maximum dans le premier mètre d'eau, là où la photosynthèse est inhibée par la lumière. En surface, à Chúa et Sukuta, l'activité des flacons opaques est presque égale à celle des transparents. L'assimilation de carbone à l'obscurité peut y dépasser 1,0 mgC. m<sup>-3</sup>. h<sup>-1</sup>. Un deuxième maximum existe sous la zone euphotique de Chúa, au-delà de 18 m de profondeur. La proportion d'assimilation à l'obscurité Y dépasse le plus souvent 30 %. L'assimilation des flacons opaques peut même être supérieure à celle des clairs à des profondeurs dépassant 25 m, où la lumière est pour ainsi dire nulle.

L'assimilation de carbone à l'obscurité évolue peu au cours de l'année. On note cependant une légère augmentation en octobre-novembre. Il est probable que le faible gradient de température soit en cause, au moins en partie.

Cette assimilation est, sans doute, due à l'activité des bactéries chimiolithotrophes aérobies en pleine eau (bactéries du cycle de l'azote ou du soufre : nitrifiantes ou sulfooxydantes).

(1) Facteur de conversion déterminé par MAC CREE (1972) à partir de différentes sources lumineuses, dont l'émission est comprise entre 400 et 700 nm.

(2)  $\Sigma\Sigma P$  est intégré entre la surface et la profondeur 27 m, pour la station de Chua et entre la surface et la profondeur 6 m pour la station de Sukuta.



Au contact du fond à Chúa, l'activité des bactéries anaérobies est réduite dans le temps à la période stratifiée (février à avril) où la teneur en oxygène dissous, par suite de sa consommation, peut-être inférieure à 0,5 g. m<sup>-3</sup> et même parfois nulle. Par contre, dans la zone anaérobie du sédiment, l'activité bactérienne minéralisante doit être importante toute l'année, comme en témoigne la consommation d'oxygène par les sédiments au niveau du fond à Chúa (fig. 17). Là également, il peut y avoir assimilation de CO<sub>2</sub> par certains organismes bactériens spécialisés. Par ailleurs, les algues peuvent utiliser les processus d'hétérotrophie. Il existe toute une gradation de l'hétérotrophie à l'autotrophie et tous les groupes intermédiaires entre hétérotrophes vrais et chimio-lithotrophes peuvent coexister, en particulier, dans les eaux faiblement oxygénées, comme c'est le cas en profondeur à Chúa.

## 5. CONCLUSIONS

La latitude du Petit Lac (16° S) est principalement responsable de la faible amplitude des variations saisonnières de son régime physique. Son altitude élevée influe particulièrement sur la température de ses eaux. La lumière incidente globale atteignant la surface ne varie que de 445 à 579 cal. cm<sup>-2</sup>. j<sup>-1</sup> (BOULANGÉ, et AQUIZE, 1981) et la température extrême de ses eaux seulement de 10 à 15 °C.

67 % du volume du Petit Lac correspond à des profondeurs inférieures à 10 m. Aussi la majeure partie du Petit Lac est-elle soumise à des fluctuations de température de la surface au fond de type nycthé- mérales. L'ensoleillement élevé et la faible nébulosité (excepté pendant la saison pluvieuse) engendrent un régime quotidien de brises solaires. Le léger gradient thermique vertical qui s'établit progressivement au cours de la journée dans le premier mètre d'eau, est détruit par le rafraîchissement nocturne de l'atmosphère. Cette absence de stratification thermique saisonnière et la température de ses eaux nettement supérieure à 4 °C permet, selon la classification de HUTCHINSON et LÖFFLER (1956), de ranger la majeure partie du Petit Lac parmi les lacs polymictiques chauds.

Seule la zone la plus profonde du Petit Lac, la fosse de Chúa (40 m de profondeur), est le siège de l'alternance d'une stratification estivale de faible amplitude (inférieure à 2 °C) à des profondeurs comprises entre 20 et 30 m et d'une homothermie hivernale. L'évolution des profils verticaux de température (fig. 2) et d'oxygène dissous (fig. 17) témoignent de la circulation complète des eaux de la surface au fond de juin à août, et donc du caractère holomictique de la fosse de Chúa. Elle se distingue du reste du Petit Lac, puisqu'elle présente les caractéristiques d'un lac monomictique chaud. Le régime des vents, couplé au refroidissement hivernal, déstabilise l'ensemble de la couche d'eau et entraîne, ainsi, dans cette

TABLEAU VI

Productivités journalières de différents lacs : (\*) la biomasse en carbone élevée du lac Mucabaji est due à la présence de grands phytoflagellés

LACS	Alt. (m)	Zm (m)	P(mgC.m <sup>-2</sup> .j <sup>-1</sup> ) min.-max. moy.		B mgC.m <sup>-2</sup> ) min. max.		ε(m <sup>-1</sup> ) min. max.	P.B <sup>-1</sup> (j <sup>-1</sup> )	PO <sub>4</sub> -P (μg. l <sup>-1</sup> )	NO <sub>3</sub> -N (μg. l <sup>-1</sup> )	S.O <sub>4</sub> H <sub>4</sub> (mg. l <sup>-1</sup> )	AUTEURS
PETIT LAC TITICACA	3808											
Fosse de Chua		40	300-1000	555	800-1000	0,28-0,33	0,22	1-5	1,9	0,2-1,0		
Sukufa		6	48- 185	129	200- 500	0,22-0,26	0,34	1-5	3,8	0,2-1,0		
GRAND LAC TITICACA	3808	284	720-2860	1450	1900-4670	0,07-0,17	0,51	7-23	40-240	0,1-1,1		RICHESON <i>et al.</i> (1977)
PORT BIELH (Pyénées)	2285	19	80- 200	170	49- 220	0,16-0,18	0,09	1-5	20-180	0,7-1,8		CAPBLANCO (1968 ; 1972)
VORDERER FINSTERTAL- LER (Alpes)	2237	28,5	35- 280	95	450-1570	—	0,03	0-4	40-270	—		PECHLANER (1966, 1972)
MUCABAJI (Andes)	3350	15,5	—	168	18200*	—	0,01	6	112	—		LEWIS <i>et al.</i> (1976)

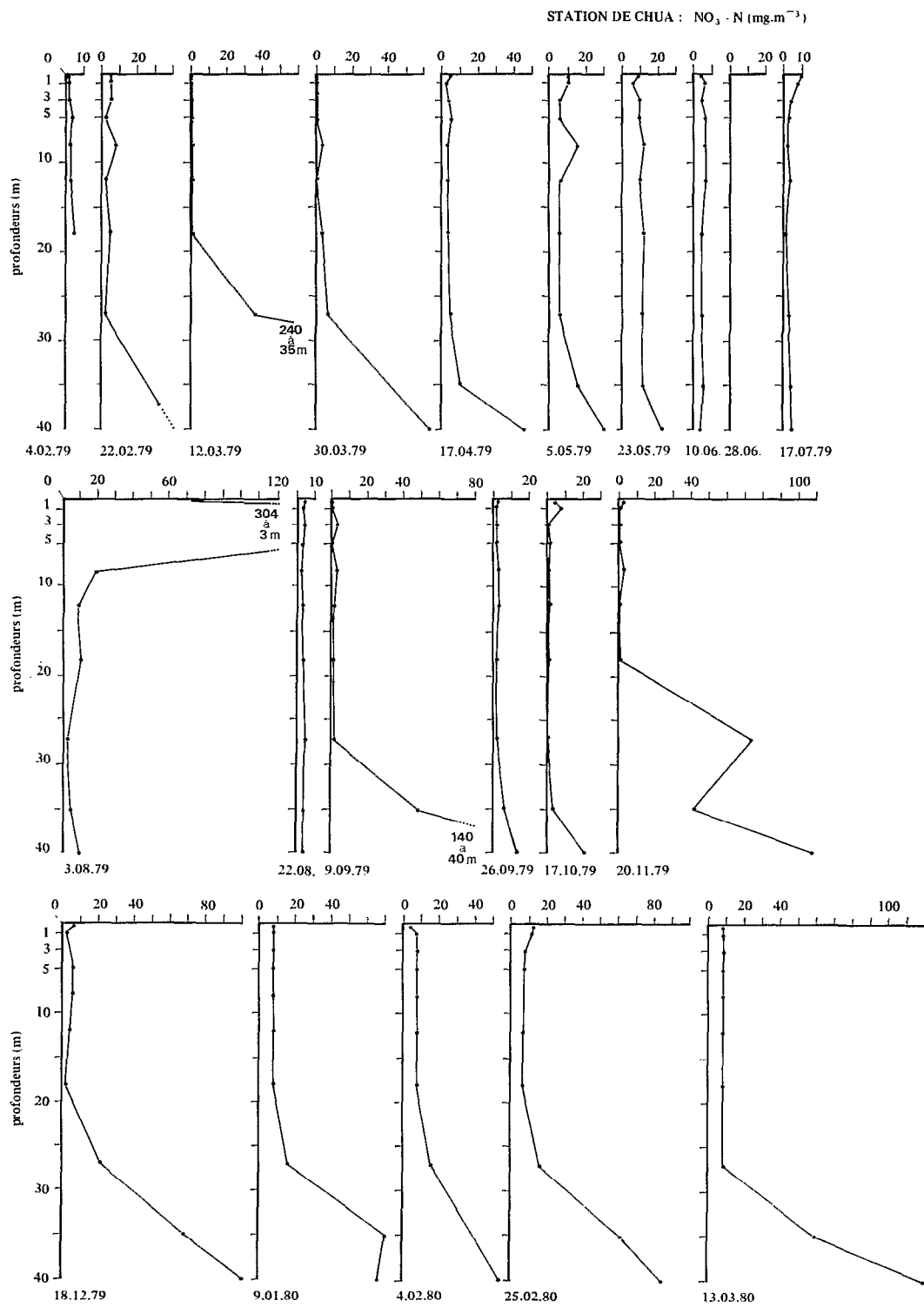


FIG. 18. — Profils verticaux des teneurs en nitrates de la fosse de Chua

fosse, l'existence d'un cycle de variation annuelle du phytoplancton, beaucoup plus marqué que dans le reste du Petit Lac. L'action conjointe des vents et du refroidissement sur la dynamique du phytoplancton est équivalente à celle des variations saisonnières du rayonnement solaire incident des plus hautes latitudes.

Les biomasses phytoplanctoniques de l'ensemble des stations du Petit Lac, exprimées par unité de volumes sont comparables à celles du Grand Lac (tabl. VI). Par contre, exprimées en unité de surface, en raison notamment de la grande disparité des profondeurs, les biomasses équivalentes de la fosse de Chúa et du Grand Lac, dominant d'un facteur 10 celles du reste des stations du Petit Lac. La répartition verticale du phytoplancton — constitué en majorité de formes non mobiles — est particulière-

ment dépendante du gradient de stratification du milieu. Les prélèvements effectués au voisinage de midi, aux différentes profondeurs de la station de Chúa, n'ont pas permis de déceler, même en période stratifiée, de variation notable dans la composition verticale du phytoplancton.

Selon les critères définis par LIKENS (1975), le Petit Lac (fosse de Chúa exclue), avec des biomasses phytoplanctoniques voisines de  $100 \text{ mgC. m}^{-3}$ , des teneurs en phosphates et nitrates inférieures à  $5 \mu\text{g. l}^{-1}$  et  $250 \mu\text{g. l}^{-1}$  respectivement, peut être rangé parmi les lacs oligotrophes.

Les profils verticaux de production primaire de la fosse de Chúa présentent une forte inhibition de l'activité photosynthétique dans le premier mètre de profondeur (fig. 15). La zone euphotique  $z_{eu}$ , limitée par définition par la profondeur où ne

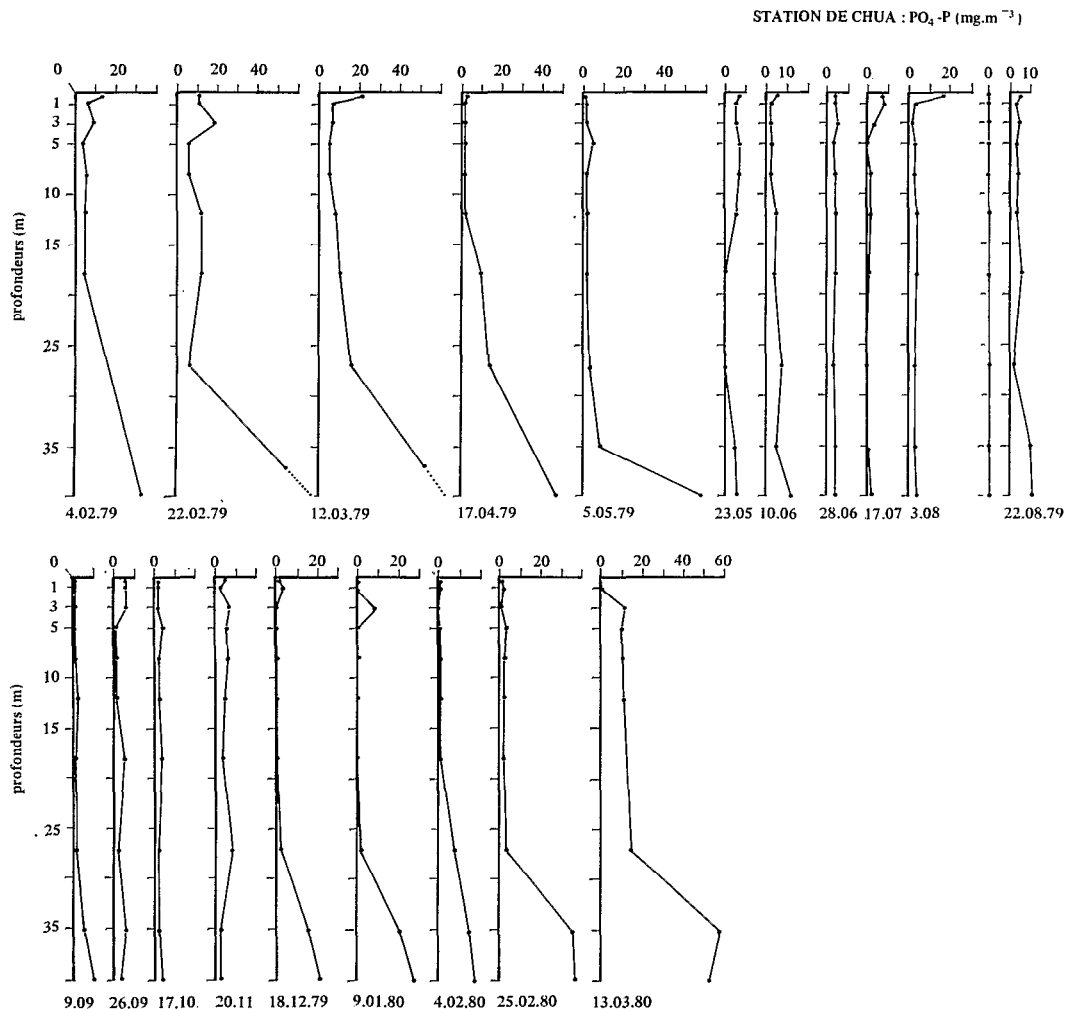


Fig. 19. — Profils verticaux des teneurs en phosphates de la fosse de Chúa

parvient que 1 % de l'énergie lumineuse subsurface (cf. 2.2.3.),  $y$  est importante, puisqu'elle s'étend en moyenne annuelle à plus de 17 m de profondeur. En février-mars 1980,  $z_{eu}$  varie entre 17,5 et 18,5 m; à cette période, la thermocline est bien développée, et la profondeur du maximum du gradient de température  $z_{mix}$  atteint 25 m. C'est une caractéristique de lac oligotrophe de grande transparence. En raison des conditions physiologiques différentes (notamment en ce qui concerne la lumière) deux couches contenant du phytoplancton s'isolent l'une au-dessus de l'autre. La biomasse phytoplanctonique de l'épilimnion est relativement faible par suite de l'utilisation des sels nutritifs et de l'inhibition par la lumière, et le maximum s'observe légèrement au-dessus de la thermocline, aux environs de 15 m de profondeur (fig. 12). Les pluies qui sévissent à cette époque, par l'apport en nitrates d'origine atmosphérique qu'elles représentent et la nébulosité qui les accompagnent, contribuent probablement à limiter l'enfoncement de ce maximum de biomasse. En effet, dans les lacs particulièrement transparents (Baïkal, Tahoe, Crater Lake), ce maximum parvient à une profondeur bien supérieure à celle de la thermocline.

La profondeur  $z_{opt}$  à laquelle la production primaire est optimale  $P_{opt}$ , se situe entre 5 et 8 m à la station de Chúa. Les teneurs en nitrates (fig. 18) et phosphates (fig. 19) constantes dans les 20 premiers mètres d'eau, permettent de penser que la pénétration de la lumière détermine de façon prépondérante la forme du profil de production primaire. Des mesures de production primaire voisines de  $1 \text{ mgC. m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ , à des profondeurs supérieures à 20 m, ne sont pas rares en hiver. Bien que la disponibilité en sels nutritifs soit faible à cette période de l'année (elle est maximale en période stratifiée), elle tend à favoriser la production primaire à des niveaux où l'énergie lumineuse est limitante. Il est difficile de parler d'adaptation des algues aux faibles éclaircissements, dans de telles conditions d'instabilité du milieu, alors qu'aucune structure verticale nette n'a été observée dans la composition du phytoplancton. Tout au plus, cette particularité témoigne des capacités de photosynthèse du phytoplancton aux faibles éclaircissements.

A partir de ces différents éléments, il est possible d'établir une comparaison entre le Petit Lac d'une part, la fosse de Chúa et le Grand Lac d'autre part.

Suivant le déplacement général des eaux, un apport permanent en sels nutritifs dissous existe du Grand Lac vers le Petit Lac (CARMOUZE *et al.*, 1978). Or, dans le Grand Lac, profond, les éléments nutritifs assi-

milés disparaissent en grande partie de la zone euphotique lors de la chute qui suit la mort cellulaire du phytoplancton. Aussi, ce sont des eaux appauvries en sels nutritifs qui parviennent dans le Petit Lac. Néanmoins, la proximité du fond et l'instabilité permanente de la structure thermique de la majorité des eaux du Petit Lac, rendent plus disponible la matière organique minéralisée au niveau du sédiment. Mais les teneurs en sels nutritifs sont en fait la résultante entre les apports et leur consommation par les algues. Aussi, les faibles teneurs du Petit Lac en sels nutritifs pourraient-elles avoir également pour cause une utilisation plus complète.

D'un autre côté, le niveau recevant l'énergie optimale est rarement atteint : la faible profondeur et les eaux transparentes, responsables d'une trop forte  $Z_{eu}$  virtuelle, limitent considérablement la production primaire du Petit Lac par unité de surface. Les efficacités photosynthétiques mesurées à la station de Sukuta, inférieures à 0,06 % (cf. 4.5.) comparées à celles du Grand Lac, comprises entre 0,12 et 0,54 % (RICHESON *et al.*, 1977) en témoignent.

En d'autres termes, le Petit Lac (fosse de Chúa exclue) est favorisé par le cycle de ses éléments nutritifs, dont le retour dans la zone euphotique n'est pas perturbé par la stratification, mais défavorisé par rapport au Grand Lac par sa faible profondeur. La production phytoplanctonique moyenne du Petit Lac, inférieure à  $300 \text{ mgC. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$  confirme son caractère de lac oligotrophe. Mais il faut signaler que la production du plancton limnique étudiée ici, n'est qu'une partie, sans doute relativement faible, de la production végétale aquatique du Petit Lac. En effet, 56 % de la surface du Petit Lac sont occupés par une végétation aquatique constituée de macrophytes aquatiques (totora), d'algues fixées (herbiers à Chara, en particulier) et de périphyton (non évalué). Les characées à elles seules occupent 32 % de la surface en eau du Petit Lac, à des profondeurs s'échelonnant entre 3,0 et 9,5 m. Leur production nette atteint 0,70 à 1,19  $\text{cal. cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  (c'est-à-dire environ 8,4 à 14,4  $\text{gC. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ ) (1) et représente 60 % de la production globale des plantes aquatiques du Petit Lac (COLLOT, 1981).

La fosse de Chúa, quant à elle, par sa profondeur, l'absence de production végétale benthique, son caractère monomictique, bien que située dans le Petit Lac, s'apparente beaucoup plus au Grand Lac. Contrôlée par les apports et la disponibilité en sels nutritifs, sa production primaire reste inférieure à  $1 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ . Les mouvements latéraux des masses d'eau sont assez limités pour ne pas influencer la concentration en éléments nutritifs dans la région

(1) Si l'on utilise les facteurs de conversion suivants : 1 mgC dégradé fournit 9,36 cal, 4 heures d'incubation (entre 10 h et 14 h), la production primaire mesurée représente 35 % de la production primaire journalière.

de Chúa; comme tout le reste du Petit Lac, ses eaux sont de type oligotrophe.

Bien que de type monomictique, la fosse de Chúa présente des fluctuations non saisonnières de stabilité (à l'occasion d'un coup de vent, lors d'un orage) de la partie superficielle de sa colonne d'eau, c'est-à-dire les 20 premiers mètres. En cela, les eaux de la fosse de Chúa présentent des similitudes avec celles des lacs de plus basse altitude. Par contre, son épilimnion s'oppose à celui d'un lac monomictique chaud comme le lac Lanao (9° de latitude Nord) qui, bien que présentant des fluctuations, est stratifié la majeure partie de l'année.

La circulation verticale apporte dans la zone euphotique des eaux riches en sels nutritifs en provenance de l'hypolimnion, et provoque, dès le mois de mars, l'enfoncement de la thermocline jusqu'aux environs de 30 m de profondeur (fig. 2). L'homogénéisation de l'épilimnion de Chúa provoque des changements de teneurs en sels nutritifs aussi bien en surface qu'au fond (fig. 20). LEWIS (1974) utilise le terme d'« atelomixis » pour qualifier ce mélange de deux niveaux de caractéristiques chimiques différentes, individualisés au cours de la stratification.

La biomasse phytoplanctonique moyenne de la fosse de Chúa, 2,6 gC. m<sup>-2</sup> est relativement importante. Elle est due en partie aux volumes cellulaires élevés des espèces de *Peridinium* et de *Mougeotia*

présentes. Toutefois, *Monoraphidium* sp., espèce nanoplanctonique d'une longueur de 17 µm, domine très nettement les biomasses et densités phytoplanctoniques totales de Chúa, durant la majeure partie de l'année (cf. 3.3.1.). Les Chlorophycées et les Dinophycées dominent à Chúa comme dans le reste du Petit Lac. LEWIS (1976) dans son étude sur le lac Mucabaji, situé à 3550 m dans les Andes vénézuéliennes, montre également la dominance de ces deux groupes. Selon cet auteur, les Chlorophycées, ne dominant presque jamais dans les biomasses des lacs tropicaux de basse altitude, pourraient, avec les Dinophycées, remplacer les Diatomées et les Cyanophycées dans les lacs tropicaux de haute montagne. Au contraire, les résultats de RICHÉRON *et al.* (1977) sur le Grand Lac, mettent en évidence la dominance des biomasses par la Cyanophycée *Anabaena sphaerica* et les Chlorophycées *Ulothrix subtilissima* et *Oocystis borgeri*.

Ainsi, par ses différentes caractéristiques : rayonnement incident, facteurs physico-chimiques et biologiques, le Petit Lac est comparable aux lacs d'altitude de type alpin. Sa production primaire moyenne est proche de celle du Vorderer Finstertaler See des Alpes autrichiennes (PECHLANER, 1966, PECHLANER *et al.*, 1972) et des lacs du vallon de Port-Bielh des Pyrénées françaises (CAPBLANCO et LAVILLE, 1969, CAPBLANCO, 1972) présentées dans le tableau VI. Il s'en distingue toutefois par un taux

TABLEAU VII

Productions primaires annuelles du lac Titicaca et d'autres lacs étudiés dans le programme IBP (d'après WESTLAKE, 1980) : (a) productions annuelles estimées à partir de la production journalière moyenne : 555 mg C. m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup> pour Chúa et 129 mg C.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup> pour Sukuta (on notera que l'intégration de Simpson pour la période 1<sup>er</sup> mai 1979-30 mai 1980, à la station de Chúa, donne une production annuelle de 200 gC. m<sup>-2</sup>.In<sup>-1</sup>) ; (b) production annuelle calculée à partir de l'estimation de RICHÉRON *et al.* (1977) : 5300 Kcal. m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> en considérant que la dégradation de 1 gC dégage 9,36 Kcal

Lacs	Années	Latitude	Altitude (m <sup>2</sup> )	Type trophique	Production annuelle (g m <sup>-2</sup> an <sup>-1</sup> )
PETIT LAC TITICACA.....	1979-80	16°00 S	3808		
Fosse de Chúa.....				mesoeutrophe	203 <sup>a</sup>
Sukuta.....				oligotrophe	47 <sup>a</sup>
GRAND LAC TITICACA.....	1973	16°00 S	3808	eutrophe	566 <sup>b</sup>
VORDERER FINSTERTALER SEE (Autriche).....	1968-70	47°12 N	2237	oligotrophe	23-31
PINK (Autriche).....	1969-70	38°02 N	115	oligotrophe	24
CHESTER MORSE (U.S.A.)	1971	47°20 N	473	oligotrophe	47
PORT-BIELH (France).....	1967-68-70	42°50 N	2285	oligotrophe	25
TRUMMEN (Suède).....	1972	56°52 N	161	mesoeutrophe	180
SAMMAMISH (U.S.A.).....	1970-71	47°36 N	12	mesoeutrophe	170-260
LEVEN (Écosse).....	1968-71	56°10 N	107	eutrophe	340-620
PASQUA (Canada).....	1965-67	50°48 N	479	eutrophe	450-460
KATEPWA (Canada).....	1966	50°40 N	478	eutrophe	560

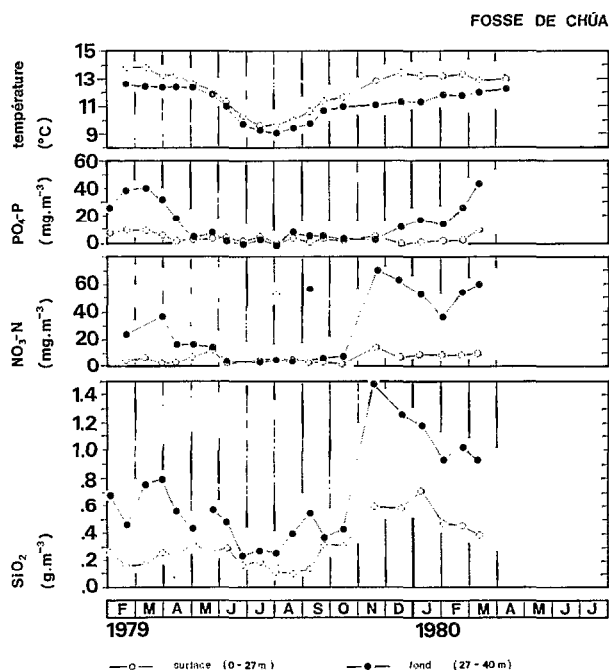


FIG. 20. — Paramètres physiques et chimiques de la fosse de Chua

de renouvellement plus élevé de son phytoplancton (P.B<sup>-1</sup>), son caractère polymictique et l'absence de période de gel.

RODHE (1969) présente un schéma permettant de séparer les lacs en types trophiques en fonction de leur niveau de production annuelle. L'auteur classe parmi les lacs oligotrophes ceux dont la production annuelle est inférieure à 25 gC. m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>. Il suggère toutefois que cette limite, dans le cas de certains milieux, peut être transigée.

Le tableau VII donne l'estimation des productions primaires annuelles de Sukuta, de la fosse de Chua et du Grand Lac (RICHERSON *et al.*, 1977), ainsi que celles d'autres lacs étudiés par le programme IBP (LE CREN et LOWE-McCONNELL, 1980).

Alors que la station de Sukuta, représentative de la majeure partie du Petit Lac, peut encore être considérée comme oligotrophe, la fosse de Chua et le Grand Lac dépassent considérablement la limite supérieure de production annuelle proposée par

RODHE. Dans son schéma, les lacs dont la production annuelle dépasse 75 gC. m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> font partie des lacs eutrophes. Cependant, le lac Sammamish (U.S.A.) dont la production annuelle s'échelonne entre 170 et 260 gC. m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> est classé (WESTLAKE, 1980) comme mésoeutrophe, alors qu'elle dépasse les 25 à 75 gC. m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> proposés par RODHE pour ce type de lac. Avec une production annuelle voisine de 200 gC. m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>, la fosse de Chua, peut de la même façon être classée parmi les lacs mésoeutrophes définis par RODHE.

Pour généraliser, enfin, le lac Titicaca dans son ensemble se caractérise par la coexistence de deux milieux extrêmes : un milieu eutrophe, le Grand Lac, et un milieu oligo à mésotrophe, le Petit Lac. La fosse de Chua constitue, quant à elle, un milieu intermédiaire de type mésoeutrophe.

De l'analyse du tableau VII, il ressort (1) que l'oligotrophie du Petit Lac est comparable à celle des lacs d'altitude de type alpin ou pyrénéen; (2) que l'eutrophie relative du Grand Lac est proche de celle des lacs tempérés de l'hémisphère Nord et situés en moyenne altitude, comme les lacs canadiens, et (3) que la mésoeutrophie de la Fosse de Chua s'apparente à celle des lacs de plus haute latitude.

#### REMERCIEMENTS

G. ARZE, H. SALM et M. GALLICONDE de l'Institut de Investigaciones Químicas de la U.M.S.A. ont réalisé toutes les mesures chimiques de cette étude et participé, à tour de rôle, à l'ensemble des tournées au lac. Je leur suis particulièrement reconnaissant pour leur esprit d'équipe, leur coopération et leur dévouement. Je voudrais également exprimer ma gratitude à R. CATARI, notre « pinassier », dont l'ingéniosité, la connaissance du lac et de ses habitants nous ont permis de mener à bien notre programme. Le climat d'amitié et de bonne humeur qui nous a animés au cours de ces 16 mois de travail en commun nous a permis de surmonter les difficultés. Je tiens à remercier M<sup>me</sup> L. ORIOL, du laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer, qui a réalisé les mesures d'activité des filtres de production primaire.

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.,  
le 14 septembre 1981*

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOULANGÉ (B.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. — Morphologie, hydrographie et climatologie du lac Titicaca et de son bassin versant. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 269-287.
- CABLANCO (J.), 1972. — Phytoplancton et productivité primaire de quelques lacs d'altitude dans les Pyrénées. *Ann. Limnol.*, 8 (3) : 231-321.
- CABLANCO (J.), LAVILLE (H.), 1968. — Étude morphométrique et physico-chimique de neuf lacs du Massif de Néouvielle (Hautes Pyrénées). *Ann. Limnol.*, 4 (3) : 275-324.
- CARMOUZE (J.-P.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. — La régulation hydrique du lac Titicaca et l'hydrologie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 311-328.
- CARMOUZE (J.-P.), ARCE (C.), QUINTANILLA (J.), 1977. — La régulation hydrique des lacs Titicaca et Poopó. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 11 (4) : 269-283.
- CARMOUZE (J.-P.), ARCE (C.), QUINTANILLA (J.), 1978. — Circulación de materia (aguasales disueltas) através del sistema fluvio-lacustre del altiplano : la regulación hídrica é hidroquímica de los Lagos Titicaca y Poopó. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol.*, 10 (1) : 49-68.
- CARMOUZE (J.-P.), LAZZARO (X.), LLANOS (G.), 1980. — Les associations ioniques dans les eaux continentales. Leurs conséquences sur la régulation thermo-dynamique d'un milieu aqueux. Cas des eaux du lac Tchad et du système fluvio-lacustre de l'altiplano bolivien. Programme de calcul. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 13 (1-2) : 3-34.
- CARMOUZE (J.-P.), ARCE (C.), QUINTANILLA (J.), 1981. — Régulation hydrochimique du lac Titicaca et l'hydrochimie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 329-348.
- COLLOT (D.), à paraître. — Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, lac Poopó, lacs des vallées d'Hiéhu Kkota et d'Ovejhujo).
- DEVAUX (J.), 1975-1976. — Dynamique des populations phytoplanctoniques dans deux lacs du Massif Central. *Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse*, 10 suppl. : 185 p.
- DEVAUX (J.), 1980. — Structure des populations phytoplanctoniques dans trois lacs du Massif Central : successions écologiques et diversité. *Acta Oecologica, col. Génér.*, 1 (1) : 11-26.
- FRONTIER (S.), 1969. — Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton (Séminaire, Nouméa, janvier 1969). *Doct. Sci. Centre O.R.S.T.O.M., Nosy-Bé, 7, multigr.*, 33 p.
- FRONTIER (S.), 1977. — Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, 8 : 445-464.
- GILSON (H. C.), 1939, 1940, 1955. — Reports of the Percy Sladen trust Expedition. *Trans. Linn. Soc. Lond.*, 1 (3) : 1-357.
- GOLTERMAN (H. L.), 1969. — *Methods for chemical Analysis of Freshwaters*. IBP Handbook n° 8, Blackwell Scientific Publications Oxford and Edinburgh, 165 p.
- HAGMEIER (E.), 1961. — Plankton-Aquivalente. *Kieler Meresforsch.*, 17 (1) : 32-47.
- HEGEWALD (E.), ALDAVE (A.), HAKULI (T.), 1976. — Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton — I. Review of literature, description of the investigated waters and chemical data. *Arch. Hydrobiol.*, 78 (4) : 495-506.
- HEGEWALD (E.), SCHNEPF (E.), ALDAVE (A.), 1978. — Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton — 4. The algae of laguna Paca with special reference to *Chodatella subsalsa* and *Scenedesmus ellipticus*. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 51, Algological studies, 21 : 384-392.
- HUTCHINSON (G. E.), LÖFFLER (H.), 1956. — The thermal stratification of lakes. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 42 : 84-86.
- LE CREN (E. D.) et LOWE-Mc CONNELL (R. H.), 1980. — *The functioning of freshwater ecosystems*. IBP 22, Cambridge University Press, 588 p.
- LEMOALLE (J.), 1979. — Biomasse et production phytoplanctoniques du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions du milieu. *Thèse Doct. État Sci. Nat., Univ. Paris VI, O.R.S.T.O.M.*, Paris.
- LEWIS Jr. (W. M.), 1974. — Primary production in the plankton community of tropical lake. *Ecol. Monogr.*, 44 : 377-409.
- LEWIS Jr. (W. M.), WEIBEAHN (F. M.), 1976. — Chemistry, energy flow, and community structure in some Venezuelan freshwaters. *Arch. Hydrobiol.*, 50 (2/3) : 145-207.
- LIKENS (G. E.), 1975. — Primary production of inland aquatic ecosystems. *Ecological Studies*, 14 : 185-202.
- LUND (J. W. G.), KIPLING (C.), LE CREN (E. D.), 1958. — The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, 11 (2) : 143-170.
- MAC ARTHUR (K. M.), 1960. — On the relative abundance of species. *Amer. Nat.*, 94 : 25-36.
- MC CREE (K. J.), 1972. — Test of current definitions of photosynthetically active radiation against leaf photosynthesis data. *Agric. Meteorol.*, 10 : 443-453.
- MONHEIM (F.), 1956. — Beiträge zur Klimatologie und Hydrologie des Titicaca-beckens. *Selbstverl. d. Geograph. Inst. d. Univ. Heidelberg*, 192 p.

- MULLIN (M. M.), SLOAN (P. R.), EPPLEY (R. W.), 1966. — Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11 : 307-311.
- NAUWERK (A.), 1963. — Die Beziehungen zwischen zooplankton und phytoplankton im See Erken. *Symb. Bot. Upsaliense*, 17 (5) : 1-163.
- PECHLANER (R.), 1966. — Die Finstertaler See (Kühtal, Österreich). I. Morphometrie, Hydrographie, Limnophysik und Limnochemie. *Arch. Hydrobiol.*, 62 : 165-230.
- PECHLANER (R.), BRETSCHKO (G.), GOLLMANN (P.), PFEIFER (H.), TILZER (M.), WEISSENBACH (H. P.), 1972. — The production processes in two high mountain lakes (Vorderer and Hinterer Finstertaler See, Kühtal, Austria). *Proc. UNESCO. IBP Symposium on Productivity Problems of Freshwaters. Kazimierz. Dolny, Poland. May 6-12 1970* : 237-267.
- POOLE (H. H.), ATKINS (W. R. G.), 1929. — Photo-electric measurements of submarine illumination through the year. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 16 (1) : 297-324.
- REYSSAG (J.), DAO (N. T.), 1977. — Sur quelques pêches de phytoplancton effectuées dans le lac Titicaca (Bolivie-Pérou) en décembre 1976. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 11 (4) : 285-289.
- RICHERSON (P. J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), 1977. — The limnology of lake Titicaca (Peru-Bolivia). A large, high altitude tropical lake. *Inst. Ecol. Publ.*, n° 14, *Univ. of California, Davis*.
- RODHE (W.), 1969. — Crystallization of eutrophication concepts in Northern Europe. In *Eutrophication : causes, consequences, correctives. An International Symposium on Eutrophication, University of Wisconsin Madison, 1967* : 50-64. Washington, DC : National Academy of Sciences.
- SMAYDA (T. J.), 1965. — A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. II. On the relationship between <sup>14</sup>C assimilation and diatom standing crop. *Bull. Inter-amer. Trop. Tuna comm.*, 9 (7) : 465-531.
- TRAVERS (M.), 1971. — Le microplancton du Golfe de Marseille : études quantitatives, structurales et synécologiques. Variations spatio-temporelles. *Thèse Doct. État Univ.*, Aix-Marseille, 595 p.
- UEHLINGER (V.), 1964. — Étude statistique des méthodes de dénombrement planctonique. *Arch. Sci. Univ. Genève*, 17 : 121-223.
- VOLLENWEIDER (R. A.) ed., 1969. — *A Manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environments*. IBP Handbook n° 12, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, 224 p.
- WESTLAKE (D. F.), 1980. — Primary production. In: LE CREN (E. D.) et LOWE-McCONNELL (R. H.) eds. *The functioning of freshwater ecosystems*. IBP 22, Cambridge University Press, 588 p.
- WIDMER (C.), KITTEL (T.), RICHERSON (P. J.), 1975. — A survey of the biological limnology of Lake Titicaca. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 19 : 1501-1510.