

THESE présentée
pour l'obtention
du
DIPLOME de DOCTEUR de 3e CYCLE
à
L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE
- Paris 6 -

spécialité: OCEANOLOGIE BIOLOGIQUE



*Peuplements, biomasses et productions
phytoplanctoniques du Lac Titicaca*

Xavier LAZZARO



soutenu le

devant la Commission composée de :

Messieurs

P. BOUGIS

Président

P. NIVAL

examinateur

J. CAPBLANCO

«

J. P. CARMOUZE

«

J. DEVAUX

«

A. ILLIS



REMERCIEMENTS

Messieurs C. ARZE L., H. SALM, J. QUINTANILLA et M. CALLI-CONDE, chimistes à l'Université de La Paz (*Instituto de Investigaciones Químicas de la Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia*), ont réalisé l'ensemble des mesures chimiques de cette étude. Ils ont participé, à tour de rôle, à l'ensemble des tournées sur le Lac. Je leur suis particulièrement reconnaissant pour l'esprit d'équipe, l'intérêt et le dévouement qu'ils ont manifesté tout au long de ce travail. Je voudrais également exprimer ma gratitude au conducteur de notre *lancha Yatina* (ce qui signifie "bateau de la connaissance" en *Aymara*), R. CATARI, pêcheur à Huatajata, dont l'ingéniosité, la bonne humeur et la connaissance du Lac et de ses riverains nous ont permis de mener à bien notre programme. Les difficultés ont été surmontées grâce au climat d'amitié qui fût le notre tout au long de ces 16 mois de travail en commun.

Je tiens à remercier Madame L. ORIOL, du Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer, à qui l'on doit les mesures, en scintillation liquide, des activités (^{14}C) des filtres de production primaire.

Je remercie également Monsieur J. LEMOALLE qui m'a permis d'orienter les objectifs de ce programme et m'a guidé dans l'analyse des paramètres de la production primaire, ainsi que Monsieur J. PELLETIER qui m'a fait profiter de son expérience de la méthode au ^{14}C , et qui m'ont accueilli à la Station d'Hydrobiologie Lacustre de Thonon-les-Bains avant mon départ pour La Paz. De même, je tiens à exprimer ma reconnaissance à Madame J. REYSSAC qui m'a accueilli dans son laboratoire du Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris et m'a inculqué les rudiments de la détermination des espèces phytoplanctoniques du Lac Titicaca; j'ai beaucoup apprécié sa gentillesse et sa patience.

Je remercie Monsieur P. BOURRELY de m'avoir accueilli dans son laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire

Naturelle à Paris, malgré l'exiguïté des locaux, pour terminer les mesures de biovolumes spécifiques et les derniers comptages; il m'a aidé à vérifier certaines déterminations. Je remercie Monsieur A. ILLIIS pour l'expérience des algues dont il m'a fait profiter et les conseils qu'il m'a prodigué en vue de la rédaction du présent document.

Je remercie plus particulièrement Monsieur J.P. CARMOUZE, mon directeur scientifique, pour m'avoir orienté et conseillé judicieusement depuis la mise en route jusqu'à la phase terminale de ce programme.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à Messieurs J. CAPBLANCQ, J. DEVAUX, A. SOURNIA et P. CAUMETTE pour leurs remarques et suggestions concernant le manuscrit du présent travail.

Je suis reconnaissant à Messieurs P. BOUGIS et P. NIVAL d'avoir accepté la participation à mon jury de Thèse. Je remercie Madame J. CORRE pour l'efficacité de ses démarches administratives en vue de l'établissement de mon dossier, pendant mon affectation en Côte d'Ivoire.

Que soit remerciée ici Madame M. MINAYA, qui m'a témoigné beaucoup de confiance en me prêtant sa machine à écrire IBM personnelle.

Je ferai une mention spéciale pour ma femme Vivian qui, tout au long de ce travail a supporté les contraintes qu'impose la recherche sur la vie familiale, et sans qui ce document n'aurait jamais pris sa forme dactylographiée définitive.

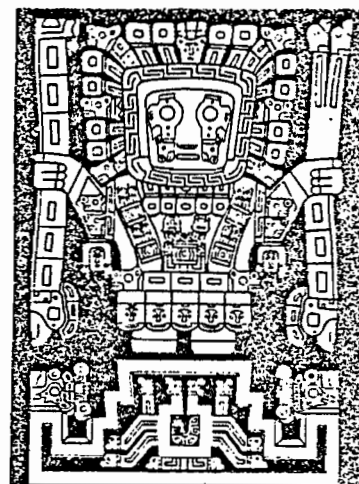


TABLE DES MATIERES

PEUPLEMENTS, BIOMASSES ET PRODUCTIONS PHYTOPLANCTONIQUES DU LAC TITICACA

Remerciements

Table des matières

Liste des symboles utilisés

INTRODUCTION

A. DESCRIPTION DU PETIT LAC	1
A.1. CARACTERISTIQUES GEOGRAPHIQUES	3
A.1.1. SITUATION - LIMITES	3
A.1.2. BATHYMETRIE	4
A.1.3. MORPHOMETRIE	4
a) SUPERFICIE	5
b) LONGUEUR	5
c) LARGEUR	5
d) PROFONDEUR	5
e) VOLUME	6
A.2. CARACTERISTIQUES CLIMATIQUES	6
A.2.1. TEMPERATURES MOYENNES, MAXIMALES ET MINIMALES .	6
A.2.2. PRECIPITATIONS	7
A.2.3. ENSOLEILLEMENT, RAYONNEMENT SOLAIRE	7
A.2.4. VENTS	7
A.3. ELEMENTS D'HYDROLOGIE	8
A.3.1. BILAN HYDRIQUE	8
a) APPORTS FLUVIAUX	9
b) APPORTS METEORITIQUES	9
c) PERTES PAR EVAPORATION	9
d) PERTES PAR INFILTRATION	9

e)	PERTES PAR LE DESAGUADERO	9
f)	AUGMENTATION DU VOLUME DU LAC DE 1964 A 1978	10
A.3.2.	RENOUVELLEMENT DES EAUX, TEMPS DE RESIDENCE ..	10
A.3.3.	VARIATIONS SAISONNIERES DU NIVEAU DU LAC	10
A.3.4.	VARIATIONS INTERANNUELLES DU NIVEAU DU LAC	10
A.4.	CARACTERISTIQUES PHYSICO-CHEMIQUES DES EAUX	11
A.4.1.	ENERGIE LUMINEUSE	11
a)	COEFFICIENT D'ATTENUATION ϵ	11
b)	TRANSPARENCE z_s	12
c)	PROFONDEUR DE LA ZONE EUPHOTIQUE z_{eu}	13
d)	FACTEURS INFLUENCANT LA PENETRATION DE L'ENERGIE LUMINEUSE	14
A.4.2.	TEMPERATURE	15
A.4.3.	SALINITE	16
A.4.4.	ALCALINITE TOTALE, CARBONE DISPONIBLE	16
A.4.5.	pH	17
A.4.6.	CO ₂ DISSOUS	17
A.4.7.	O ₂ DISSOUS	17
A.4.8.	PHOSPHATES	18
A.4.9.	NITRATES	18
A.4.10.	SILICE	19
A.5.	CARACTERISTIQUES DES MACROPHYTES	19
A.6.	CARACTERISTIQUES DU ZOOPLANCTON	20
B.	METHODOLOGIE	21
B.1.	ECHANTILLONNAGE ET PRELEVEMENTS	21
B.2.	BIOMASSES DU PHYTOPLANCTON	21
B.2.1.	DENOMBREMENTS SPECIFIQUES	22
B.2.2.	EFFICACITE, PRECISION DES RESULTATS	24
B.2.3.	BIOVOLUMES SPECIFIQUES	24
B.2.4.	BIOMASSES EN CARBONE	25
B.3.	TENEURS EN CHLOROPHYLLE TOTALE	25
B.4.	PRODUCTION PRIMAIRE	26
B.4.1.	METHODE AU ¹⁴ C	26
B.4.2.	CALCUL DE LA PRODUCTION JOURNALIERE	28
C.	BIOMASSES DU PHYTOPLANCTON, RESULTATS	30
C.1.	BIOMASSES SPECIFIQUES EXPRIMEES EN BIOVOLUMES	30

C.1.1.	STATION DE CHUA	30
C.1.2.	STATION DE SUKUTA	32
C.1.3.	ENSEMBLE DES STATIONS DU PETIT LAC	33
a)	L'AUTOMNE 1979	33
b)	L'HIVER 1979	33
c)	LE PRINTEMPS 1979	33
d)	L'ETE 1980	34
C.2.	BIOMASSES EN CARBONE	35
C.3.	TENEURS EN CHLOROPHYLLE TOTALE	36
C.4.	RELATION ENTRE BIOMASSE DU PHYTOPLANCTON ET CHLOROPHYLLE	36
C.5.	DENSITES PHYTOPLANCTONIQUES	38
D.	PEUPLEMENTS PHYTOPLANCTONIQUES	39
D.1.	DIVERSITE SPECIFIQUE	39
D.1.1.	STATION DE CHUA	39
D.1.2.	STATION DE SUKUTA	40
D.2.	DIAGRAMMES RANGS-FREQUENCES ET SUCCESSIONS ECOLOGIQUES	40
E.	CARACTERISTIQUES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	44
E.1.	SYMBOLES ET DEFINITIONS DES TERMES EMPLOYES	44
E.2.	PARAMETRES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	47
E.2.1.	FORME DES PROFILS VERTICAUX	47
a)	STATION DE CHUA	47
b)	STATION DE SUKUTA	49
E.2.2.	RELATION ENTRE LA PROFONDEUR DE PRODUCTION OPTIMALE (z_{opt}) ET LA TRANSPARENCE (z_s)	49
E.2.3.	RELATION ENTRE LA CONCENTRATION EN CHLOROPHYLLE (B_{chl}) ET LA PRODUCTION OPTIMALE (P_{opt}) ^{chl}	50
E.2.4.	RELATION ENTRE LA PRODUCTION SPECIFIQUE OPTIMALE (φ_{opt}) ET LA CONCENTRATION EN CHLOROPHYLLE TOTALE (B_{chl})	51
E.2.5.	RELATION ENTRE LA PRODUCTION HORAIRE (ξP) ET LA PRODUCTION OPTIMALE (P_{opt}): CALCUL DE z_i	52
E.2.6.	RELATION ENTRE z_i ET $z_0, 5P_{opt}$	53
E.2.7.	TAUX DE PRODUCTION JOURNALIER (φ_j)	55
a)	BIOMASSE EXPRIMEE EN CARBONE	55
b)	BIOMASSE EXPRIMEE EN POIDS FRAIS	56
c)	BIOMASSE EXPRIMEE EN CHLOROPHYLLE	56

E.2.8. EFFICIENCE PHOTOSYNTHETIQUE (E_p)	57
E.2.9. ASSIMILATION DE CARBONE A L'OBSCURITE	58
E.2.10. MODELE DE L'ACTIVITE PHOTOSYNTHETIQUE	61
a) RELATIONS OBSERVEES	61
b) ESSAI DE COMPARAISON AVEC LE MODELE DE TALLING	62
F. CONCLUSIONS GENERALES	64
G. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	74

TABLEAUX	81
FIGURES	98

ANNEXES: SYNOPSIS DES DONNEES (microfiches jointes)

- 1 - Paramètres physico-chimiques, biomasses phytoplanctoniques et productions primaires
- 2 - Variation avec la profondeur (z) de l'intensité lumineuse réfléchie (I_r) et incidente (I_i)
- 3 - Evolution de l'irradiance (I_0) au cours de la journée
- 4 - Composition des biomasses phytoplanctoniques aux différentes stations du Petit Lac
- 5 - Composition spécifique du phytoplancton aux différentes stations du Petit Lac
- 6 - Diversité spécifique (H de Shannon) portant sur les effectifs aux différentes stations du Petit Lac
- 7 - Mesures d'activités (radioactivité du ^{14}C) des flacons clairs et des flacons obscures



LISTE DES SYMBOLES UTILISES

z	profondeur d'un point de la masse d'eau (en m)
T	température (en °C)
I	éclairage énergétique (en $\text{uE.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ou $\text{cal.cm}^{-2}.\text{mn}^{-1}$ dans la bande spectrale 400-700 nm)
ξI	irradiation de la surface du lac pour une heure (en $\text{cal.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$)
$\xi\xi I$	irradiation journalière de la surface du lac (en $\text{cal.cm}^{-2}.\text{j}^{-1}$)
z_s	transparence mesurée au disque de Secchi (en m)
ϵ	coefficient d'atténuation verticale de l'éclairage descendant moyen sur le spectre 400-700 nm (en base ln, unité m^{-1})
I'_O	éclairage descendant subsuperficiel dans le spectre 400-700 nm (en $\text{uE.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ou $\text{cal.cm}^{-2}.\text{mn}^{-1}$)
z_{eu}	profondeur de la zone euphotique (en m)
P	activité photosynthétique du phytoplancton (en $\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$)
B_v	biomasse en poids frais du phytoplancton (en mgPF.m^{-3})
B_c	biomasse en carbone du phytoplancton (en mgC.m^{-3})
B_{chl}	biomasse en chlorophylle du phytoplancton (en mgchl.m^{-3})
P_{opt}	activité optimale photosynthétique sur un profil vertical (en $\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$)
ρ_{opt}	rapport de P_{opt} à B (selon l'unité de B utilisée, en h^{-1} ou en $\text{mgC.mgPF}^{-1}.\text{h}^{-1}$ ou $\text{mgC.mgchl}^{-1}.\text{h}^{-1}$)
ξP	valeur horaire de P par unité de surface du lac (en $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$)
$\xi\xi P$	intégrale journalière de P (en $\text{mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$)
K'	pente à l'origine de la fonction $P=f(I)$
I_K	valeur de I définie par P_{opt}/K'

- z_{opt} profondeur à laquelle se produit P_{opt} (en m)
- z_i profondeur telle que $P_{opt} \cdot z_i = \xi P$; $z_i = k \cdot z_s$ où k dépend du type d'eau
- $f(I)$ fonction de réponse du phytoplancton à la lumière avec $P = f(I)$
- E efficacité photosynthétique c-à-d $100 \xi \xi P / \xi \xi I$ où $lgC = 10$ Kcal (en %)
- \ln logarithme de base e ; $\log =$ logarithme décimal
- I_s éclairement descendant à la profondeur de disparition du disque de Secchi

E R R A T U M

- page 57, chapitre E.2.8., 5eme paragraphe, au lieu de:

L'efficacité photosynthétique moyenne \bar{E}_p mesurée à Chua est assez comparable... 0,29% P (moyenne annuelle pour la couche 0-27,5 m).

Lire :

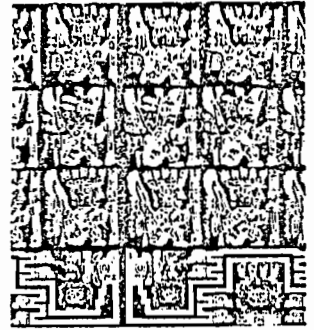
L'efficacité photosynthétique moyenne \bar{E}_p mesurée à Chua correspond au tiers de celle mesurée par RICHERRSON et al., 1977) sur le Grand Lac: 0,58% (moyenne annuelle pour la couche 0-27,5 m, après correction pour la lumière réfléchie et la radiation non photosynthétiquement active.

- page 68, 4ème ligne, au lieu de :

... comparées à celles du Grand Lac, comprises entre 0,12 et 0,54 % (RICHERRSON et al., 1977),....

Lire :

... comparées à celles du Grand Lac, comprises entre 0,24 et 1,08 % (RICHERRSON et al., 1977, après corrections de la lumière réfléchie et de la radiation non photosynthétiquement active), en témoignent.



INTRODUCTION

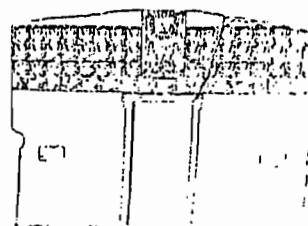
Un certain nombre de travaux ont été réalisés sur l'hydrologie, la physico-chimie, l'algologie, les productions primaire et secondaire ainsi que sur l'ichtyologie du Grand Lac (bassin nord profond du Lac Titicaca ou *Lago Mayor*, cf. Figure 1). On peut citer, en particulier, ceux de GILSON (1939, 1940, 1955), MONHEIM (1956), WIDMER et *al.* (1975), RICHERSON et *al.* (1977), CARMOUZE et *al.* (1977, 1978, 1980, 1981), REYSSAC et DAO (1977).

Le but de la présente étude est de donner les caractéristiques originales du phytoplancton d'un lac tropical de très haute altitude, en l'occurrence le Lac Titicaca, situé par 16° de latitude sud à 3808 mètres d'altitude dans les Andes, sur le plan des peuplements, des biomasses et de la production primaire. Le Lac Titicaca se divise en deux bassins qui communiquent par un détroit: le Grand Lac et le Petit Lac. Seul, ce dernier fait l'objet de la présente étude. Une comparaison entre les résultats obtenus sur le Petit Lac (appelé *Lago Menor* ou encore *Lago Huiñaimarca*) et des travaux antérieurs concernant le Grand Lac, ainsi que d'autres milieux connus (tropicaux, tempérés, d'altitude) est tentée, de même une analyse de son état trophique.

Afin de combler l'absence de données sur le cycle annuel du phytoplancton du Petit Lac, l'évolution des peuplements, des biomasses et des productions primaires est présentée en relation avec les conditions de milieu, au cours de la période février 1979 à mai 1980. Huit stations sont étudiées avec une périodicité de prélèvements de 18 jours. Deux stations, l'une profonde, l'autre de profondeur moyenne pour le Petit Lac, font l'objet de mesures de production primaire par la méthode du ^{14}C .

Ce travail a été réalisé au cours de mon V.S.N.A., dans le cadre de la convention passée entre l'U.M.S.A. (*Universidad Mayor de San Andrés de La Paz, Bolivia*) et la Mission O.R.S.T.O.M. de La Paz. Les principaux résultats ont déjà fait l'objet d'une première publication (LAZZARO, 1981).





A. DESCRIPTION DU PETIT LAC

Les résultats qui sont présentés dans ce chapitre sont empruntés aux travaux de BOULANGE et AQUIZE (1981) pour les caractéristiques géographiques et climatiques, et à ceux de CARMOUZE et AQUIZE (1981) pour l'hydrologie.

A.1. CARACTERISTIQUES GEOGRAPHIQUES

A.1.1. SITUATION - LIMITES

Le Lac Titicaca et son bassin versant sont partagés entre les républiques de Bolivie et du Pérou. Le bassin versant et la cuvette lacustre ont la même orientation N.NW. - S.SE.. Des 57340 km² que couvre le bassin versant, la cuvette lacustre occupe 8559 km². La majeure partie du bassin versant, péruvienne, comprend les affluents principaux du Grand Lac: les rios Llave, Coata, Ramis et Huancane. La partie bolivienne comprend le rio Suchez et la quasi totalité des affluents du Petit Lac: les rios Batallas chicas, Catari et Tiwanaku (Fig. 1).

En effet, la cuvette lacustre du Lac Titicaca se décompose en deux entités: le Grand Lac et le Petit Lac, communiquant par le Détroit de Tiquina, large de 800 m. La cuvette lacustre du Petit Lac, située au sud de celle du Grand Lac, est comprise entre les coordonnées suivantes:

16°10' et 16°35' de latitude sud,
68°25' et 69°10' de longitude est.

Le Petit Lac qui porte le nom de *Huiñaimarea* dans la langue *Aymara*, est constitué de trois parties: (1) la partie nord, face à Huatajata, (2) la partie centrale, séparée de la précédente

par un chapelet d'îles (I. Taquiri, I. Paco, I. calahuta) et limitée au sud par la péninsule de Taraco, (3) la partie sud, ou Baie de Guaqui, en communication avec l'exutoire du bassin: le rio Desaguadero.

A.1.2. BATHYMETRIE

La bathymétrie du Lac Titicaca (Fig. 2) a été tracée par BOULANGE et *al.* (1981) à partir des mesures faites à l'échosondeur et des données fournies par la carte au 1/50000 réalisée conjointement par les Services d'Hydrographie Navale de Bolivie et du Pérou. Les mesures complémentaires de COLLOT (1981), obtenues à l'aide d'un plomb de sonde, ont permis de détailler la bathymétrie du Petit Lac (Fig. 3).

La plus grande partie (56,2% de sa surface) du Petit Lac est constituée de zones de très faible profondeur (inférieure à 5 mètres). Le Petit Lac comporte néanmoins deux zones profondes: la Fosse de Chúa (42 m de profondeur) dans la partie nord, et la Fosse Centrale (20 m de profondeur). Le seuil du Détroit de Tiquina, faisant communiquer le Grand Lac avec le Petit Lac, se trouve à 20 m de profondeur.

L'altitude moyenne du plan d'eau est de 3808 m, comptée à partir du 0 de l'échelle de Puno. L'exutoire du Desaguadero n'est qu'un seuil (5 m de profondeur). Le Petit Lac n'entre en relation avec le cours supérieur du Desaguadero que lorsque sa cote dépasse 3803 m. A la sortie du Petit Lac le courant est faible; il peut même parfois s'inverser (CARMOUZE et AQUIZE, 1981). Le véritable exutoire est plus au sud, à Aguallamaya.

A.1.3. MORPHOMETRIE^a

Les caractéristiques morphométriques majeures du Lac Titicaca dans son ensemble, du Petit Lac et du Grand Lac sont rassemblées dans le Tableau 1.

^a Les paramètres morphométriques sont calculés sur les bases indiquées par HUTCHINSON (1957).

a) SUPERFICIE

Le Petit Lac (1428 km^2) représente 16,6% de la superficie totale^a du Lac Titicaca (8559 km^2 , BOULANGE et AQUIZE, 1981)^b.

Compte tenu de la superficie des îles (50 km^2 dans le Grand Lac et 61 km^2 dans le Petit Lac), la superficie en eau du Petit Lac (1367 km^2) ne représente plus que 16,2% de la superficie totale en eau du Lac Titicaca (8448 km^2).

b) LONGUEUR

Le Petit Lac a 62 km de long, selon une direction NE.-SW., alors que la distance maximale en eau, mesurée entre les deux points les plus éloignés du Lac Titicaca, suivant une ligne N.NW.-S.SE. et passant par le Détroit de Tiquina, est 178 km.

c) LARGEUR

La largeur, distance maximale en eau mesurée entre les deux points les plus éloignés selon la ligne perpendiculaire à celle de la longueur maximum, est 41 km pour le Petit Lac, alors qu'elle atteint 69 km pour le Grand Lac.

d) PROFONDEUR

Les profondeurs maximales (z_m) mesurées au treuil sont 42 m pour le Petit Lac (Fosse de Chúa) et 284 m pour le Grand Lac (près de l'île Soto).

Les profondeurs moyennes (\bar{z}), rapport entre le volume et la superficie, sont respectivement 9 m pour le Petit Lac, 135 m pour le Grand Lac et 105 m pour l'ensemble du Lac.

^a Les superficies sont déterminées par planimétrie.

^b Selon d'autres auteurs: NEVEU-LEMAIRE (1906), 5100 km^2 ; GILSON (1939), 7600 km^2 ; MONHEIM (1956), 8100 km^2 ; GILSON (1964), 7700 km^2 ; CARMOUZE et *al.* (1977), 8375 km^2 .

Les formes des cuvettes du Petit Lac et du Grand Lac, appréciées par le rapport \bar{z}/z_m , sont de type subrectangulaire à elliptique.

e) VOLUME

Le volume en eau du Petit Lac ($12,36 \cdot 10^9 \text{ m}^3$) représente 1,4% du volume total du Lac ($895,86 \cdot 10^9 \text{ m}^3$). Les zones du Petit Lac dont les profondeurs sont inférieures à 10 m représentent 90,2% de son volume total (Tableau 2).

A.2. CARACTERISTIQUES CLIMATIQUES

Les valeurs présentées ne concernent que 10 des stations météorologiques des Services Nationaux de Météorologie et d'Hydrologie de Bolivie et du Pérou (3 boliviennes et 7 péruviennes). Elles ont été obtenues au cours de la période 1964-1978. Par le mode de variation des températures et de distribution des précipitations, le climat du bassin versant du Lac est, selon la classification de THORNWAITE, froid et semi-aride (BOULANGE et AQUIZE, 1981).

A.2.1. TEMPERATURES MOYENNES, MAXIMALES ET MINIMALES

La température moyenne du bassin versant, pour les zones proches du Lac et d'altitude inférieure à 4000 m, est approximativement $7,9^\circ\text{C}$. Les températures maximales les plus élevées sont atteintes en été (18 à 21°C en janvier et février), les températures minimales pendant l'hiver (-5°C aux abords immédiats du Lac, de juin à août).

Alors que l'amplitude moyenne des températures se maintient entre 10 et 12°C aux abords immédiats du Grand Lac, celle du Petit Lac, sous l'influence de courants d'air froid en provenance du sud par le bassin du rio Desaguadero, est comprise entre 13 et 19°C , parfois même 20°C (GILSON, 1964).

Les gelées sont un phénomène pouvant survenir à n'importe quel moment de l'année. MORLON (1978) considère que les zones pro-

ches du Lac ne totalisent que 60 à 180 jours sans gelée par an.

A.2.2. PRECIPITATIONS

Le régime annuel des précipitations se décompose en: une période de fortes précipitations de décembre à mars, une période sèche de mai à août, intercalées entre deux périodes de transition: la première en avril et la seconde de septembre à novembre. Dans la zone du Lac, 72% du volume total des précipitations tombent pendant la période pluvieuse, 22% pendant les périodes de transition et 6% pendant la période sèche. Le mois de plus fortes précipitations est le mois de janvier et celui de plus faibles précipitations, le mois de juin.

La précipitation annuelle moyenne sur le Petit Lac (792 mm) et sur le Grand Lac (945 mm) est supérieure à celle sur l'ensemble du bassin (650 à 700 mm). Sur le Petit Lac, les précipitations sont plus importantes dans le secteur des îles Paco et Taquiri que dans celui de Huatajata. De ce fait, la culture du maïs est possible sur l'île Paco, mais pas à Huatajata. Les pluies proviennent souvent du S.-SW.. Les précipitations de ces dernières années sont nettement supérieures à la moyenne, probablement en liaison avec un léger réchauffement général du climat.

A.2.3. ENSOLEILLEMENT, RAYONNEMENT SOLAIRE

Le Tableau 2 présente l'évolution annuelle de la moyenne mensuelle de la durée de l'ensoleillement journalier à la station de Puno. De mai à octobre, l'ensoleillement journalier dépasse 9 heures. En été, bien que les jours soient plus longs, la durée de l'ensoleillement est moindre, en raison d'une forte nébulosité. Pour l'année 1978, à la station de Puno, il a été calculé une intensité de rayonnement solaire moyenne de $2174 \text{ J.cm}^{-2}.\text{j}^{-1}$ dont la répartition mensuelle est donnée par le Tableau 3.

A.2.4. VENTS

En moyenne journalière, la vitesse du vent sur le Lac Titicaca (station de Puno, pour la période 1964-1978) atteint 3 m.sec^{-1} .

Le régime des vents sur le Lac a été établi d'avril à septembre 1937 par GILSON (1939). Il est essentiellement de type local et caractérisé par des vents rarements forts (sauf en hiver, principalement dans le Grand Lac, où des creux de près d'un mètre peuvent se former en cours de journée) soufflant vers la terre de jour et en sens inverse de nuit - d'origine thermique. Confirmé par MONHEIM (1956), ce phénomène a également été observé au cours de la présente étude: cette alternance est fréquente et particulièrement marquée tout au long de l'année dans la région voisine de Puerto-Perez, dans le Petit Lac.

Par ailleurs, il est intéressant de constater que lorsque le vent souffle avec assez de constance, il se forme, généralement en cours d'après-midi, des bandes d'écume allongées sur la surface de l'eau dans le lit du vent et régulièrement espacées. Ce phénomène est particulièrement fréquent lors du renforcement du régime des vents, en hiver. Il suggère la présence de cellules de LANGMUIR à axes horizontaux et rotations alternées: les bandes d'écume visualisant les régions de convergence entre lesquelles se trouvent les zones de divergence. Il est probable que ce type de circulation joue un rôle dans la dynamique des couches superficielles, où l'on observe notamment un recyclage rapide des sels nutritifs.

A.3. ELEMENTS D'HYDROLOGIE

A.3.1. BILAN HYDRIQUE

Diverses estimations de bilans hydriques ont été tentées sur le Lac Titicaca (MONHEIM, 1956; BAZOBERRY, 1968; KOESSLER, 1970; RICHERSON et *al.*, 1977) fournissant un premier schéma de régulation. CARMOUZE et *al.* (1977) en a réduit les approximations, dues aux fluctuations saisonnières en cours d'étude et aux termes évalués par différence (notamment l'évaporation). Les données sur les régimes hydrologiques des principaux tributaires du Lac Titicaca, de son effluent le Desaguadero, ainsi que sur la pluviométrie de son bassin versant lui ont permis de préciser ce bilan (CARMOUZE et AQUIZE, 1981) Les résultats concernant le Petit Lac sont empruntés à ces deux auteurs, dans ce qui suit. Leur bilan hydrique est constitué des termes suivants:

apports fluviaux + apports météoritiques
 = pertes par évaporation + pertes par infiltration + pertes par
 le Desaguadero \pm variation de volume du Lac.

Les estimations de chacun de ces termes, pour le Petit
 Lac et le Grand Lac sont portées dans le Tableau 4.

a) APPORTS FLUVIAUX

Le Petit Lac ne reçoit que $1,15 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$ d'apports flu-
 viaux, soit seulement 13,8% des apports fluviaux totaux du Lac Ti-
 ticaca ($8,35 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$).

b) APPORTS METEORITIQUES

Les pluies sont plus abondantes sur le Grand Lac que sur
 le Petit Lac. En moyenne, le Petit Lac en reçoit $1,15 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$
 (soit $826 \text{ mm} \cdot \text{an}^{-1}$), alors que le Grand Lac en reçoit $6,70 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$
 (soit $1100 \text{ mm} \cdot \text{an}^{-1}$).

c) PERTES PAR EVAPORATION

Les pertes par évaporation du Petit Lac ($2,25 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$)
 ne représentent en valeur absolue que 18,3% de celles du Grand Lac
 ($12,30 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$). Mais en valeur relative, l'évaporation du Grand
 Lac ($1,73 \text{ m} \cdot \text{an}^{-1}$) n'est que très légèrement supérieure à celle du
 Petit Lac ($1,51 \text{ m} \cdot \text{an}^{-1}$).

d) PERTES PAR INFILTRATION

Les pertes par infiltration du Petit Lac ($0,48 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$)
 ne représentent que 45,7% de celles du Grand Lac ($1,05 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$)
 en valeurs absolues, mais sont relativement plus importantes dans
 le Petit Lac ($0,37 \text{ m} \cdot \text{an}^{-1}$) que dans le Grand Lac ($0,15 \text{ m} \cdot \text{an}^{-1}$).

e) PERTES PAR LE DESAGUADERO

Elles sont en moyenne, sur la période 1954-1978, évaluées
 à $0,22 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$.

f) AUGMENTATION DU VOLUME
DU LAC DE 1964 A 1978

La cote du Lac au cours de cette période est montée de 0,30 m. Ceci correspond à un accroissement de volume de $0,03 \cdot 10^9$ $m^3 \cdot an^{-1}$ pour le Petit Lac et $0,15 \cdot 10^9$ $m^3 \cdot an^{-1}$ pour le Grand Lac.

A.3.2. RENOUELEMENT DES EAUX, TEMPS DE RESIDENCE

L'importance des échanges en eau du Lac, par rapport à son volume, peut-être exprimé par deux paramètres:

- le taux moyen annuel de renouvellement des eaux lacustres

$$\bar{R}_{\text{eau}} = \frac{\text{apports moyens annuels (ou pertes) en eau du milieu}}{\text{volume moyen en eau du milieu}}$$

- le temps de résidence moyen des eaux dans le Lac

$$\bar{T}_{\text{eau}} = \frac{1}{\bar{R}_{\text{eau}}}$$

Le taux moyen annuel de renouvellement des eaux du Petit Lac est de 23,85%, alors qu'il n'est que de 1,57% pour le Grand Lac, soit des temps de résidence de 4,2 ans pour le Petit Lac et 63,5 ans pour le Grand Lac.

A.3.3. VARIATIONS SAISONNIERES DU NIVEAU DU LAC

Le déséquilibre saisonnier des apports et pertes d'eau provoque des fluctuations saisonnières du niveau du plan d'eau, de l'ordre de 0,6 à 0,8 m. Le maximum de crue du Lac a lieu au mois d'avril, le minimum en décembre.

A.3.4. VARIATIONS INTERANNUELLES DU NIVEAU DU LAC

Les fluctuations interannuelles du niveau du plan d'eau ont une amplitude maximale de $\pm 2,5$ m autour du niveau moyen, sur la période 1914-1978. Ces fluctuations entraînent des variations de volume égales à $\pm 27,5\%$ du volume moyen du Petit Lac, et seulement à 2,35% de celui du Grand Lac. De ce fait, le Petit Lac est

un milieu beaucoup plus instable que le Grand Lac face aux fluctuations annuelles des apports fluviaux et météoritiques.

A.4. CARACTERISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES DES EAUX

A.4.1. ENERGIE LUMINEUSE

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

La transparence a été mesurée par la profondeur de disparition d'un disque de Secchi de 30 cm de diamètre divisé en quatre quarts peints alternativement en blanc et en noir.

a) COEFFICIENT D'ATTENUATION \mathcal{E}

La pénétration de l'énergie lumineuse en fonction de la profondeur suit la loi de LAMBERT:

$$I_z = I'_0 \cdot e^{-\mathcal{E} \cdot z}$$

où I_z = l'énergie lumineuse descendante atteignant la profondeur z ,

I'_0 = l'énergie lumineuse descendante atteignant le niveau subsuperficiel,

\mathcal{E} = le coefficient d'atténuation verticale de l'éclairement descendant (variant selon le milieu et la longueur d'onde du rayonnement)

De février à mai 1980, période pendant laquelle les quantummètres étaient disponibles, \mathcal{E} 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). \mathcal{E} est d'autant plus petit que les stations sont profondes, comme le montrent les moyennes calculées sur cette période (Tableau 5). Cet-

te augmentation de la turbidité est souvent liée à des mouvements d'eau soulevant le sédiment aux stations de plus faibles profondeurs.

b) TRANSPARENCE z_s

Les profondeurs extrêmes de disparition du disque de Secchi, pour l'ensemble des stations et sur toute l'année, sont 1,5 m (station 2 le 11 juin 1979) et 7 m (station de Chúa, les 22-28 août et 9 septembre 1979). L'amplitude de variation de la profondeur z_s en chaque station est réduite. Les valeurs les plus faibles de z_s correspondent à la période été-automne, les plus fortes à l'hiver (Tableau 6).

Selon POOLE et ATKINS (1929), l'intensité lumineuse à la limite de visibilité du disque de Secchi (I_s) représente environ 15% de l'énergie lumineuse subsuperficielle. On en tire la valeur du rapport $\mathcal{E}_\lambda \cdot z_s = (\ln 1 - \ln 0,15) = 2,2$

Cependant, ce produit n'est pas constant, mais varie dans un milieu donné en fonction des conditions locales ainsi que de l'observateur. En eau douce, VOLLENWEIDER (1969) considère que le produit $\mathcal{E}_\lambda \cdot z_s$ peut varier entre 1,4 et 3,0 et même s'écarter de ces limites. Les calculs de $\mathcal{E}_{\text{Ph.A.R.}} \cdot z_s$ (bande 400-700 nm) à la station de Chúa, pour la période février-mai 1980, conduisent à des valeurs relativement constantes, comprises entre 0,88 (le 12 mars) et 1,28 (le 7 février): la moyenne est 1,12 ($n=10$, et $s=0,13$). Ceux effectués à partir des mesures de RICHERSON et al. (1977) sur le Grand Lac (sensibilité du photomètre dans le vert), pour la période février-décembre 1973, varient de 0,30 (le 16 novembre) à 0,84 (le 4 septembre) et ont pour moyenne 0,54 ($n=19$, $s=0,16$). Ce premier résultat permet déjà de déceler une turbidité légèrement plus élevée pour les eaux du Petit Lac, comparativement à celle des eaux du Grand Lac. Dans la même gamme de coefficients d'atténuation, le produit $\mathcal{E} \cdot z_s$ calculé par DEVAUX (1975-1976), sur le Lac Pavin (1197 m) dans Le Massif Central français, varie de 1,15 à 3,97 (avec $\mathcal{E} = 0,256 \text{ m}^{-1}$ dans la bande spectrale 380-700 nm); celui calculé par CAPBLANCQ (1972), sur le Lac de Port-

Bielh (2285 m) dans les Pyrénées, varie de 1,05 à 1,93 (avec $\bar{K}_{530} = 0,11 \text{ m}^{-1}$).

Par ailleurs, l'énergie disponible à la profondeur de disparition du disque de Secchi est, en moyenne très élevée. Le rapport I_s/I'_0 varie de 23 à 27% à Chúa, de 16 à 30% à la station 1, de 10 à 20% à la station 2, de 20 à 28% à la station 3, de 13 à 30% à la station 4, de 23 à 29% à la station 5, de 17 à 24% à la station 6 et de 20 à 27 à la station 7, sur la période février-mars 1980 (n=3).

c) PROFONDEUR DE LA ZONE EUPHOTIQUE z_{eu}

La profondeur à laquelle la production d'oxygène par photosynthèse équilibre la perte par respiration (profondeur de compensation) coïncide avec le niveau z_{eu} où il ne parvient que 1% de l'énergie lumineuse subsuperficielle I'_0 . Par convention, la profondeur z_{eu} est la limite inférieure de la zone euphotique. Nous verrons plus loin, que cette convention est le plus souvent inexacte dans le cas d'un lac d'altitude où:

$$z_{eu} \gg z_{1\% I'_0}$$

Le détail du calcul de la profondeur z_{eu} en fonction de ϵ est le suivant:

$$0,001 \cdot I'_0 = I'_0 \cdot e^{-\epsilon \cdot z_{eu}}$$

$$\text{d'où} \quad \ln 0,01 = -\epsilon \cdot z_{eu}$$

$$\text{et} \quad z_{eu} = -\frac{\ln 0,01}{\epsilon} = \frac{4,61}{\epsilon}$$

(avec \ln = logarithme népérien)

Seules, les stations de Chúa, de Desaguadero et de Yanapata (Fig. 3), en raison de leurs profondeurs, permettent le calcul de z_{eu} ; aux autres stations z_{eu} est limitée par le fond. Pour la période février-mai 1980, où des mesures de pénétration de la lumière ont été effectuées, z_{eu} varie de 15,6 à 21,0 m à Chúa ($\bar{z}_{eu} = 17,7 \text{ m}$, n=10), de 10,0 à 11,5 m à Desaguadero ($\bar{z}_{eu} = 11,8 \text{ m}$, n=3) et de 17,1 à 19,0 m à Yanapata ($\bar{z}_{eu} = 18,2 \text{ m}$, n=3).

Il est également possible d'estimer z_{eu} à partir de z_s . En effet, pour la même période que précédemment, on obtient les relations moyennes suivantes:

$$\begin{aligned} z_{eu}/z_s &= 4,34 \text{ pour Chúa,} \\ &= 3,52 \text{ pour Desaguadero,} \\ &= 6,64 \text{ pour Yanapata.} \end{aligned}$$

Les mesures de ξ_{vert} et de z_s obtenues par RICHERSON et al. (1977) sur le Grand Lac permettent de calculer une valeur moyenne encore plus élevée pour l'année 1973:

$$\begin{aligned} z_{eu}/z_s &= 9,21 \text{ pour le Grand Lac} \\ &\text{avec une variabilité élevée (s=2,69, n=19).} \end{aligned}$$

d) FACTEURS INFLUENCANT LA PENETRATION DE L'ENERGIE LUMINEUSE

L'étude de la répartition verticale de l'énergie lumineuse sur l'ensemble des stations du Petit Lac, au cours de la période février-mai 1980, met en évidence une relation logarithmique inverse parfaite entre l'énergie lumineuse descendante et la profondeur. Tous les coefficients de corrélation sont hautement significatifs ($p=0,001$) et compris entre 0,95 et 1,00 ($\bar{r}=0,99$, $n=31$).

De plus, malgré le nombre réduit de couples de valeurs ($n=22$), il existe une corrélation linéaire inverse hautement significative ($p=0,001$) entre la teneur moyenne en chlorophylle totale (chl_T), dans la couche d'eau limitée par la profondeur z_s , et la transparence z_s à Chúa:

$$z_s \text{ (m)} = -0,98 \cdot chl_T \text{ (mg.m}^{-3}\text{)} + 6,84$$

Pour les autres stations dont les profondeurs sont plus faibles, les corrélations sont non significatives^a.

^aLa relation entre z_s et chl_a a été étudiée par quelques auteurs (VOLLENWEIDER, 1960; Lac Léman et lacs voisins: PELLETIER, 1978; Lac Vombsjon en Suède: GELIN, 1975; Lac Norrviken en Suède: AHLGREN, 1973) qui donnent tous une relation du type:

$$z_s = 1 / a \cdot chl_a^b$$

avec z_s en mètres et chl_a en $mg.m^{-3}$.

a est généralement compris entre 0,04 et 0,09 (sauf pour GELIN (1975) où $a=0,6$) et b entre 0,5 et 0,6 (sauf pour GELIN (1975) où $b=1,09$).

Il est à noter que l'on peut obtenir une relation du même type en considérant la chlorophylle totale (chl_T):

à Chua:
$$z_s = 1 / 6,47 \cdot chl_T^{-0,30}$$

relation significative à $p=0,001$

($r=0,57$ $n=22$)

et pour l'ensemble des stations du Petit Lac:

$$z_s = 1 / 3,70 \cdot chl_T^{-0,09}$$

relation significative à $p=0,001$

($r=0,32$ $n=132$)

Bien que réduite, la précision de mesure de z_s ($\pm 0,1$ m) permet de rendre ces corrélations significatives.

Ce résultat tendrait à prouver qu'à Chua l'absorption de l'énergie lumineuse en fonction de la profondeur dépend étroitement de la quantité de phytoplancton contenu dans la colonne d'eau, et que l'influence des particules en suspension est réduite. Dans les autres stations, en raison notamment de la proximité du fond, le matériel particulaire joue un rôle important dans cette absorption.

A.4.2. TEMPERATURE

La température a été mesurée par immersion d'un électro-thermomètre à thermistance ZÜLLIG (précision $\pm 0,05^\circ C$). L'amplitude thermique des eaux du Petit Lac est faible: une période froide de mai à octobre (températures inférieures à $8^\circ C$ en juillet) alterne avec une période plus chaude (températures voisines de $14^\circ C$ de décembre à février). La stabilité thermique est faible toute l'année sur la majeure partie du Petit Lac. En effet, on note toute l'année une différence entre les températures des profondeurs 5 et 40 m (1 à $3^\circ C$), qu'il ne faudrait pas sousesti-

mer. Seule la profondeur de la Fosse de Chúa (40 m) permet le développement et le maintient 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 conjointe du refroidissement et du brassage provoqué par les vents. L'homothermie est obtenue en mai, lors du renforcement du régime des vents (Fig. 4). La Fosse de Chúa, par son caractère monomictique, se distingue du reste du Petit Lac, polymictique.

A.4.3. SALINITE

Les eaux du Petit Lac sont moyennement minéralisées et contiennent $1,2 \text{ g.l}^{-1}$ 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^a est importante dans le Petit Lac et varie entre 1,5-1,6% (Na et Cl) et 6,5-7,1% ($\text{HCO}_3^-/\text{CO}_3^{--}$ et Ca) c'est-à-dire 8 à 14 fois plus élevé que dans le Grand Lac (CARMOUZE et al., 1981). Par ailleurs, la composition chimique moyenne des eaux du Petit Lac est assez voisine de celle du Grand Lac (Tableau 7).

A.4.4. ALCALINITE TOTALE, CARBONE DISPONIBLE

L'alcalinité ($\text{HCO}_3^- + 2 \text{ CO}_3^{--}$) a été mesurée par méthode potentiométrique: elle est à la fois l'alcalinité totale et celle des carbonates. L'alcalinité et le carbone disponible ($C_{\text{disp}} = 12 \times \text{alcalinité totale}$) calculés à partir des mesures de CO_2 total, peuvent être considérés comme stables tout au long de l'année dans le Petit Lac, avec respectivement 1,5 à 2,1 meq.l⁻¹ de HCO_3^- et 18 à 27 gC.m⁻³.

^aStock en sels dissous = produit du volume en eau du milieu considéré par les différentes concentrations salines de ce milieu; taux de renouvellement = quotient entre les quantités de sels dissous annuellement apportées (ou éliminées) et les stocks correspondants.

A.4.5. pH

Les valeurs de pH varient peu au cours de l'année; elles restent comprises entre 8,55 et 8,65 pour l'ensemble des stations du Petit Lac. Cependant, de février à avril à Chúa, au-delà de 25 m de profondeur le pH tend à diminuer : il atteint un minimum de 7,78 le 4 février 1979 près du fond (Fig. 11).

A.4.6. CO₂ 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 (CARMOUZE et al., 1980).

Le CO₂ 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 CO₂.m⁻³ dans les trente premiers mètres de profondeur à la station de Chúa. En février-mars, période stratifiée, des valeurs de 3 g CO₂.m⁻³ au fond n'y sont pas rares (Fig. 5).

A.4.7. O₂ 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 O₂ est relativement faible (108 mm Hg), du fait de la température relativement basse de ses eaux (10 à 15°C) la concentration moyenne en O₂ dissous à saturation est 6,9 mg O₂.l⁻¹. On remarque 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 O₂ 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 estival, l'hypolimnion, privé d'échange avec l'épilimnion oxygéné, ne contient plus que 1 à 2 mg $O_2 \cdot m^{-3}$ (Fig. 6).

A.4.8. PHOSPHATES

Les teneurs en phosphates (PO_4-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^{-3} . Les teneurs les plus élevées s'observent en été, pendant la saison des pluies (Fig. 7).

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^{-3} . 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.

A.4.9. NITRATES

Les teneurs en nitrates (NO_3-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^{-3} . Les teneurs les plus élevées s'observent dès novembre dans les couches superficielles, c'est-à-dire au début de la saison des pluies. Cet enrichissement en nitrates aurait donc une origine atmosphérique (Fig. 8).

Les valeurs de NO_3-N sont extrêmement faibles par rapport à celles généralement rencontrées. Ces très faibles teneurs et un rapport $NO_3-N/PO_4-P \ll 10$ indiquent un rôle limitant probable de l'azote.

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

L'homogénéisation en mai fait disparaître ce gradient (Fig. 9).

A.4.10. SILICE

Les teneurs en silice dissoute ont été obtenues par méthode colorimétrique (GOLTERMAN, 1969). Elles varient peu dans les cinq premiers mètres de profondeur: de $0,2 - 0,4 \text{ g.m}^{-3}$ à $1,6 - 1,8 \text{ g.m}^{-3}$. Les maximums sont atteints lors du brassage hivernal, aux stations profondes. Le faible développement des Diatomées et les teneurs réduites en silice dissoute ne permettent pas de déceler d'interaction nette. Aux stations où la profondeur est inférieure à 5 mètres, les teneurs restent faibles tout au long de l'année.

En période stratifiée, au niveau du fond de la Fosse de Chúa, la teneur en silice dissoute dépasse $1,0 \text{ g.m}^{-3}$: conséquence de la dissolution des tests de Diatomées et du piégeage des éléments dissous dans les couches profondes, en l'absence de mouvements verticaux (Fig. 10). Cette stratification se traduit par l'anoxie au niveau du fond et la destruction de la barrière oxydée du sédiment superficiel.

A.5. CARACTERISTIQUES DES MACROPHYTES

Le Petit Lac se distingue du Grand Lac par sa faible profondeur qui permet le développement important de macrophytes. Les résultats qui suivent sont empruntés aux travaux de COLLOT (1981). Les principales plantes aquatiques qui comprennent *Chara*, *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Zannichellia* et *Totora*, couvrent une surface en eau égale à 56% de celle du Petit Lac (Fig. 12).

L'auteur estime que la production nette des Characées (qui 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) représente 60% de la production nette globale des plantes aquatiques du Petit Lac, c'est-à-dire évaluée à $24,17 \pm 2,83 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$. Nous verrons plus loin qu'elle constitue une part importante de la production végétale totale du Petit Lac. Une évaluation des biomasses et des productions nettes des plantes aquatiques principales est donnée dans les Tableaux 8 et 9.

A.6. CARACTERISTIQUES DU ZOOPLANCTON

Faute d'une étude conjointe du zooplancton du Petit Lac, les résultats de RICHERSON et *al.* (1977) sur le Grand Lac en 1973, seront utilisés comme références ici. Les auteurs ont effectué des traits verticaux de 100 m avec un filet à plancton de 300 μm de vide de maille et 25 cm de diamètre à l'ouverture. Ils échantillonnent 8 espèces zooplanctoniques (les abondances moyennes, de mars à décembre, sont exprimées, entre parenthèses, en nombre d'individus par mètre carré). Il s'agit de 3 copépodes: *Bœckella titicacae* (232000), *Bœckella occidentalis* (4000), *Microcyclops leptotus* (19800); de 3 cladocères: *Bosmina cf. hagmanni* (2900), *Daphnia pulex* (100), *Ceriodaphnia quadrangula* (200); de 2 rotifères: *Asplanchna* sp. (300) et *Keratella quadrata* (-).

Il est important de noter qu'un tel filet n'échantillonne que partiellement le zooplancton. Les rotifères en particulier ne sont pas échantillonnés. Dans les lacs tempérés, la co-dominance copépodes-cladocères en opposition avec les périodes de développement des rotifères est la règle.

Le zooplancton ainsi échantillonné est nettement dominé par le Cycloptide *Bœckella titicacae*. La dominance des Cycloptides semble caractéristique des lacs d'Afrique centrale, bien que LEWIS (1974) la mentionne pour le Lac Lanao aux Philippines. Par ailleurs, la richesse en espèces est comparable à celle des lacs tempérés, mais le Titicaca s'oppose à eux par le fait que la co-dominance des cladocères y est fréquente. La Figure 13 montre les variations annuelles des biomasses spécifiques. L'abondance de *Bœckella titicacae* (espèce dominante) et de *Microcyclops leptotus* (espèce subdominante) présente des variations saisonnières notables. Le maximum de biomasse de juin se produit immédiatement après ceux de production et de biomasse phytoplanctoniques de mai. Il correspond à une augmentation du nombre des adultes et à une production d'œufs (Fig. 14). Selon ces mêmes auteurs, la biomasse annuelle moyenne du zooplancton serait $9,96 \text{ g PF.m}^{-2}$ et la production secondaire (dont le calcul est basé sur le rapport annuel entre les biomasses de zooplancton et de phytoplancton) $130 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$. La production primaire moyenne estimée pour le Grand Lac étant $1,45 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$, l'estimation de l'efficacité trophique du zooplancton est 9%.



B. METHODOLOGIE

B.1. ECHANTILLONNAGE ET PRELEVEMENTS

La présente étude porte sur une série de prélèvements effectués de février 1979 à mai 1980. Huit stations du Petit Lac (Fig. 3) ont été suivies avec une périodicité de 18 jours. Celle-ci, réglée sur celle du passage des satellites LANDSAT II puis III, devait constituer, à long terme, l'étape de base de l'utilisation de la télédétection pour évaluer la production du phytoplancton sur l'ensemble du Lac. Les faibles teneurs en chlorophylle des eaux de surface et leurs amplitudes de variation réduites n'ont pas permis de faire aboutir ce projet. Après examen des données de "terrain" obtenues en 1979, ce projet a été abandonné par J. LEMOALLE, mais la périodicité a été conservée.

Le Tableau 10 synthétise l'ensemble des mesures effectuées à chaque station et aux différentes profondeurs.

B.2. BIOMASSES DU PHYTOPLANCTON

Des prélèvements de phytoplancton destinés aux mesures de biomasses (spécifiques, en carbone, en chlorophylle totale) et de composition du peuplement (diversité, successions écologiques) ont été réalisés aux différentes profondeurs étudiées des 8 stations à l'aide de bouteilles hydrologiques de 1,7 l de contenance. Alors que les teneurs en chlorophylle couvrent toute la période d'étude, les dénombrements cellulaires n'ont été effectués que sur la période février 1979-janvier 1980, à différentes profondeurs à Chúa (0,5, 1, 3, 5, 8, 12, 18 et 27 m) et à Sukuta (0,5, 1, 3 et 5 m) et à une seule profondeur seulement dans la zone des cinq premiers mètres aux autres stations.

B.2.1. DENOMBREMENTS SPECIFIQUES

Des échantillons de 250 ml, provenant des prélèvements à la bouteille hydrologique, additionnés de quelques gouttes d'une solution de lugol, sont utilisés pour le remplissage de chambres combinées à sédimenter de 50 ml. Après sédimentation selon la méthode UTERMÖHL (1958), pendant au moins 24 heures, les comptages sont réalisés en contraste de phase avec un microscope inversé LEITZ-DIAVERT au grossissement x 320.

Le dénombrement cellulaire de chaque chambre est de type partiel: il a lieu sur une suite de champs optiques, répartis de manière aléatoire sur le fond de la cuve de sédimentation. La répartition de ces champs, ainsi que la détermination préliminaire du nombre minimal de ceux-ci à dénombrer (en fonction de la dispersion du phytoplancton dans l'échantillon sédimenté) suivent la méthodologie décrite par UHELINGER (1964). Le système de champs répartis au hasard utilisé ici est le système A de cet auteur (Tableau 11). Les abscisses et ordonnées de ces champs sont repérés par les micromètres permettant le déplacement de la platine porte-lame du microscope (Fig. 15).

La rapidité avec laquelle la moyenne du dénombrement partiel s'approche de la vraie moyenne de l'échantillon peut-être une mesure de la qualité de l'échantillonnage. Cependant, le dénombrement total du fond de la cuve, permettant le calcul de cette vraie moyenne, n'a pas été réalisé, car trop fastidieux au grossissement maximum disponible (x320). Aucune dilution n'a été faite afin de réduire d'autant les erreurs d'échantillonnage. La moyenne correspondant au dénombrement de 80 champs (la surface observée correspond à 40% de celle du fond de la cuve: Tableau 12) est supposée une bonne estimation de la vraie moyenne, et est utilisée comme telle dans la suite du raisonnement.

Par l'analyse séquentielle du dénombrement partiel, on obtient une image du rapprochement de la moyenne partielle vers la moyenne du dénombrement de 80 champs (faute de moyenne réelle). Elle permet de fixer le moment du dénombrement (c'est-à-dire, le nombre optimal de champs à dénombrer) à partir duquel le gaspillage de travail et de temps l'emporte sur la précision du résultat.

Les courbes des Figures 16 (A à H) correspondent chacune au dénombrement d'une espèce différente présente dans la même chambre. Elles sont obtenues par le calcul de la moyenne après 1, 2, 3, ..., 80 champs dénombrés successivement.

La Figure 17 représente les sédimentations dans une chambre combinée correspondant à 3 densités algales différentes (21.10^9 , 29.10^9 et 84.10^9 cellules.m⁻³). Ces représentations utilisent la cotation d'abondance de FRONTIER (1974):

cotes	effectifs comptés
0	0
1	1 à 3
2	4 à 17
3	18 à 80
4	81 à 350

Il s'agit d'une progression géométrique de raison 4,3. En l'absence de densité plus élevée à la périphérie ou au centre, on peut accepter l'hypothèse d'une répartition au hasard des organismes sur le fond de la cuve.

L'échantillonnage par champs aléatoires mène rapidement à un résultat correct. En effet, toutes les courbes (Fig. 16) se trouvent à l'intérieur de l'intervalle $\bar{x} \pm 0,5.s$ après environ 30 champs dénombrés.

Ainsi, le nombre de champs dénombrés par échantillon a été fixé arbitrairement à 33 pour Chúa: ils correspondent à 1,03 ml examiné à l'intérieur des 50 ml sédimentés. Selon ce procédé, le dénombrement de chaque chambre prend, en moyenne, 3 heures. Pour permettre l'examen d'un plus grand nombre d'échantillons, ce temps a été réduit à 1 heure, par dénombrement de seulement 10 champs (c'est-à-dire 0,31 ml) pour les autres stations, et ceci en gardant une précision acceptable. Les résultats interstations restent toutefois comparatifs.

B.2.2. EFFICACITE, PRECISION DES RESULTATS

L'efficacité du dénombrement dépend des valeurs de précision et d'économie (travail, temps) choisis. Par sa détermination, on peut trouver, pour une espèce donnée, le nombre optimal d'aires à dénombrer. Le dénombrement de plusieurs espèces différentes dans le même échantillon pose le problème de la limitation du nombre d'individus à dénombrer dans chaque espèce. Le nombre minimum d'individus à dénombrer est choisi en fonction de la précision désirée. JAVORNICKY (1958) définit la formule:

$$z = 4 / k^2$$

où z = le nombre d'organismes à dénombrer, et
 k = la limite de précision choisie, exprimée en fractions.

Le raisonnement peut-être utilisé en sens inverse: connaissant le nombre d'individus dénombrés, en déduire la précision obtenue. Ainsi, sur l'ensemble des échantillons examinés au cours de la présente étude:

- à Chúa, le nombre total d'individus dénombrés sur 33 champs, varie de 1000 à 8500, soit une précision: $0,02 \leq k \leq 0,06$
- aux autres stations, le nombre total d'individus dénombrés sur 10 champs, varie de 300 à 2500, soit une précision: $0,04 \leq k \leq 0,12$.

B.2.3. BIOVOLUMES SPECIFIQUES

Les biovolumes phytoplanctoniques sont obtenus en assimilant la forme de chaque espèce à une ou plusieurs formes géométriques simples (LOHMANN, 1908). 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, exceptés 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:

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

Le facteur 1 à 2 μ est destiné à l'estimation du cytoplasme pariétal. Le choix entre les deux limites dépend de la valeur du rapport surface/volume (Tableau 13).

La réduction du volume total de HAGMEIER (1961) est adoptée pour les Péridiniens:

$$V_p = \text{volume total} \times 0,75$$

B.2.4. BIOMASSES EN CARBONE

Les biomasses spécifiques en carbone sont calculées à partir de l'équation de régression de MULLIN, SLOAN et EPPLEY (1966):

$$C = 10^{(0,76 \cdot \log V - 0,29)}$$

où C est la biomasse cellulaire en carbone (en picogrammes de carbone, avec 1 pg = 10^{-12} g)

et V le volume plasmique (en microncubes)

(log = logarithme en base 10)

Les biovolumes plasmiqes et les biomasses en carbone par cellule, relatifs au 30 taxons étudiés, sont regroupés dans le Tableau 14.

B.3. TENEURS EN CHLOROPHYLLE TOTALE

Les teneurs en chlorophylles (chlorophylle totale) ont été obtenues par méthode colorimétrique (LORENZEN, 1967, in: GOLTHERMAN, 1969) aux longueurs d'onde 663 nm (pic caractéristique des chlorophylles et de son produit de dégradation: la phéophytine) et 750 nm (pour éliminer l'influence de la turbidité de l'échantillon).

Soient les densités optiques suivantes:

- (1) avant acidification: U_{E663} et U_{E750}
- (2) après acidification: A_{E663} et A_{E750}
- (3) corrigées avant acidification: $U_{E663}^{1 \text{ cm}} = (U_{E663} - U_{E750})/l(\text{cm})$
- (4) corrigées après acidification: $A_{E663}^{1 \text{ cm}} = (A_{E663} - A_{E750})/l(\text{cm})$

L'acidification de l'extrait acétonique provoque la transformation des chlorophylles en phéophytine. La teneur en chlorophylle est donnée par la formule suivante:

$$\text{chl}_T = 2,43 \times (U_{E663}^{1 \text{ cm}} - A_{E663}^{1 \text{ cm}}) \times \frac{1000}{K_{\text{chl}}} \times \frac{\text{vol. extrait (ml)}}{\text{vol. filtré (ml)}}$$

$$= \text{en } \mu\text{g.l}^{-1}$$

avec K_{chl} le coefficient d'extinction de la chlorophylle ($K_{\text{chl}} = 89$).

et l = la largeur de la cuve en cm.

B.4. PRODUCTION PRIMAIRE

B.4.1. METHODE AU ^{14}C

Des mesures de production primaire ont été effectuées de février 1979 à mai 1980 aux stations de Chúa (à 0,5, 1, 3, 5, 8, 12, 18 et 27 m) et de Sukuta (à 0,5, 1, 3, et 5 m). Des incubations *in-situ* (échantillons prélevés à la profondeur d'incubation), en présence d'une solution de $\text{Na}^{14}\text{CO}_3$ radioactive (4 μCi par échantillon), ont été réalisées pendant trois heures (de 10h30' à 13h30'). A chaque profondeur ont été immergés 3 flacons en verre de 250 ml à bouchon rodé: deux clairs et un obscur (enveloppé de deux couches de papier d'aluminium) disposés horizontalement et symétriquement par rapport à l'axe que constitue le cordage de suspension du système (Fig. 18).

Les échantillons après incubation, étaient conservés à la obscurité et filtrés sur membranes de 0,47 μm de porosité. Dans un dessiccateur, ces membranes étaient ensuite exposées à des vapeurs d'acide chlorhydrique fumant pendant 15 minutes. Ces vapeurs détruisent les carbonates radioactifs qui auraient pu se

déposer sur le filtre, mais n'ont aucune action sur le ^{14}C incorporé par la matière organique. Ce traitement a donc pour but d'éliminer toute trace de radioactivité d'origine minérale. Insérées chacune entre deux supports en polystyrène n'entrant pas en contact avec leur surface active, elles étaient enveloppées en poche plastique. Toutes ces opérations étaient effectuées à bord du bateau, dans les heures qui suivaient la récupération des flacons après incubation. Les membranes, ainsi protégées, étaient envoyées au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-mer, pour mesures d'activité en scintillation liquide. Il est à noter également, qu'avant chaque tournée, les flacons d'incubation étaient débarrassés de toute activité résiduelle d'origine minérale par rinçages successifs: un à l'eau distillée, suivis d'un à l'acide chlorhydrique dilué, et de deux à l'eau distillée.

La production primaire correspondant à l'activité des filtres-membranes a été calculée au moyen de la formule préconisée par l'Agence Internationale pour la Détermination du ^{14}C :^a

$$C_{\text{assimilé}} = \frac{P_{\text{éch.}}}{P_{\text{sol.}}} \times C_{\text{disp}} \times k_i \times k_w$$

- où $C_{\text{assimilé}}$ = production du phytoplancton, en mg C.m^{-3} ,
 $P_{\text{éch.}}$ = différence entre la moyenne des activités des filtres correspondants aux deux bouteilles claires et celle du filtre correspondant à la bouteille obscure de la même profondeur, en dpm.ml^{-1} ,
 $P_{\text{sol.}}$ = activité moyenne de la solution injectée, en dpm.ml^{-1} : ici, $P_{\text{sol.}} = 9008974 \text{ dpm.ml}^{-1}$,
 C_{disp} = quantité de carbone disponible dans l'eau, en mg C.l^{-1} ,
 k_i = facteur de correction ($k_i = 1,06$) qui tient compte du fait que le ^{14}C est assimilé, par le processus de photosynthèse, 6%

^a The International Agency for ^{14}C Determination,
 2920 - Charlottenlund - DANEMARK.

moins vite que le ^{12}C ,

k_w = facteur de conversion ($k_w=10^3$) qui permet d'obtenir la production en mg C.m^{-3} .

B.4.2. CALCUL DE LA PRODUCTION JOURNALIERE

La production globale d'une colonne d'eau correspondant à un mètre carré de surface du Lac est la somme intégrale des productions mesurées à chaque profondeur. Elle est obtenue par le calcul de l'aire comprise entre le profil vertical de production et les axes de coordonnées^a. La précision de ce calcul s'accroît avec le nombre de profondeurs prospectées.

Les valeurs de production ainsi calculées correspondent à la période d'exposition qui n'est qu'une fraction de la journée. La production journalière est obtenue en extrapolant ces valeurs à la durée du jour solaire. Le choix d'une durée d'incubation proportionnelle à la longueur du jour solaire permet d'appliquer le même coefficient de transformation à toutes les mesures effectuées au cours de l'année.

^aL'intégration de la production primaire sur la colonne d'eau, ainsi que l'ensemble des intégrations numériques effectuées dans ce travail utilisent la méthode de SIMPSON. Voici son énoncé:

Soient x_0, x_1, \dots, x_n des points également répartis, tels que $x_i = x_0 + i.h$ pour $i=0, 1, 2, \dots, n$ et $f(x_0), f(x_1), \dots, f(x_n)$ les valeurs correspondantes de $f(x)$. Il n'est pas nécessaire que la fonction soit connue explicitement. n doit être un entier positif pair.

La méthode d'intégration de SIMPSON est la suivante:

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

Ce calcul est réalisé par programmation d'une calculatrice de poche HP-25 (programme d'application HEWLETT-PACKARD).

La production journalière $\sum P$ ($\text{mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) est la somme des productions horaires $\sum P$ ($\text{mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurées au cours de la journée. Elle est contrôlée par la lumière solaire et s'interrompt avec le jour. De la même façon, l'irradiation journalière $\sum I$ ($\text{J.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) est la somme des irradiances horaires $\sum I$ ($\text{J.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurées au cours de la journée. Les mesures d'irradiance, effectuées au cours de 20 journées de la période octobre 1979-mai 1980, où la nébulosité fût très variable (Fig. 19), ont permis d'établir la relation moyenne suivante:

$$\sum I = 9,0 \cdot \sum I_{\text{midi}}$$

où $\sum I_{\text{midi}}$ = l'irradiation horaire moyenne au voisinage de midi (entre 10h30' et 13h30').

Si, à priori, on pose l'hypothèse selon laquelle $P=f(I)$, l'activité photosynthétique P est proportionnelle à l'éclairement I (bien qu'elle soit plutôt une fonction de $\log I$, selon LEMOALLE, communication personnelle) et que cette fonction $f(I)$ ne varie pas au cours de la journée, la production journalière $\sum P$ peut-être estimée par une relation du même type que précédemment:

$$\sum P = 9 \cdot \sum P_{\text{midi}}$$

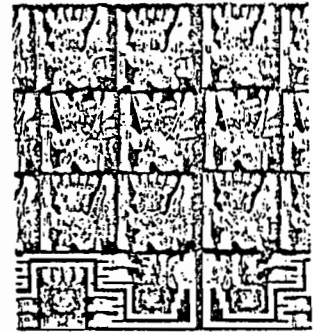
où $\sum P_{\text{midi}}$ = la production horaire moyenne au voisinage de midi (de 10h30' à 13h30').

Cette relation, bien qu'approximative, sera retenue pour le calcul de la production journalière de 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:

$$\sum A / \sum A_{\text{midi}} = 9,1 \pm 1,6 \text{ (seuil de 95\%)}$$

Selon PELLETIER (1973): "la production ainsi extrapolée à la journée solaire, constitue une évaluation de la production journalière brute: la quantité de ^{14}C rejetée par respiration ou excrétion reste généralement très restreinte, voire nulle, pendant la courte période d'exposition choisie" (1/3 médian du jour solaire).

La production journalière par unité de surface peut également être calculée conformément aux modèles de Talling et Voltenweider, à partir des mesures de \bar{E} , I'_0 et P_{opt} (cf. E.2.5. et E.2.6). Le faible nombre des mesures simultanées de \bar{E} et de I'_0 , réduites à 3 pour la période février-mars 1980, n'a pas permis d'utiliser cette méthode.



C. BIOMASSES DU PHYTOPLANCTON, RESULTATS

Dans l'ensemble du Petit Lac et tout au long de l'année, les Chlorophycées constituent 40 à 80% de la biomasse phyto-
planctonique globale, les Dinoflagellés 10 à 50%, les Diatomées
seulement 10 à 20%. Les Cyanophycées sont peu représentées avec
seulement quelques % (Fig. 20).

La biomasse phyto-
planctonique globale présente annuel-
lement deux maximums: l'un en avril-mai (automne), l'autre en no-
vembre-décembre (printemps), pouvant atteindre 1500 mg.m^{-3} . Elle
atteint un minimum de juillet à septembre (hiver) inférieur à
 300 mg.m^{-3} : il se prolonge jusqu'en octobre (début du printemps)
à Chua.

L'examen détaillé de l'évolution des biomasses phyto-
planctoniques spécifiques aux stations de Chúa (à la profondeur
5 m) et de Sukuta (à la profondeur 3 m) suivi par celui, compara-
tif, aux autres stations, permet de dégager une évolution généra-
le à l'intérieur du Petit Lac. Dans l'étude de l'évolution an-
nuelle des biomasses ne sont comparés que les prélèvements effec-
tués entre 2 et 5 m de profondeur. L'étude de la structure verti-
cale de ces biomasses n'est réalisée qu'aux stations de Chúa et
de Sukuta.

C.1. BIOMASSES SPECIFIQUES EXPRIMEES EN BIOVOLUMES

C.1.1. STATION DE CHUA

Inférieure à 600 mg.m^{-3} de juin à octobre (hiver et
début du printemps), la biomasse phyto-
planctonique globale croît
dès novembre et atteint 1500 mg.m^{-3} en mai (fin de l'automne),
comme le montre la Figure 21. Les faibles biomasses phyto-
plancto-

niques coïncident avec le développement maximal du zooplancton observé par WIDMER et al. (1975) et RICHERSON et al. (1977) dans le Grand Lac. Mais il est fort probable, compte tenu des échanges entre les deux milieux, que les cycles du zooplancton soient synchrones dans le Grand Lac et dans le Petit Lac. En octobre, l'abondance des stades copépodites atteint son maximum dans le Grand Lac (RICHERSON et al., 1977) avec respectivement $5 \cdot 10^5$ individus. m^2 pour *Boeckella titicacae* et $40 \cdot 10^3$ individus. m^{-2} pour *Microcyclops leptotus* (traits verticaux de 100 m), les deux espèces principales. Aussi le broutage sur le phytoplancton est particulièrement intense en cette période de l'année. Il est possible d'en faire une estimation, moyennant deux hypothèses de base:

- a) Chaque individu filtre en moyenne 5 ml d'eau par jour (MC QUEEN, 1970) contenant du phytoplancton.
- b) La biomasse phytoplanctonique moyenne est de $0,1 \text{ mgC.l}^{-1}$.

Aussi l'abondance du zooplancton (copépodites et adultes) atteignant $5,4 \cdot 10^3$ individus. m^{-3} en octobre, le broutage peut être estimé à $2,7 \text{ mgC.m}^{-3} \cdot \text{jour}^{-1}$. En avril-mai, où l'abondance du zooplancton est la plus faible ($0,7 \cdot 10^3$ individus. m^{-3}) le broutage n'est plus que de $0,35 \text{ mgC.m}^{-3} \cdot \text{jour}^{-1}$. Ces deux valeurs n'ont qu'un ordre de grandeur indicatif pour le Grand Lac. Bien que l'extrapolation au Petit Lac soit hasardeuse en l'absence d'étude sur le zooplancton du Petit Lac, les valeurs citées précédemment donnent, néanmoins, la mesure de l'impact du zooplancton sur le phytoplancton. Si toutefois, les densités zooplanctoniques sont identiques dans le Grand Lac et dans le Petit Lac, le broutage journalier du zooplancton, en octobre, atteindrait 5,4% de la biomasse du phytoplancton (50 mg C.m^{-3}), tandis qu'en avril-mai il ne serait que de 0,2% (200 mg C.m^{-3}).

Combinés à l'abondance du zooplancton, l'appauvrissement en sels nutritifs qui s'amorce en juin et l'instabilité de la masse d'eau sous l'action du refroidissement doivent également contribuer, en hiver, à la diminution des biomasses phytoplanctoniques.

Sur le plan qualitatif, la composition du peuplement phytoplanctonique est relativement homogène tout au long de l'année. De février à mai, les Chlorophycées atteignent, en moyenne, 1000 mg.m^{-3} (80% de la biomasse totale, environ), de juin à octo-

bre, moins de 400 mg.m^{-3} (moins de 60%) (Fig. 22). La biomasse de *Monoraphidium* sp. y est prédominante. Elle passe de plus de 1000 mg.m^{-3} (près de 50% de la biomasse en Chlorophycées et plus de 40% de la biomasse totale) en mai (fin de l'automne) à moins de 20 mg.m^{-3} en octobre (début du printemps). D'autres espèces, comme *Cosmarium phaseolus* et *Closterium kuetzingii*, suivent la même évolution annuelle (Fig. 23). Par contre, la biomasse de *Mougeotia* sp. présente deux maximums: l'un en automne, 20 mg.m^{-3} et l'autre au printemps, 15 mg.m^{-3} , de part et d'autre d'un minimum hivernal inférieur à 5 mg.m^{-3} . La biomasse des Cyanophycées est négligeable tout au long de l'année. *Peridinium* spp. sont en général peu représentés. Sa biomasse croît cependant dès la fin de l'hiver et atteint 200 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 mg.m^{-3} environ. *Coscinodiscus* sp., *Cyclotella* sp. et *Amphiprora alata* y dominent.

C.1.2. STATION DE SUKUTA

La biomasse phytoplanctonique globale n'y excède pas 300 mg.m^{-3} de juillet à septembre (hiver). Elle double en novembre (printemps) et triple presque en avril (début de l'automne) (Fig. 24). Sa composition spécifique diffère légèrement de celle de la station de Chúa. Les Chlorophycées ne représentent que 100 mg.m^{-3} en hiver, mais dominent tout au long de l'année avec plus de 60% de la biomasse globale (Fig. 25). La biomasse des Ulothricophycées est négligeable en hiver, presque nulle le restant de l'année. De 20 mg.m^{-3} (moins de 5% de la biomasse globale) en hiver, les Zygo-phycées atteignent 300 mg.m^{-3} au printemps (près de 50%), alors que les Euchlorophycées n'excèdent pas 100 mg.m^{-3} (moins de 20%) pendant cette période. Le maximum de biomasse des Euchlorophycées est automnal: 400 mg.m^{-3} (plus de 50%). *Monoraphidium* sp., avec 35 mg.m^{-3} y domine, alors qu'il est presque absent le reste de l'année (Fig. 23). Le développement printanier de *Cosmarium phaseolus* sp. (20 mg.m^{-3}) et de *Mougeotia* sp. (20 mg.m^{-3}) se traduit par un maximum de biomasse des Zygo-phycées. Comme pour Chúa, la biomasse des Cyanophycées est négligeable tout au long de l'année. *Peridi-*

nium spp. atteignent 200 mg.m^{-3} (60% de la biomasse globale). La biomasse des Diatomées est faible toute l'année avec 50 mg.m^{-3} environ (soit 10%).

C.1.3. ENSEMBLE DES STATIONS DU PETIT LAC

L'évolution annuelle des biomasses phytoplanctoniques sur l'ensemble des stations du Petit Lac est synthétisée par la Figure 26.

a) L'AUTOMNE 1979

Les biomasses globales s'échelonnent de 600 à 1250 mg.m^{-3} (Chúa). Les Chlorophycées prédominent, notamment à la station 7 où *Mougeotia* sp. atteint plus de 750 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 représentent une biomasse négligeable.

b) L'HIVER 1979

En hiver, dans la partie Est du Petit Lac, les biomasses chutent entre 400 et 800 mg.m^{-3} . Celles des stations 6 et 7 restent élevées (respectivement 1100 et 1250 mg.m^{-2}). Les biomasses globales y sont presque exclusivement constituées de Chlorophycées (90%) où *Mougeotia* sp. prédomine avec 800 à 900 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 Chũa et de Sukuta (30% environ).

c) LE PRINTEMPS 1979

Seules les stations de Chũa et de Sukuta sont représentées. Les biomasses globales y sont faibles et du même ordre: 500 mg.m^{-3} . A Chũa les chlorophycées prédominent (63%), composées en majeure partie d'Euchlorophycées. Mais *Peridinium* spp. sont abon-

dants (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 Zygothécées font défaut, puis les Diatomophycées (8%). Les Cyanophycées sont absentes.

d) L'ETE 1980

Sur l'ensemble du Petit Lac les biomasses globales s'échelonnent de 250 à 800 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 quadrisetta*. La proportion de *Peridinium* sp. 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 29%).

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. notamment, au printemps et en été,
- (3) Celle des Zygnématales 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 m d'altitude) et La Salina (4300 m d'altitude) situés sur la partie sud de l'altiplano péruvien. Les espèces caractéristiques y sont *Scenedesmus arcuatus*, *Oocystis* spp., *Pediastrum boryanum* et *Franceia* sp. Dans leur étude sur le Lac Paca (3400 m d'altitude), relativement pauvre en nitrates (NO₃-N < 0,6 mg.l⁻¹) et phosphates (PO₄-P < 0,04 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 DAO (1977) mentionnent également la richesse en Chlorococcales du Petit Lac Titicaca avec principalement *Pediastrum boryanum* et *Scenedesmus tenuispina*.

L'abondance en Desmidiées de la partie Ouest du Petit Lac en automne-hiver (100 à 200 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:

- (1) qu'ils sont tous les deux caractérisés par l'abondance des Chlorophycées et principalement des Chlorococcales, comme le notent également RICHERSON et al. (1977), par la pauvreté relative en Cyanophycées et Diatomées,
- (2) que la différence majeure est la rareté des Desmidiées et des Peridiniens 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.

C.2. BIOMASSES EN CARBONE

Les biomasses phytoplanctoniques exprimées en carbone sont une fonction des biovolumes cellulaires (cf. B.2.4.), aussi suivent-elles des évolutions concomitantes.

Dans la couche d'eau des cinq premiers mètres de profondeur, les 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⁻³ et à celle de Sukuta, entre 30 et 90 mgC.m⁻³ seulement.

Les profils verticaux de ces biomasses exprimées en carbone sont représentés pour la station de Chúa par la Fig. 27. 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 (>150mgC.m⁻³) à plus de 20 m de profondeur. Les faibles biomasses hivernales sont caractérisées par des profils rectilignes.

Les profils correspondants à la station de Sukuta restent sensiblement rectilignes toute l'année, de la surface au fond (compte tenu de l'espacement des mesures). La biomasse en carbone est cependant, toujours plus réduite au voisinage de la surface.

C.3. TENEURS EN CHLOROPHYLLE TOTALE

L'évolution annuelle de la teneur en chlorophylle reste la même, d'une station à l'autre, pour l'ensemble des stations du Petit Lac, dans la zone des 5 premiers mètres de profondeur (Fig. 28).

La période froide hivernale (de juillet à septembre) se caractérise par de faibles teneurs en chlorophylle, inférieures ou égales à $0,5 \text{ mgchl.m}^{-3}$ sur l'ensemble des stations du Petit Lac. La transparence correspondante, mesurée au disque de Secchi, est maximale et atteint 7 mètres de profondeur à la station de Chúa.

Dès le début du printemps, les teneurs en chlorophylle augmentent, pour atteindre 2 mgchl.m^{-3} au début de l'été où les transparences sont alors inférieures à 4 mètres de profondeur aux stations les plus profondes. Les teneurs maximales sont atteintes à la fin de l'automne, mais dépassent rarement 4 mgchl.m^{-3} (Fig. 29).

Ces teneurs sont comparables à celles obtenues par DEVAUX (1975-1976) dans deux lacs du Massif Central français: le Gour de Tazenat (630 mètres d'altitude) et le Lac Pavin (1197 mètres d'altitude) avec, respectivement, 0,94 à $4,56 \text{ mgchl.m}^{-3}$ (chlorophylle totale) pour le premier et 1,7 à $5,4 \text{ mgchl.m}^{-3}$ pour le second.

C.4. RELATIONS ENTRE BIOMASSE DU PHYTOPLANCTON ET CHLOROPHYLLE

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 dénombrements cellulaires) des échantillons du Petit Lac.

A partir des évaluations de biovolume algal (cf. B.2.3.

et C.l.) et de la concentration en chlorophylle, le rapport V/B (mg d'algues par mg de chlorophylle) peut-être calculé. La densité du phytoplancton est supposée égale à 1; cette estimation permet de convertir les biovolumes en biomasses, avec la relation 1 ml = 1 mg.

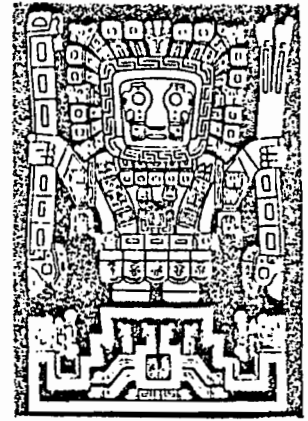
Les résultats sont présentés dans la Figure 30. Ils mettent en évidence une grande variabilité du rapport entre biovolumes et chlorophylle. La valeur de ce rapport dépend, en partie, de la nature du peuplement, de son état physiologique, de son adaptation à la quantité de lumière disponible. Dans les échantillons étudiés, l'influence de la nature du peuplement se manifeste principalement par les proportions de Chlorophycées et secondairement par celle des Dinophycées: celles des Cyanophycées et des Diatomophycées variant peu.

Les rapports V/B les plus élevés correspondent, en effet, à des dominances de Chlorophycées: de mars à juin celles-ci représentent entre 80 et 95% (en volume) du phytoplancton. Les points correspondant à plus de 70% de Chlorophycées (repérés par ● dans la Fig. 25) sont situés plus haut que les autres. Il est intéressant de noter que cette situation est l'inverse de celle rencontrée par LEMOALLE (1979), dans le Lac Tchad, où le rapport V/B diminue à mesure que Chlorophycées et Cyanophycées occupent une plus large part de la biomasse. Cette différence correspond aussi au fait qu'il s'agit de peuplements différents, en particulier par la présence de Diatomées.

A cette interprétation de forte variabilité des rapports V/B s'ajoutent très probablement 2 causes supplémentaires. La première est d'ordre méthodologique: plusieurs auteurs ont démontré que l'acétone extrait incomplètement la chlorophylle chez quelques algues dont les Chlorophycées, alors qu'elle l'extrait bien chez les Diatomées. La seconde est d'ordre physiologique: les algues carencées en N (azote) ont de très faibles teneurs en chlorophylle a. Or, dans le Petit Lac, la croissance des Chlorophycées est associée à de faibles teneurs en nitrates.

C.5. DENSITE PHYTOPLANCTONIQUE

Les densités phytoplanctoniques sont relativement faibles et évoluent peu au cours de l'année. Leurs valeurs sont très voisines pour l'ensemble des stations du Petit Lac: les valeurs extrêmes sont $0,3 \cdot 10^9$ cellules. m^{-3} et $1,6 \cdot 10^9$ cellules. m^{-3} . A Chúa, elles sont plus fortes et fluctuent de $2 \cdot 10^9$ cellules. m^{-3} d'août à novembre, à $8 \cdot 10^9$ cellules. m^{-3} en mai. Des densités proches de $2 \cdot 10^9$ cellules. m^{-3} n'y sont pas rares à des profondeurs supérieures à 25 mètres (Fig. 31).



D. PEUPLEMENTS PHYTOPLANCTONIQUES

D.1. DIVERSITE SPECIFIQUE

La mesure de la diversité spécifique utilisée ici est celle de l'entropie H de SHANNON, prenant en compte les fréquences relatives (probabilités) p_i des différentes espèces i de l'échantillon, et le nombre total n d'espèces:

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

Les mesures de diversité qui suivent portent sur les effectifs spécifiques. L'évolution de la régularité $R = H/H_{\max}$, avec $H_{\max} = \log_2 n$, suivant qualitativement celle de la diversité spécifique n'est pas donnée ici; seules les valeurs extrêmes en sont indiquées.

D.1.1. LA STATION DE CHUA

La diversité spécifique y est faible, proche de 1,5 bits. cellule⁻¹, pendant les périodes où *Monoraphidium* sp. domine, c'est-à-dire en février et en mai-juin (Fig. 32): avec 79% de la densité totale.

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

La régularité 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%).

D.1.2. LA STATION DE SUKUTA

La diversité spécifique y est voisine de 2 bits.cellule⁻¹ en avril, mois pendant lequel *Monoraphidium* sp. (37% de densité totale) domine (Fig. 23). Elle reste faible, inférieure à 3 bits.cellule⁻¹ pendant tout l'hiver. Elle croît rapidement en septembre et atteint 3,65 bits.cellule⁻¹ en octobre alors que *Monoraphidium* sp. associé à *Coscinodiscus* sp., *Scenedesmus quadricornis*, *Peridinium* sp. et *Selenastrum* sp., également représentés, constituent à eux seuls, 63% de la densité phytoplanctonique totale. Elle reste proche de 3,5 bits.cellule⁻¹ jusqu'en janvier.

Tout comme la diversité spécifique, la régularité R reste relativement constante tout au long de l'année à Sukuta. Les valeurs extrêmes de R 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. Ceci 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. Du fait de la faible profondeur de Sukuta, la circulation verticale est forte, mais, par contre la stratification dure moins longtemps et est moins intense qu'à Chúa.

D.2. DIAGRAMMES RANGS-FREQUENCES ET SUCCESSIONS ECOLOGIQUES

Les diagrammes rangs-fréquences permettent de représenter la structure d'un peuplement et de distinguer, au cours de son évo-

lution, 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 représentative de l'ensemble du Petit Lac, sont choisis pour l'étude des successions écologiques (Fig. 33).

Le 14 avril 1979 (automne), la diversité spécifique ne peut être considérée comme faible ($2,35 \text{ bits.cellule}^{-1}$), bien que *Monoraphidium* sp., Chlorophycée de petite taille (inférieure à $20 \mu\text{m}$), 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 quadricornis*. 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 $-p_i \cdot \log_2 p_i$ 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 $2,85 \text{ bits.cellule}^{-1}$ du 5 mai au 12 juin.

Le 27 juin, le diagramme prend une allure légèrement parabolique et la diversité reste élevée ($2,61 \text{ bits.cellule}^{-1}$): c'est l'amorce d'un stade 2 (Fig. 34). Le 17 juillet, le diagramme présente un plateau horizontal, conséquence de la dominance de trois espèces: *Monoraphidium* sp. et *Scenedesmus* sp. représentant chacune 22% de la densité algale, puis *Coscinodiscus* sp. avec près de 19%. La diversité atteint alors $2,99 \text{ bits.cellule}^{-1}$. Un profil de ce type

serait, selon DEVAUX (1980), caractéristique d'un stade 3, car il correspond à l'ajustement à un modèle de Mandelbröjt.

Ce stade se prolonge dans le temps, puisque le 3 août le diagramme correspond toujours à un stade 3, et non à un stade 1' (défini par FRONTIER, 1969): en effet, H augmente (3,08 bits.cellule⁻¹). Ces deux stades ont exactement les mêmes diagrammes, mais l'évolution ultérieure permet de trancher.

Du 22 août au 27 septembre, les profils conservent une allure parabolique. La diversité croît régulièrement jusqu'à 3,61 bits.cellule⁻¹ 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⁻¹. Selon MAC ARTHUR (1960), le système ne peut vieillir d'avantage 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⁻¹. 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⁻¹. Ceci correspond assez bien à la description d'un stade 3.

Les diagrammes représentatifs de la profondeur 5 mètres à la station de Chúa, correspondants à cette même période (avril 1979-janvier 1980), peuvent également être décrits (Fig. 35).

La forme en S des profils du 14 avril au 17 juillet 1979 est caractéristique d'un stade 1. *Monoraphidium* sp. domine très nettement avec 70% de la densité algale. La diversité est de ce fait peu élevée, proche de 2,00 bits.cellule⁻¹. Jusqu'au 26 septembre les profils restent sensiblement identiques. Cependant, la diversité croît progressivement et atteint 3,39 bits.cellule⁻¹.

Les diagrammes du 17 octobre au 18 décembre sont très semblables aux précédents. *Scenedesmus* sp., *Ulothrix subtilissima* et *Nephrochlamys* sp. se développent: de ce fait la diversité s'élève jusqu'à 3,73 bits.cellule⁻¹ 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 pion-

nier. 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, du 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 au cœur de l'hiver (début août) en zone peu profonde (Sukuta). A Chûa, le stade 1 est beaucoup plus caractéristique (dominance élevée de l'espèce la plus dominante) 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 Mandelbröjt est tout à fait correct. La fin de la 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, communication personnelle).



E. CARACTERISTIQUES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

Dans la participation du phytoplancton à la chaîne trophique, deux rôles distincts, mais complémentaires, sont joués par la biomasse et la production primaire. Alors que les consommateurs primaires sont tributaires de la concentration en nourriture disponible (biomasse), les échanges d'énergie entre les différents niveaux commencent par la transformation de la matière minérale en matière organique, grâce à l'énergie lumineuse lors du processus de photosynthèse (production primaire). La biomasse est évaluée indirectement par la concentration de la chlorophylle, directement par les comptages (biovolumes spécifiques, biomasses en carbone). La production primaire est estimée par l'incorporation de $\text{Na}^{14}\text{CO}_3$ du milieu par les algues. Des relations entre les différents paramètres de base de la production primaire peuvent être établies à partir des mesures de "terrain".

E.1. SYMBOLES ET DEFINITIONS DES TERMES EMPLOYES

Afin de ne pas alimenter les divergences de vues concernant la représentativité de la méthode au ^{14}C dans la mesure de la production primaire (mettant en cause sa validité), les termes de production "brute" et de production "nette" seront exclus du vocabulaire de ce chapitre. Je me tiendrai aux conclusions de PELLETIER (1973): "... plus le temps d'incubation est court, plus la mesure de la production primaire par la méthode du ^{14}C approche celle de la production brute du phytoplancton". Pour sa défense, cette méthode a l'avantage de pouvoir être utilisée dans des milieux peu productifs, là où le seuil de sensibilité de la méthode à l'oxygène n'est pas dépassé: ce qui est le cas

du Lac Titicaca.

Pour la clarté de l'exposé, les symboles et les définitions des termes employés dans ce chapitre font suite. Le lecteur trouvera également, au début du présent travail, l'ensemble des symboles utilisés, suivis de leurs définitions et de leurs unités.

P = production primaire horaire par unité de volume, mesurée par l'incorporation de ^{14}C (différence entre la moyenne des activités des flacons clairs et celle du flacon obscur: VOLLENWEIDER, 1969). Dimension: $\text{ML}^{-3}\text{T}^{-1}$. Unité: $\text{mg C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$,

B = biomasse du phytoplancton, exprimée par son contenu en chlorophylle totale (B_{chl}), son poids (B_V) et par son contenu en carbone (B_C). Dimension: ML^{-3} . Unités: respectivement, mg chl.m^{-3} , mg.m^{-3} et mg C.m^{-3} ,

γ = $P.B^{-1}$ = production spécifique, ou taux de production. Un paramètre également employé est $\gamma_{\text{opt}} = P_{\text{opt}}.B^{-1}$, la production optimale (ou maximale) par unité de biomasse, qui représente le taux de production optimale. Dimension: T^{-1} . Unité: h^{-1} . Dans les calculs de γ et de γ_{opt} qui suivent, B est exprimé par son contenu en carbone B_C .

L'intégration de P et de B en fonction de la profondeur conduit aux intégrales par unité de surface du Lac:

$\int P$ = production primaire horaire par unité de surface. Dimension: $\text{ML}^{-2}\text{T}^{-1}$. Unité: $\text{mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$,

$\int B$ = biomasse par unité de surface. Dimension: ML^{-2} . Unité: mg C.m^{-2} ,

$\int\int P$ = production primaire journalière par unité de surface. Dimension: $\text{ML}^{-2}\text{T}^{-1}$. Unité: $\text{mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$,

Les signes \int et $\int\int$ s'appliquent de la même façon aux valeurs horaires et aux intégrales journalières de l'intensité lumineuse solaire reçue par unité de surface: respectivement, $\int I$ et $\int\int I$.

La production primaire P du phytoplancton dépend de l'

éclairage I qu'il reçoit. La relation $P = f(I)$ qui les lie peut-être définie par trois paramètres:

- a) sa pente à l'origine K' ,
- b) un éclairage caractéristique I_K ,
- c) la hauteur du plateau P_{opt} .

La Figure 36 en donne un exemple. La vitesse des réactions lumineuses de la photosynthèse détermine la pente K' , qui dépend de la quantité de lumière absorbée par unité de pigment et du rendement de la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique. Ce coefficient dépend du spectre de l'énergie lumineuse en présence, des pigments photosynthétiques (c'est-à-dire, de la nature du phytoplancton) et de la qualité optique de l'eau (transparence, coefficient d'atténuation). Il a pour limite le rendement quantique optimal: 8 quantas sont nécessaires à l'assimilation d'un atome de carbone. En conditions de lumière saturante, la hauteur du plateau P_{opt} est déterminée par la vitesse des réactions enzymatiques (dites "obscurées") de la photosynthèse, dépendante notamment de la température. L'éclairage caractéristique I_K correspond au rapport entre les réactions obscurées et les réactions lumineuses. Il représente l'éclairage pour lequel P_{opt} serait atteint en l'absence de phénomènes de saturation lumineuse, soit:

$$I_K = P_{opt} / K'$$

Si l'on suppose homogène la distribution verticale du phytoplancton, le profil vertical de production primaire $P=h(z)$ représente la résultante de la fonction $P=f(I)$ et de la fonction d'atténuation de l'éclairage en fonction de la profondeur $I=g(z)$. Ce profil (Fig. 37) est caractérisé par P_{opt} , la production optimale correspondant à la profondeur z_{opt} . La production par unité de surface ΣP est représentée par la surface comprise entre les axes et la courbe.

Pratiquement, on peut définir une surface rectangulaire égale à ΣP et dont les dimensions P_{opt} et z_i sont définies par la relation:

$$\Sigma P = P_{opt} \cdot z_i$$

Le paramètre z_i et le paramètre $z_{0,5 P_{opt}}$ du modèle de

Talling seront utilisés dans ce qui suit.

Rappelons que, par convention, la profondeur de la zone euphotique z_{eu} correspond à celle à laquelle ne parvient que 1% de la lumière visible I'_0 qui pénètre en surface. Par définition de \mathcal{E} nous avons donc la relation:

$$0,01 \cdot I'_0 = I'_0 \cdot e^{-\mathcal{E} \cdot z_{eu}}$$

$$\text{ou} \quad \mathcal{E} \cdot z_{eu} = -\ln 0,01 = 4,6$$

avec \ln = logarithme népérien,

$$\text{c'est-à-dire} \quad \mathcal{E} = 4,6 / z_{eu}$$

E.2. PARAMETRES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

E.2.1. FORME DES PROFILS VERTICAUX

Les profils verticaux de photosynthèse ont été déterminés *in-situ*, au voisinage du midi solaire, en deux stations du Petit Lac: une station de faible profondeur, Sukuta (6m) et une station profonde, Chúa (40m) (Fig. 3).

a) STATION DE CHUA

Le phénomène d'inhibition de la photosynthèse en surface est particulièrement bien marqué dans le premier mètre de la couche d'eau (Fig. 38). Rappelons que les échantillons mis à incuber ont été prélevés à la profondeur d'incubation: ceci est important pour la détermination de P_{opt} . La production primaire optimale P_{opt} est atteinte à une profondeur z_{opt} variant entre 3 et 5 mètres, occasionnellement 8 mètres (le 23 mai 1979). La production primaire journalière ΣP (Fig. 39) varie entre 292 $\text{mg C.m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ (le 22 août 1979) et 972 $\text{mg C.m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ (le 5 mai 1979). La moyenne journalière calculée à partir de l'ensemble des mesures, couvrant une période d'une année (avril 1979 à avril 1980), est de 555 $\text{mg C.m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$, soit un peu plus du 1/3 de celle du Grand Lac: 1450 $\text{mg C.m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ (RICHERSON et al., 1977). La carence en NO_3N des eaux du Petit Lac 4 à 24 fois inférieure à celle du Grand Lac^a, pourrait être, en partie, à l'origine de cette différence. En ef-

^a Voir note page suivante.

fet, le Petit Lac est alimenté par les eaux de surface du Grand Lac (le seuil du Déroit de Tiquina se situe à 20 mètres de profondeur) appauvries en éléments nutritifs. De plus, les macrophytes, dont le développement est considérable dans le Petit Lac (ils sont limités à quelques zones peu profondes du Grand Lac) entrent en compétition avec le phytoplancton, pour l'assimilation de ces éléments nutritifs.

^a D'après RICHERSON (communication personnelle, 1981) les mesures de NO_3N et PO_4P du Grand Lac, publiées dans RICHERSON et al. (1977), sont surestimées d'un facteur 10. Aussi, les teneurs en NO_3N et PO_4P comparées dans le Grand Lac et le Petit Lac sont-elles les suivantes:

	$\text{NO}_3\text{-N}$ ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	$\text{PO}_4\text{-P}$ ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	auteurs
Petit Lac	1-9	1-5	LAZZARO (1981)
Grand Lac	4-24	0,7-2,3	^a RICHERSON (1981)

Les teneurs en PO_4P du Grand Lac et du Petit Lac sont donc voisines. Les teneurs en NO_3N du Petit Lac sont, au plus 3 fois inférieures à celles du Grand Lac. Ceci confirme la carence (bien que plus réduite) des eaux du Petit Lac en NO_3N , comparées à celles du Grand Lac, mentionnée plus haut (cf. note ^a du Tableau 16).

La valeur de $555 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ est, cependant, relativement élevée. Elle contraste avec les faibles biomasses algales et, surtout, les faibles teneurs en chlorophylle.

Les fortes productions primaires mesurées à des profondeurs supérieures à 25 mètres, où parvient moins de 0,5% de I'_0 , correspondent à celles de populations physiologiquement actives (par exemple, $2 \text{ mg C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ à 27 mètres de profondeur en mai 1979 à Chûa), constituées, en grande partie, de cellules de *Monoraphidium* sp., entraînées vers les couches profondes par suite des premiers brassages dûs à l'action conjuguée des vents et du refroidissement.

En août et septembre 1979, les faibles biomasses phyto-

planctoniques (Fig. 39), inférieures à 300 mg C.m^{-2} , font suite à de faibles productions primaires (environ $400 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) consécutives à l'abondance du zooplancton (cf. 1.1.) et à l'appauvrissement de la masse d'eau en sels nutritifs ($4 \text{ mg PO}_4\text{P.m}^{-3}$, $2 \text{ mg NO}_3\text{N.m}^{-3}$).

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 $600 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$.

b) STATION DE SUKUTA

Les profils verticaux de production primaire, réalisés sur la période septembre 1979-mai 1980, présentent également le phénomène d'inhibition de surface. En raison de la transparence relativement élevée (en moyenne, $\mathcal{E} = 0,31 \text{ m}^{-1}$ et $z_s = 4,5 \text{ m}$) et de la faible profondeur de la station de Sukuta, ces profils ne présentent pas une allure classique: la profondeur de P_{opt} notamment est très variable et la production reste, le plus souvent, élevée au fond (Fig. 40).

Les minimums de production primaire (Fig. 39) sont mesurés en période hivernale ($48 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$), pour les mêmes raisons qu'à Chúa, et les maximums en période estivale et automnale ($185 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$). La valeur moyenne de la production journalière, calculée sur la période septembre 1979-mai 1980, est $129 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$.

Les productions journalières par unité de surface $\mathcal{E} \leq P$, sont, en moyenne, 5 fois plus faibles à Sukuta qu'à Chúa: la couche euphotique de Sukuta est limitée par le fond à 6 m, alors qu'elle dépasse 17 m à Chúa. Les biomasses phytoplanctoniques, pondérées par la profondeur, y sont, elles, 10 fois inférieures.

E.2.2. RELATION ENTRE LA PROFONDEUR DE PRODUCTION OPTIMALE (z_{opt}) ET LA TRANSPARENCE (z_s)

De la profondeur z_{opt} dépend la forme des profils de production primaire. On remarque que z_{opt} est voisin de z_s à Chúa,

alors que z_s est environ deux fois plus grand que z_{opt} à Sukuta (Fig. 41). Etant donnée l'imprécision sur l'estimation de z_{opt} , les droites représentatives de la relation $z_{opt} = f(z_s)$ sont déterminées par ajustement visuel et restent donc très approximatives.

Station de Chúa: mesures de février 1979 à avril 1980

$$z_{opt} = 1,06 \cdot z_s \quad (n=22)$$

Station de Sukuta: mesures de septembre 1979 à mars 1980

$$z_{opt} = 0,45 \cdot z_s \quad (n=8)$$

E.2.3. RELATION ENTRE CONCENTRATION EN CHLOROPHYLLE (B_{chl}) ET PRODUCTION OPTIMALE (P_{opt})

La production optimale P_{opt} (avec $P_{opt} = B_{chl} \cdot \varphi_{opt}$) dépend de nombreux facteurs. La concentration B_{chl} en chlorophylle, la nature du phytoplancton (donc des pigments), les sels nutritifs et la température interviennent sur la production spécifique optimale φ_{opt} .

Les résultats d'incubations *in-situ*, au voisinage de midi solaire, sont représentés par la Figure 39, pour la période février 1979-avril 1980 à Chúa et septembre 1979-avril 1980 à Sukuta.

L'ensemble des mesures effectuées aux deux stations peut-être ajusté à une fonction puissance, dont l'équation est la suivante:

$$\log P_{opt} = 0,46 \cdot \log B_{chl} + 0,54 \quad (n=26)$$

son coefficient de corrélation est significatif au seuil $p = 0,001$ (Fig. 42): $r = 0,68$.

Cette équation représente la relation moyenne entre la production optimale P_{opt} et la concentration en chlorophylle B_{chl} au niveau de production optimale z_{opt} . Le coefficient de corrélation indique que seuls 46% de la variance de P_{opt} sont dûs aux variations de B_{chl} . Il faut donc chercher parmi les autres facteurs du milieu celui ou ceux qui sont importants pour l'évaluation de P_{opt} .

Le calcul de $P_{opt} = f(B_{chl})$ est, en fait, celui de φ_{opt}

quand la biomasse varie. Mais φ_{opt} dépend également de plusieurs facteurs: certains sont quantifiables (comme la température), d'autres non (nature, état du phytoplancton,...). La biomasse est, cependant, plus élevée en saison chaude (janvier) qu'en saison froide (juillet-août) comme le montre la Figure 39. Aussi, bien que l'amplitude de variation de la température soit faible au cours de l'année (Fig. 43), son effet sur φ_{opt} biaise la relation $P_{opt} = f(B_{chl})$.

E.2.4. RELATION ENTRE PRODUCTION SPECIFIQUE OPTIMALE (φ_{opt}) ET CONCENTRATION EN CHLOROPHYLLE (B_{chl})

Les valeurs moyennes de φ_{opt} calculées à partir de la relation définie en E.2.3. sont, pour quelques concentrations de B_{chl} (bien qu'il soit un peu hasardeux d'extrapoler la relation obtenue pour des teneurs en chlorophylle comprises entre 0,1 et 4 mg chl.m⁻³ à un éventail de valeurs comprises entre 0 et 1000 mg chl.m⁻³):

B_{chl}	5	10	100	500	1000 mgchl.m ⁻³
P_{opt}	{ 7,3	10,0	28,8	60,3	83,2 mgC.m ⁻³ .h ⁻¹
	{ 19,4	26,7	76,9	160,7	221,8 mgO ₂ .m ⁻³ .h ⁻¹
φ_{opt}	3,8	2,7	0,8	0,3	0,2 mgO ₂ .mgchl ⁻¹ .h ⁻¹

Le calcul de la relation entre φ_{opt} et B_{chl} , à la profondeur z_{opt} de la production optimale P_{opt} (Fig. 44) et pour l'ensemble des mesures faites à Chúa et à Sukuta, aux mêmes périodes qu'en E.2.2., donne:

$$\log \varphi_{opt} = -0,53 \cdot \log B_{chl} + 0,54 \quad (n=26)$$

dont le coefficient de corrélation $r=0,73$ est significatif à $p=0,001$.

Ceci montre la dépression de φ_{opt} pour les concentrations les plus élevées en chlorophylle. $\log \varphi_{opt}$ diminue linéairement lorsque $\log B_{chl}$ augmente au-delà de 100 mgchl.m⁻³. Ce fait a déjà été signalé par WRIGHT (1960) et GANF (1972). Néanmoins, aux concentrations en chlorophylle qui sont celles du Petit Lac (0,2 à 3,2 mgchl.m⁻³), l'activité spécifique optimale reste faible

et voisine de $3 \text{ mgO}_2 \cdot \text{mgchl}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (entre 10 et 14°C) comparée à celle généralement acceptée pour les lacs tropicaux africains, à des températures plus élevées, bien sûr, variant de 24 à 26°C : 20 à $25 \text{ mgO}_2 \cdot \text{mgchl}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (TALLING, 1965; TALLING et al., 1973; GANF, 1975). Elle est, par contre, proche de celle des lacs tempérés, qui varie de 3 à $18 \text{ mgO}_2 \cdot \text{mgchl}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ pour des températures, plus proches, variant de 6 à 18°C . Ceci montre bien le contrôle qu'exerce la température basse sur l'activité spécifique optimale du phytoplancton du Lac Titicaca. Bien que situé sous une latitude tropicale, ses valeurs de φ_{opt} s'apparentent plus à celles d'un lac tempéré.

E.2.5. RELATION ENTRE PRODUCTION HORAIRE (ϵP) ET PRODUCTION OPTIMALE (P_{opt}): CALCUL DE z_i

z_i est une fonction de la transparence, telle que:
 $z_i = \epsilon P / P_{\text{opt}}$. Ses variations peuvent être reliées à celles de z_s .

Pour la station de Chúa, sur la période février 1979-mars 1980, la droite de régression de $\log_{10} z_i$ en $\log_{10} z_s$ présente un coefficient de corrélation $r = 0,42$ significatif à $p = 0,05$ (Fig. 45):

$$\log z_i = 0,62 \cdot \log z_s + 0,64 \quad (n=21)$$

Ce résultat peu significatif est probablement dû, au moins en partie, à la faible amplitude de variation de z_s ($3,8$ à $7,0$ m) et à l'imprécision liée à sa mesure ($\pm 0,1$ m). Ainsi, z_i ne peut-être estimé graphiquement, de façon convenable, à partir de z_s .

Par contre, si l'on exprime z_i en fonction de ϵ , à Chúa toujours, mais pour la période février à mai 1980, on obtient la droite de régression suivante:

$$z_i = - 76,83 \cdot \epsilon + 31,04 \quad (n=5)$$

où le coefficient de corrélation $r = 0,93$ est significatif à $p = 0,001$. Ceci signifie que 87% de la variance de z_i proviennent des variations de ϵ . Pour la station de Sukuta, les calculs de corrélations entre z_i et z_s et entre z_i et ϵ n'ont pas donné de résultats significatifs.

E.2.6. RELATION ENTRE z_i ET $z_{0,5P_{opt}}$: CALCUL DE I_K

Il est utile de rappeler les différents paramètres et notations utilisés:

z_i est obtenu par le rapport des valeurs mesurées de ξP et de P_{opt} ,

$z_{0,5P_{opt}}$ est déterminé graphiquement sur le profil vertical de production primaire,

$z_{0,5I_K}$ est obtenu par détermination de I_K sur le profil de pénétration de la lumière dans l'eau.

La concordance entre z_i et $z_{0,5P_{opt}}$ est un test de validité du modèle de production primaire de TALLING (1957), vérifié par RODHE (1969) sur différents lacs européens. Mais ce modèle ne s'applique que lorsque la distribution verticale du phytoplancton est homogène: hypothèse qui peut-être acceptée (Figures 27, 28 et 31) pour la zone euphotique de Chûa (Fig. 47).

La moyenne des rapports $z_{0,5P_{opt}}/z_i$ pour l'ensemble des mesures effectuées à Chûa, au cours de la période février 1979 à mai 1980, est:

$$m = z_{0,5P_{opt}} / z_i = 1,073 \quad (n=23)$$

Avec un intervalle de confiance de 95% sur cette moyenne, on obtient:

$$m = 1,073 \pm 0,270 \quad \text{soit} \quad 0,804 \leq m \leq 1,343$$

Cette valeur proche de l'unité tend à montrer l'égalité de z_i et de $z_{0,5P_{opt}}$. Ces deux paramètres sont déterminés à partir des profils de production et sans autre hypothèse que l'existence de P_{opt} , c'est-à-dire $I'_0 > I_K$.

On peut supposer que la fonction $P = f(I)$ est linéaire aux faibles intensités, avec: $0,5 \cdot I_K = I_{0,5P_{opt}}$

Dans un milieu homogène, la loi d'atténuation verticale de la lumière s'écrit:

$$I_z = I'_0 \cdot e^{-\xi \cdot z} \quad \text{ou} \quad \ln \frac{I'_0}{I_z} = \xi \cdot z$$

et que l'on peut reporter dans la relation précédente, pour obte-

nir:
$$\ln \frac{I'_0}{0,5 \cdot I_K} = \epsilon \cdot z_{0,5P_{opt}}$$

Cette relation peut-être introduite dans la relation expérimentale:

$$z_i = z_{0,5P_{opt}}$$

pour obtenir:
$$z_i = \frac{1}{\epsilon} \cdot \ln \frac{I'_0}{0,5 \cdot I_K} \quad \text{avec} \quad I'_0 \gg I_K$$

qui correspond à la relation établie par TALLING (1957) pour la définition de F(I):

$$F(I) = \ln \frac{I'_0}{0,5 \cdot I_K}$$

où ϵ est le coefficient d'atténuation de la lumière utile à la photosynthèse (bande spectrale 400-700 nm).

Si l'on admet que le modèle de Talling est applicable, on peut calculer le rapport $I'_0 / 0,5 \cdot I_K$ et ainsi évaluer I'_0 , en prenant la valeur moyenne de I'_0 mesurée au cours de l'année. Pour la station de Chúa, ce rapport n'a pu être calculé que pour la période février-mai 1980. Sa moyenne est:

$$m = \frac{I'_0}{0,5 \cdot I_K} = 41,02 \quad (n=4)$$

qui, pour un intervalle de confiance de 95% sur celle-ci, donne:

$$m = 41,02 \pm 22,54 \quad \text{ou} \quad 18,48 \leq m \leq 63,56$$

soit une dispersion très grande de ce rapport autour de la valeur moyenne.

La moyenne de l'éclairement subsuperficiel est sur cette période:

$$\bar{I}'_0 = 926,25 \mu E \cdot m^{-2} \cdot \text{sec}^{-1} = 72,46 J \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$$

ce qui correspond, pour I_K , à des valeurs qui varient du simple au triple:

$$1,59 \leq I_K \leq 5,48 J \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$$

Mais la mesure de ϵ ne tient compte que de l'éclairement incident, négligeant la fraction diffusée vers le haut. Au niveau subsuperficiel à Chúa, au cours de la période février-mai 1980, le pourcentage de lumière diffusée vers le haut par rapport à la lumière incidente varie de 2 à 9%: la moyenne est voisine de 3%.

E.2.7. TAUX DE PRODUCTION JOURNALIER (φ_j)

Le taux de production, appelé également production spécifique ou coefficient d'activité (NAUWERK, 1963), extrapolé à la journée, est calculé par le rapport:

$$\varphi_j = \frac{\Sigma P}{\Sigma B}$$

où ΣP est exprimé en $\text{mg C.m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ et ΣB en mg C.m^{-2} , mg chl.m^{-2} ou mg.m^{-2} .

a) BIOMASSE EXPRIMEE EN CARBONE

A Chúa, le taux de production journalier, où ΣB est exprimé en mg C.m^{-2} , s'échelonne de 0,1 à 0,4 jour^{-1} , pour la période février 1979-janvier 1980 (Fig. 39). Ce rapport est souvent noté conventionnellement $P.B^{-1}$. L'inverse de ce rapport, soit $B.P^{-1}$, représente le temps de recyclage de la biomasse phytoplanctonique. Il est le plus long en automne (10 jours, le 23 mai 1979) et le plus court au printemps (2,5 jours, le 20 novembre). Le 23 mai, il est minimum entre 3 et 8 mètres de profondeur (5 à 7 jours), plus long dans le premier mètre d'eau (25 à 31 jours) et maximum au-delà de 20 mètres (132 à 174 jours). Le 20 novembre, la variation du temps de recyclage de la biomasse avec la profondeur suit ce même schéma: il est minimum entre 3 et 8 mètres (1 à 2 jours) - zone de production optimale P_{opt} -, légèrement plus long en surface (6 jours) et maximum au voisinage de 27 mètres (49 jours).

A Sukuta, le taux de production journalier varie de 0,2 à 0,5 jour^{-1} , pour la période septembre 1979-janvier 1980. Le temps de recyclage de la biomasse en carbone est également le plus court à la fin du printemps (2 jours, le 19 décembre). Il varie peu en fonction de la profondeur.

Dans le Grand Lac, le rapport $P.B^{-1}$ varie de 0,2 à 0,8 jour^{-1} au cours de l'année (RICHERSON et *al.*, 1977). Le temps de recyclage de la biomasse en carbone est maximum à la fin de l'été (5 jours en février-mars), reste voisin de 2 jours la plus grande partie de l'année et atteint un minimum de 1,3 jour à trois reprises: fin avril, fin juillet et fin décembre. Par ailleurs, bien que le renouvellement annuel des réserves en sels dissous soit,

environ, 10 fois inférieur dans le Grand Lac que dans le Petit lac, le recyclage de la biomasse du phytoplancton en carbone y est, en moyenne, 2 fois plus rapide (cf. A.4.3.).

b) BIOMASSE EXPRIMEE EN POIDS FRAIS (PF)

Les biomasses en carbone étant estimées à partir des mesures de biovolumes, il est logique que l'évolution annuelle des biomasses en carbone suive celle des biomasses en poids frais (en supposant la densité du phytoplancton égale à 1) et qu'il en soit donc de même pour les rapports $P.B^{-1}$ exprimés en carbone et en poids frais (cf. B.2.4.). Aussi, les taux de production journaliers varient de 0,04 à 0,17 mg C.mg PF⁻¹.j⁻¹ à Chúa et de 0,08 à 0,21 mg C.mg PF⁻¹.j⁻¹ à Sukuta, et suivent les mêmes évolutions saisonnières qu'en a).

Ces résultats sont très proches de ceux obtenus par CAPBLANCQ (1974) sur les lacs du vallon de Port-Bielh (pyrénées centrales), où le rapport $P.B^{-1}$ fluctue entre 0,001 mg C.mg PF⁻¹.j⁻¹ (en avril 1969) et 0,290 mg C.mg PF⁻¹.j⁻¹ (en octobre 1967).

c) BIOMASSE EXPRIMEE EN CHLOROPHYLLE

A Chúa, le taux de production journalier présente 2 maximums (Fig. 48): l'un en août (20,86 à 35,08 mg C.mg chl⁻¹.j⁻¹), l'autre en octobre (20,88 mg C.mg chl⁻¹.j⁻¹), et 2 minimums: l'un de la fin mai à la mi-juillet (6,58 à 8,93 mg C.mg chl⁻¹.j⁻¹), l'autre début janvier (6,10 mg C.mg chl⁻¹.j⁻¹). Le reste de l'année, il reste voisin de 15 mg C.mg chl⁻¹.j⁻¹.

Il est particulièrement intéressant de noter qu'il existe une corrélation hautement significative (au seuil $p=0,001$, $r = 1,00$) entre le rapport $P.B^{-1}$ où B est exprimée en carbone et celui où B est exprimée en chlorophylle:

$$P.B_C^{-1} = 0,060 \cdot P.B_{chl}^{-1} + 0,001 \quad (n=18)$$

pour la période avril 1979-avril 1980 à Chúa (Fig. 49).

A Sukuta, pour la période septembre 1979-mai 1980, le rapport $P.B_{chl}^{-1}$ varie peu et reste voisin de 15-20 mg C.mg chl⁻¹.j⁻¹. Il atteint cependant, un maximum de 103,50 mg C.mg chl⁻¹.j⁻¹ le 18

novembre 1979. Le nombre réduit de mesures (n=4) ne permet pas d'y établir de relation significative entre $P.B_C^{-1}$ et $P.B_{chl}^{-1}$.

E.2.8. EFFICIENCE PHOTOSYNTHETIQUE (E_p)

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

$$E_p = \frac{\Sigma P \text{ (Kcal.m}^{-2}.j^{-1}\text{)}}{\Sigma I \text{ (Kcal.m}^{-2}.j^{-1}\text{)}} \quad \text{dans la bande spectrale de}$$

400 à 700 nm, où ΣP et ΣI ont les mêmes significations qu'en E.1..

ΣI correspond à l'énergie lumineuse incidente contenue dans le spectre visible (400 à 700 nm) et reçue en surface au cours du jour. E_p est exprimé en % de l'énergie incidente. Les conversions suivantes sont adoptées dans son calcul:

$$\begin{aligned} 1 \text{ Watt.m}^{-2} &= 4,6 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{sec}^{-1} \text{ a} \\ &= 1,433.10^{-3} \text{ cal.cm}^{-2}.\text{mn}^{-1} \\ \text{d'où } 1 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{sec}^{-1} &= 186,91 \text{ cal.m}^{-2}.\text{h}^{-1} \\ \text{et } 1 \text{ g C} &= 10 \text{ Kcal} \end{aligned}$$

Des calculs de E_p ne peuvent être effectués que de novembre 1979 à mai 1980, période pendant laquelle l'irradiance a été mesurée à l'aide de la sonde LI-COR.

A la station de Chúa, E_p varie de 0,13% le 18 décembre à 0,25% le 6 mai. Sa valeur moyenne est 0,19% (n=8). A la station de Sukuta, E_p est environ 10 fois plus faible et varie peu: 0,01 à 0,03%.

L'efficacité photosynthétique moyenne \bar{E}_p mesurée à Chúa est assez comparable à celle mesurée par RICHESON et al. (1977) sur le Grand Lac: 0,29% (moyenne annuelle pour la couche 0-27,5 m).

La mesure peu élevée de \bar{E}_p à Sukuta, provient en grande partie de la faible profondeur de cette station (la lumière est aussi utilisée par les macrophytes du fond) qui limite la couche photosynthétique. Par ailleurs, une très forte biomasse B

^a Voir note page suivante.

donnerai une forte efficacité photosynthétique (E_p) et, par contre, une profondeur limite de la zone euphotique (z_{eu}) faible.

E.2.9. ASSIMILATION DE CARBONE A L'OBSCURITE

L'assimilation de carbone dans les flacons opaques représente toujours un pourcentage non négligeable (variant de 6% à 16%) de l'assimilation photosynthétique: ceci, dans la zone comprise entre 1 et 15 mètres de profondeur à Chúa et dans celle comprise entre 1 mètre et le fond à Sukuta (Tableau 15).

La fixation de carbone à l'obscurité varie en fonction de la profondeur. Les courbes obtenues (Figure 40 et Figure 50) sont d'allures très proches de celles correspondant à l'assimilation photosynthétique (Figure 38). Pour l'ensemble des mesures de Chúa, les valeurs moyennes aux différentes profondeurs, comprises entre 1 et 15 mètres, varient de 0,2 à 1,0 mg C.m⁻³.h⁻¹. La moyenne est 0,4 mg C.m⁻³.h⁻¹. Cependant, la proportion d'assimilation à l'obscurité présente un maximum dans le premier mètre d'eau à Chúa et à Sukuta. L'activité des flacons opaques n'est guère in-

^a Note infrapaginale de la page précédente:

$1 \text{ Watt.m}^{-2} = 4,6 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{sec}^{-1}$ est le facteur de conversion déterminé par MAC CREE (1972) à partir de différentes sources lumineuses. Il est équivalent à celui donné par MOREL et SMITH (1974):

2,77 quantas par Joule pour une énergie lumineuse naturelle et directement assimilable par le phytoplancton (notée Ph. A. R. en A.4.1.). En effet, $1 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{sec}^{-1} = 6,02.10^{17} \text{ photons.m}^{-2}.\text{sec}^{-1} = 186,91 \text{ cal.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et $1 \text{ cal} = 4,19002 \text{ Joule}$.

Il est à noter que: $\xi\xi P$ est intégrée entre la surface et la profondeur 27 mètres pour la station de Chúa et entre la surface et la profondeur 6 mètres pour la station de Sukuta.

férieure à celle des flacons transparents, ce qui signifie que la part de l'activité photosynthétique est très réduite dans cette zone. L'assimilation de carbone à l'obscurité peut y dépasser $1,0 \text{ mg C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ alors que l'assimilation brute des flacons clairs dépasse rarement $1,5 \text{ mg C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$.

Un deuxième maximum existe sous la zone euphotique de Chúa, au-delà de 18 mètres de profondeur. La proportion d'assimilation à l'obscurité y dépasse le plus souvent 30%; l'assimilation des flacons opaques peut même excéder celle des clairs à des profondeurs supérieures à 25 mètres (Tableau 15), où la lumière est, pour ainsi dire, nulle. Malheureusement, aucune mesure n'a été effectuée au voisinage du fond, où seule l'assimilation à l'obscurité peut exister.

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

En l'absence de mesures appropriées, seules des hypothèses peuvent être avancées. Cette assimilation à l'obscurité est due, probablement, à l'activité en pleine eau des bactéries chimiolithotrophes aérobies (en particulier, les bactéries nitrifiantes du cycle de l'azote, d'après P. CAUMETTE, communication personnelle).

Les valeurs d'assimilation de carbone à l'obscurité de notre étude sont très supérieures à celles obtenues par CAPBLANCO (1972) sur les lacs d'altitude des Pyrénées françaises. Les valeurs moyennes y atteignent rarement 2% de l'assimilation due à la photosynthèse^a ($18 \text{ à } 26 \text{ } \mu\text{g C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$) dans les 12 premiers mètres de profondeur, mais un maximum de 23% ($0,19 \text{ mg C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$) apparaît entre 16 et 18 mètres. L'auteur mesure également deux pics à 18 mètres de profondeur, très localisés dans le temps: l'un en février ($0,79 \text{ mg C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$) et l'autre en avril ($2,30 \text{ mg C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$).

Par contre, TUTTLE (1979), dans son étude sur la deu-

^a Voir note page suivante.

xième plus grande fosse marine de la Mer des Caraïbes (Cariaco Trench), mesure une assimilation de CO_2 à l'obscurité (en présence de 40 mM de thiosulfate) à la profondeur d'oxygénation nulle égale à $0,30 \text{ mg C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$. On peut, tout au plus, constater que la valeur moyenne obtenue dans la zone désoxygénée de Chúa au voisinage du fond ($< 0,5 \text{ g O}_2.\text{m}^{-3}$): $0,4 \text{ mg C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$, est très proche de cette valeur.

ROMANENKO (1964) et SOROKIN (1965) montrent que dans les eaux normalement oxygénées il existe une relation entre l'assimilation de carbone à l'obscurité et la production bactérienne. Selon SOROKIN et KADOTA (1972), les bactéries hétérotrophes assimilent, en moyenne, 6% du carbone nécessaire à leur biosynthèse à partir du CO_2 de l'eau. Par ailleurs, les algues peuvent aussi utiliser les processus d'hétérotrophie (TILZER, 1972). En fait, il existe toute une gradation de l'hétérotrophie à l'autotrophie et tous les groupes intermédiaires entre les hétérotrophes vrais et les chimiolithotrophes peuvent coexister, en particulier dans les eaux faiblement oxygénées, c'est-à-dire par exemple en profondeur à Chúa. La quantité de CO_2 utilisée varie selon les groupes entre 6 et 100% du carbone total intervenant dans les processus de biosynthèse. Cependant, il faut garder à l'esprit que les mesures d'assimilation de CO_2 à l'obscurité sont surestimées par les artéfacts de manipulation: par exemple, les échantillons n'ont pas été manipulés à bord dans l'obscurité totale, mais seulement dans la pénombre de la cabine pendant la filtration sur membrane. Aussi, en raison de la complexité des phénomènes qui interviennent, est-il difficile d'interpréter les valeurs élevées d'assimilation à l'obscurité mesurées en profondeur.

^a Certains auteurs déconseillent de retrancher les valeurs à l'obscurité de celles obtenues à la lumière. On peut citer Guy JACQUES (dans "Phytoplancton, biomasse, production, numération et culture", fascicule édité par l'auteur, Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer, 1978): "...Rien ne prouve en effet que les mécanismes en jeu, même s'ils ne sont pas photosynthétiques, se déroulent de façon indépendante de la lumière. Il faudrait mesurer la production

"sombre" à la lumière! Les mesures à l'obscurité doivent donc être exprimées isolément, sans établir de pourcentages production sombre/production claire".

E.2.10. MODELE DE L'ACTIVITE PHOTOSYNTHETIQUE

Les mesures effectuées sur le Petit Lac permettent de relier les différents paramètres de base de la production du phytoplancton. Grâce à ces mêmes mesures, des relations expérimentales (donc, de type empirique) peuvent être établies. Elles peuvent être extrapolées à l'ensemble du Lac pour estimer, de façon commode et rapide, la production primaire en tout point. Les hypothèses et approximations adoptées dans les chapitres précédents rendent peu rigoureuse la vérification de la validité du modèle de Talling. Néanmoins, à la lumière des résultats obtenus, quelques comparaisons seront tentées.

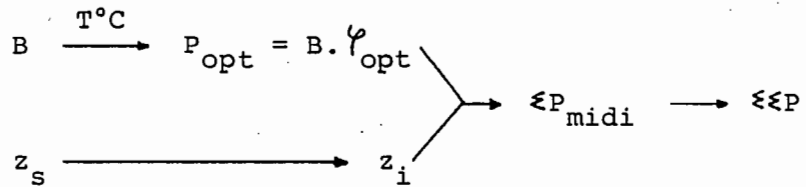
a) RELATIONS OBSERVEES

Les équations empiriques déduites des résultats et présentées dans les chapitres précédents sont les suivantes:

- (1) $z_{opt} = 1,06 \cdot z_s$
- (2) $\log P_{opt} = 0,46 \cdot \log B_{chl} + 0,54$
- (3) $\log \varphi_{opt} = -0,53 \cdot \log B_{chl} + 0,54$
- (4) $\log z_i = 0,62 \cdot \log z_s + 0,64$
- (5) $z_i = -76,83 \cdot \mathcal{E} + 0,64$
- (6) $z_{0,5P_{opt}} = 1,07 \cdot z_i$
- (7) $\mathcal{E}P = 9 \cdot \mathcal{E}P_{midi}$

A l'aide de ces relations et de celles données par le modèle de TALLING (1957) il est possible d'estimer $\mathcal{E}P_{midi}$ et $\mathcal{E}P$ à partir des seules mesures de B_{chl} et de z_s (éventuellement de I'_0 et de \mathcal{E}). Mais, la précision de cette évaluation dépend étroitement des paramètres choisis et de la précision avec laquelle ils ont pu être mesurés.

Les relations liant les différents paramètres de base de la production primaire permettent d'aboutir au schéma suivant:



b) ESSAI DE COMPARAISON AVEC LE MODELE DE TALLING

Des mesures effectuées sur le Petit Lac, 3 types de relations empiriques peuvent être établies:

$$\begin{aligned}
 P_{opt} &= f(B_{chl}) \\
 z_i &= f(z_s) \text{ ou encore } z_i = f(\xi) \\
 \xi \xi P &= f(\xi P_{midi})
 \end{aligned}$$

L'amplitude de variation de la température est réduite à l'intervalle 10°C-14°C, aussi ne permet-elle pas, seule, d'expliquer les fluctuations de l'activité optimale φ_{opt} .

En E.2.6., la relation $z_{0,5P_{opt}} / z_i = 1,07$ a été établie, soit approximativement l'égalité:

$$z_i = z_{0,5P_{opt}}$$

La relation $\xi \xi P = 9 \cdot \xi P_{midi}$ estimée à partir du rapport $\xi I_{midi} / \xi \xi I = 9$ peut-être comparée aux résultats prévus par le modèle d'intégration à la journée (TALLING, 1957):

$$\frac{\xi \xi P}{\xi P_{midi}} = 0,9 \cdot \Delta t \cdot \frac{\ln I'_0 - \ln 0,5 I_K}{\ln I'_{0midi} - \ln 0,5 I_K}$$

où I'_0 , I'_{0midi} et I_K sont estimés tous trois sur le spectre visible (bande 400-700 nm)

et \ln = logarithme népérien.

En utilisant les valeurs moyennes calculées sur l'ensemble des mesures effectuées au cours de cette présente étude:

$$\bar{I}'_{O_{\text{midi}}} = 167,20 \text{ J.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$$

$$\bar{I}'_O = 72,46 \text{ J.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$$

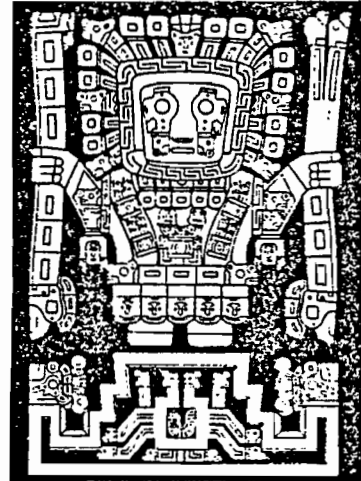
$$\bar{I}'_K = 3,54 \text{ J.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$$

et en les remplaçant dans l'équation citée plus haut, le modèle de Talling donne:

$$\xi\xi_P / \xi\xi_{P_{\text{midi}}} = 9,09$$

Etant donnée l'incertitude sur le calcul de ξI_{midi} et de $\xi\xi I$ (en l'absence d'un intégrateur de lumière branché sur la sonde LI-COR émergée, ξI_{midi} et $\xi\xi I$ sont calculés par la méthode d'intégration de Simpson, dont l'énoncé est donné en B.4.2., sur des valeurs ponctuelles mesurées au cours de la journée) on peut considérer que l'extension à la journée du modèle de Talling est en assez bonne concordance avec les résultats observés. Pour plus de rigueur, il aurait fallu réaliser diverses incubations au cours d'une même journée (ce qui n'a pas été possible, faute d'un nombre suffisant de flacons d'incubation et d'ampoules de solution radioactive ainsi qu'en raison du fait qu'à deux il est difficile de mener à bien une telle manipulation, compte tenu de l'exiguïté de notre bateau) afin de ne pas passer par là mesure du rapport $\xi\xi I / \xi I_{\text{midi}}$ pour l'estimation du rapport $\xi\xi P / \xi P_{\text{midi}}$.

Le faible nombre de mesures du rapport I'_O / I'_K ne permet pas de déterminer avec précision la fonction $F(I)$ et ainsi de vérifier la justesse de l'emploi du modèle de Talling pour le calcul de l'intégration sur la profondeur de la production primaire. Les relations précédentes laissent penser qu'il y a effectivement concordance. La validité du modèle est, par contre, semble-t-il vérifiée pour le calcul de la production journalière $\xi\xi P$ à partir de la production horaire au voisinage de midi ξP_{midi} .



F. CONCLUSIONS GENERALES

La latitude du Petit Lac (16°S) est principalement responsable de la faible amplitude des variations saisonnières de son régime physique. Son altitude élevée (3808 m), quant à elle, influe particulièrement sur la température de ses eaux. La lumière incidente globale atteignant la surface ne varie que de 445 à $579 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{j}^{-1}$ (en moyennes mensuelles des valeurs journalières absolues, d'après BOULANGE et al., 1981) et la température de ses eaux seulement de 10 à 15°C , en valeurs extrêmes. Ces températures basses pour un milieu tropical sont à la base des particularités du Lac Titicaca.

67% du volume du Petit Lac correspond à des profondeurs inférieures à 10 mètres. Aussi, la majeure partie du Petit Lac est-elle soumise à des fluctuations de température de type nyctémérales, de la surface au fond. L'ensoleillement élevé et la faible nébulosité (excepté pendant la saison pluvieuse), conséquences de son altitude élevée, 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 dits "chauds" (températures supérieures à 4°C).

Seulement dans la zone la plus profonde du Petit Lac, la Fosse de Chúa (40 mètres de profondeur), se succèdent une stratification estivale de faible amplitude (inférieure à 2°C) à des

profondeurs comprises entre 20 et 30 mètres et une homothermie hivernale. L'évolution des profils verticaux de température (Fig. 4) et d'oxygène dissous (Fig.6) 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 déstabilisent l'ensemble de la couche d'eau et entraînent ainsi, dans cette Fosse, l'existence d'un cycle annuel de variations du phytoplancton beaucoup plus marqué que dans le reste du Petit Lac. De plus, le volume d'eau qui s'écoule annuellement par le Déroit de Tiquina, du Grand Lac vers le Petit Lac ($0,55 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$), donne l'ordre de grandeur des déplacements horizontaux des masses d'eau dans la région de Chúa. L'action conjuguée des vents et du refroidissement sur la dynamique du phytoplancton, en hiver, est équivalente à celle des variations saisonnières du rayonnement solaire incident des latitudes plus hautes.

Les biomasses phytoplanctoniques de l'ensemble des stations du Petit Lac, exprimées par unité de volume, sont comparables à celles du Grand Lac. Par contre, exprimées par unité de surface, les biomasses équivalentes de la Fosse de Chúa et du Grand Lac dominent d'un facteur 10 celles du reste des stations du Petit Lac (en raison notamment de la grande disparité des profondeurs respectives de ces deux milieux). La répartition verticale du phytoplancton - constitué en majorité de formes non mobiles - est particulièrement dépendante du gradient de stratification du milieu. Les prélèvements effectués au voisinage du midi solaire, 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. De même, il est important de noter que, sur l'ensemble des stations du Petit Lac, l'amplitude annuelle de variation des biomasses phytoplanctoniques est réduite: le rapport $B_{\text{max}}/B_{\text{min}}$ est généralement inférieur à 3 (Figures 20, 21, 24 et 39).

Selon les critères définis par LICKENS (1975), le Petit Lac (Fosse de Chúa exclue), avec des biomasses phytoplanctoniques voisines de $100 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3}$, des teneurs en phosphates et en nitrates inférieures à $5 \mu\text{g PO}_4\text{P}$ et $250 \mu\text{g NO}_3\text{N}$ respectivement, peut-être rangé parmi les lacs oligotrophes.

Les profils verticaux de production primaire de la Fosse de Chũa présentent une forte inhibition de l'activité photosynthétique dans le premier mètre d'eau sous la surface (Fig. 38). La zone euphotique z_{eu} , limitée par définition par la profondeur où ne parvient que 1% de l'énergie subsuperficielle (cf. A.4.2. c), y est importante, puisqu'elle s'étend en moyenne annuelle à plus de 17 mètres de profondeur. En février-mars 1980, z_{eu} varie entre 17,5 et 18,5 mètres; à cette période la thermocline est bien développée et la profondeur du maximum du gradient de température (appelée z_{mix}) atteint 25 mètres. C'est une caractéristique de lac oligotrophe de grande transparence. En raison de 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 basse par suite de l'utilisation des sels nutritifs et de l'inhibition de l'activité photosynthétique par la lumière; le maximum de biomasse s'y observe légèrement au-dessus de la thermocline, aux environs de 15 mètres de profondeur (Fig. 27). Les pluies qui sévissent à cette époque, par l'apport en nitrates d'origine atmosphérique (provenant en fait du NH_3 contenu dans les eaux de pluies et oxydé en NO_3^- par les bactéries nitrifiantes) qu'elles représentent et la nébulosité qui les accompagne, contribuent probablement, en grande partie, à limiter l'enfoncement de ce maximum de biomasse en maintenant dans la couche supérieure des conditions physiologiques favorables au développement du phytoplancton. En effet, dans les lacs particulièrement transparents et profonds, tels que les lacs Baykal, Tahoe et Crater, 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 mètres à la station de Chũa. Les teneurs en nitrates (Fig. 9) et phosphates (Fig. 7) 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 vertical de production primaire. Des mesures de production primaire voisines de $1 \text{ mg C.m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$, à des profondeurs supérieures à 20 mètres, n'y 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, sous la thermocline qui joue le rôle d'une barrière vis-à-vis de la diffusion verticale des éléments dissous et donc empêche les échanges en sels nutritifs entre épilimnion et hypolimnion), 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 éclaircements, 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 éclaircements (ce qui compense, en quelque sorte, la pauvreté du milieu en sels nutritifs).

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.

En raison du déplacement général des eaux, un apport permanent en sels nutritifs dissous se fait du Grand Lac vers le Petit Lac par le Déroit de Tiquina (CARMOUZE et *al.*, 1978). Or, dans le Grand Lac, profond, les éléments nutritifs assimilés disparaissent en grande partie de la zone euphotique lors de la chute qui accompagne la mort cellulaire du phytoplancton limnique. 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 origine une utilisation plus complète, en particulier par les macrophytes et les végétaux épiphytes.

D'un autre côté, la profondeur recevant l'énergie optimale pour la photosynthèse est rarement atteinte, la faible profondeur et l'inhibition de surface limitent considérablement la production primaire du Petit Lac par unité de surface. Ceci se tra-

duit par une transparence élevée des eaux qui permet d'étendre la zone euphotique jusqu'au fond. Les efficacités photosynthétiques mesurées à la station de Sukuta, par exemple, inférieures à 0,06% (cf. E.2.8.), comparées à celles du Grand Lac, comprennent entre 0,12 et 0,54% (RICHERSON et *al.*, 1977), en témoignent.

En d'autres termes, le Petit Lac (Fosse de Chúa exclue) est favorisé par le recyclage de ses éléments nutritifs (Tableau 7), 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 qui limite la couche productive. La production phytoplanctonique moyenne du Petit Lac ($129 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) confirme son caractère de lac oligotrophe. Mais, il faut signaler que la production du phytoplancton limnique étudiée seule ici, n'est qu'une partie, sans doute relativement faible de la production végétale aquatique du Petit Lac (Tableaux 8 et 9), sans compter la production bactérienne dont les mesures font défaut. En effet, 56% de la surface en eau du Petit Lac sont occupés par une végétation aquatique constituée de macrophytes (dont *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Zanichellia* et *Totora*), d'algues fixées (en particulier les herbiers à *Chara*), de périphyton (non évalué) et de phytobenthos (qui joue le rôle d'un filtre dans les échanges vase-eau; 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 mètres. Leur production nette atteint 0,70 à 1,19 $\text{cal.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (c'est-à-dire, environ 8,4 à 14,4 $\text{g C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ a) 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, et 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 $\text{g C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$. Les mouvements horizontaux latéraux (indépendamment de la

^a Si l'on utilise les facteurs de conversion suivants: 1 mg C dégradé fourni 9,36 calories; en 4 heures d'incubation (entre 10h et 14h) la production primaire mesurée représente 35% de la production primaire journalière.

circulation générale des eaux) des masses d'eau sont assez limités pour ne pas influencer, de façon notable, la concentration en sels nutritifs de la région 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 de stabilité non saisonnières (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 diffère de celui d'un lac monomictique chaud, comme par exemple 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 plus 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 mètres de profondeur (Fig. 4). L'homogénéisation de l'épilimnion de Chúa provoque des changements de teneurs en sels nutritifs, aussi bien en surface qu'au fond (Fig. 43). LEWIS (1974) utilise le terme d'"atelmixis" pour qualifier ce mélange de deux niveaux de caractéristiques chimiques différentes, individualisés au cours de la stratification. A Chúa ces différences restent, sommes toutes, assez minimes.

La biomasse phytoplanctonique moyenne de la Fosse de Chúa: $2,6 \text{ g C.m}^{-2}$ 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 moyenne de 17 μm , domine très nettement les biomasses et les densités phytoplanctoniques de Chúa, durant la majeure partie de l'année (cf. C.1.1.). Les Chlorophycées et les Dinophycées dominant à Chúa comme dans le reste du Petit Lac. LEWIS (1976), dans son étude sur le Lac Mucubaji, situé dans les Andes vénézuéliennes, montre également la dominance de ces deux groupes. Selon cet auteur, les Chlorophycées, ne dominant presque jamais dans les biomasses phytoplanctoniques des lacs tropicaux de basse altitude, pourraient avec les Dino-

phycées remplacer les Diatomées et les Cyanophycées dans les lacs tropicaux de haute montagne. Au contraire, les résultats de RICHERSON 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 borgei*.

Ainsi, par ses différentes caractéristiques: rayonnement solaire 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 celles du Vorderer Finsertaler See des Alpes autrichiennes (PECHLANER, 1966; PECHLANER et *al.*, 1972) et des lacs du vallon de Port-Bielh des Pyrénées françaises (CAPBLANCQ et LAVILLE, 1968; CAPBLANCQ, 1972) présentées dans le Tableau 16. Il s'en distingue toutefois par un taux de renouvellement de son phytoplancton ($P.B^{-1}$) plus élevé, son caractère polymictique et l'absence de période de gel.

RODHE (1969) présente un schéma permettant de séparer les lacs en différents types trophiques en fonction de leur niveau de production primaire annuelle. L'auteur classe parmi les lacs oligotrophes ceux dont la production annuelle est inférieure à $25 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Il suggère toutefois, que cette limite, dans le cas de certains milieux, peut-être enfreinte.

Le Tableau 17 donne l'estimation des productions primaires annuelles de Sukuta, de la Fosse de Chúa et du Grand Lac (cette dernière est donnée par RICHERSON et *al.*, 1977), ainsi que celles d'autres lacs étudiés par le programme PBI (LE CREN et LOWE-MC CONNELL, 1980).

Alors que la station de Sukuta, représentative de la majeure partie du Petit Lac, peut-être encore considérée comme oligotrophe, la Fosse de Chúa et le Grand Lac dépassent considérablement la limite supérieure de production annuelle proposée par RODHE (1969) dans sa classification. Dans son schéma, les lacs dont la production primaire annuelle dépasse $75 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ font partie des lacs eutrophes. Cependant, le Lac Sammamish (aux U.S.A.) dont la production annuelle s'échelonne entre 170 et $260 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ est classé par WESTLAKE (1980) comme mésoeutrophe, alors qu'elle dépasse les $25 \text{ à } 75 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ proposés par RO-

DHE pour ce type de lac. Avec une production primaire annuelle voisine de $200 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, la Fosse de Chúa, peut de la même façon être classée parmi les lacs mésoeutrophes définis par RODHE.

Cependant, le classement des lacs sur la base de la production primaire annuelle par unité de surface n'est, bien souvent, pas le critère idéal de comparaison. En effet, VOLLENWEIDER (1960) remarque, par exemple, que la production du Lac Majeur (méso-trophe) est supérieure à celle du Lac Erken (eutrophe) tout simplement parce que ce dernier gèle 3 à 4 mois par an. Ainsi, il semble préférable d'utiliser les critères P_{opt} et $\xi P/P_{\text{opt}}$. Le Tableau 17 permet ainsi de constater que les valeurs de production optimale P_{opt} relatives au Petit Lac et au Grand Lac sont faibles comparées à celles d'autres lacs oligotrophes, avec respectivement $P_{\text{opt}} < 10 \text{ mg C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ et $P_{\text{opt}} < 30 \text{ mg C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$. Par contre, les mesures du rapport $\xi P/P_{\text{opt}}$ (qui caractérise l'allure du profil vertical de production primaire) y sont, comparativement, très élevées. Ceci signifie qu'à ξP égal, P_{opt} est, en comparaison, plus faible au Titicaca et donc, par compensation, la couche photosynthétiquement active (qui s'étend bien au-delà de la profondeur $z_{1\%I_0}$, cf. A.4.1.c) s'y étend plus profondément. En d'autres termes, la transparence y est plus élevée et la couche euphotique ($z_{\text{eu}} \gg z_{1\%I_0}$) plus importante. Cet enfoncement compense également la forte inhibition de surface de l'activité photosynthétique induite par le rayonnement solaire intense. La figure 50 donne la mesure de l'écart existant entre la profondeur où P est nulle (qui est, en fait, la limite inférieure de la "vraie" zone euphotique) et la profondeur $z_{1\%I_0}$, les 25 février, 12 mars et 8 avril 1980 à Chúa.

Une P_{opt} faible et un rapport $\xi P/P_{\text{opt}}$ élevé attestent du caractère oligotrophe marqué du Lac Titicaca, malgré des valeurs de productions annuelles à tendance mésoeutrophe à eutrophe.

Si l'on veut toutefois généraliser: le Lac Titicaca dans son ensemble (et si l'on ne considère que le phytoplancton limnique) se caractérise par la coexistence de deux milieux assez extrêmes:

- un milieu profond et eutrophe: le Grand Lac (selon la classification de RODHE (1969),

- et un milieu peu profond et oligoeutrophe à mésoeutrophe:
le Petit Lac.

La Fosse de Chúa, quant à elle, constitue un milieu intermédiaire de type mésoeutrophe.

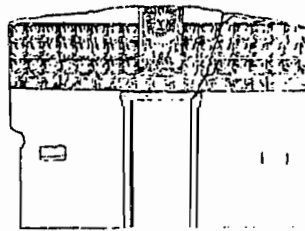
De l'analyse du Tableau 17, il ressort:

- (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, situés à moyenne altitude, comme les lacs canadiens, et
- (3) que la méso-eutrophie de la Fosse de Chúa s'apparente à celle des lacs tempérés de plus haute altitude.

Il est malgré tout important de noter que l'oligotrophie du Petit Lac est en fait toute relative et n'intéresse que le phytoplancton limnique. Elle est fortement compensée par l'eutrophie marquée de la végétation aquatique. Le développement des macrophytes aquatiques du Petit Lac (en raison de sa faible profondeur) est considérable, comparé à celui du Grand Lac, où il est limité à quelques zones peu profondes (la Baie de Puno, en particulier) et à une frange littorale étroite. Une étude comparative de la production primaire globale de l'ensemble phytoplancton - périphyton - phytobenthos - macrophytes - algues fixées (et production bactérienne) révélerait, sans doute, que la productivité primaire globale du Petit Lac est bien supérieure à celle du Grand Lac et qu'elle permet de le classer parmi les lacs eutrophes. Tout ceci démontre, au moins, la grande subjectivité des critères d'eutrophisation basés sur les mesures de production primaire du phytoplancton seul. Il est tout aussi important d'indiquer les paramètres pris en compte pour le classement d'un milieu dans une catégorie (oligotrophe, mésotrophe et eutrophe) que de mentionner les niveaux considérés (phytoplancton, périphyton, phytobenthos, macrophytes, algues fixées, organismes bactériens). En toute logique, seule une étude globale de l'ensemble de ces niveaux pourrait conduire au classement d'un milieu donné. Mais là encore, tout est affaire de nuances.

L'évolution de l'état trophique d'un milieu est de type continu. Fixer des seuils pour l'établissement de niveaux successifs est toujours plus ou moins arbitraire, compte tenu de l'ensemble des paramètres à prendre en considération et du choix de ceux-ci.

Le but de la présente étude a été de donner les caractéristiques originales d'un lac tropical de très haute altitude, le Lac Titicaca, en matière de phytoplancton et de production primaire, par rapport à d'autres milieux déjà connus. La comparaison des deux bassins, le Petit Lac et le Grand Lac, sur le plan de leurs productions phytoplanctoniques respectives ne saurait être, en soi, satisfaisante. Il est impératif d'y considérer celles des plantes aquatiques, du phytobenthos, du périphyton et des algues fixées qui prolifèrent dans le Petit Lac, alors qu'ils sont peu importants dans le Grand Lac, dont les données restent fragmentaires ou inexistantes.





G. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AHLGREN (I.), 1973 - Limnological studies in Lake Norrviken. III. The effect of the diversion.
Scripta Limnol. Uppsal. Coll. n° 333.
- BAZOBERRY (Q.), 1968 - Balance hídrico del Lago Titicaca.
Informe interno de la dirección de irrigación. Ministerio de Fomento. LIMA.
- BOULANGE (B.), AQUIZE J. (E.), 1981 - Morphologie, hydrographie et climatologie du Lac Titicaca et de son bassin versant.
Revue d'Hydrobiologie Tropicale ORSTOM (sous presse).
- CAPBLANCQ (J.), 1972 - Phytoplancton et productivité primaire de quelques lacs d'altitude dans les Pyrénées.
Ann. Limnol., 8 (3): 231-321.
- CAPBLANCQ (J.), 1974 - Recherches sur la productivité primaire des lacs d'altitude.
Thèse Doct. Sc. Nat., Univ. Paul Sabatier de TOULOUSE, N° ordre: 583.
- CAPBLANCQ (J.), LAVILLE (H.), 1968 - Etude morphométrique et physico-chimique de neuf lacs du Massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées).
Ann. Limnol., 4 (3): 275-324.
- CARMOUZE (J.P.), AQUIZE J. (E.), 1981 - La régulation hydrique du Lac Titicaca.
Revue d'Hydrobiologie Tropicale ORSTOM (sous presse).
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1977 - La régulation hydrique des lacs Titicaca et Poopó.
Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 11 (4): 269-283.
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1978 - Circulación de materia (agua-sales disueltas) a través del sistema fluvio-lacustre del altiplano: la regulación hídrica e hidroquímica de los Lagos Titicaca y Poopó.
Cah. ORSTOM, sér. Géol., 10 (1): 19-88.

- CARMOUZE (J.P.), LAZZARO (X.), LLANOS (G.), 1980 - Les associations ioniques dans les eaux continentales. Leurs conséquences sur la régulation thermodynamique d'un milieu aqueux. Cas des eaux du Lac Tchad et du système fluvio-lacustre de l'altiplano bolivien. Programme de calcul.
Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 13 (1-2):3-34.
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1981 - La régulation hydrochimique du Lac Titicaca.
Revue d'Hydrobiologie Tropicale ORSTOM (sous presse).
- COLLOT (D.), 1981 - Les macrophytes de quelques lacs andins (Lac Titicaca, Lac Poopó, lacs des vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhujo).
Revue d'Hydrobiologie Tropicale ORSTOM (sous presse).
- 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, Oecol. Génér., 1 (1): 11-26.
- FRONTIER (S.), 1969 - Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton (Séminaire, NOUMEA, janvier 1969).
Doc. Sci. Centre ORSTOM, NOSY-BE, 7, multigr., 33 p.
- FRONTIER (S.), 1974 - Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical: étude descriptive et statistique du peuplement zooplanctonique de la région de Nosy-Bé (Madagascar).
Thèse Doct. Etat Sciences, Univ. Aix Marseille.
- FRONTIER (S.), 1976 - Utilisation des diagrammes rangs-fréquences dans l'analyse des écosystèmes.
Bull. Rech. Océanogr. 1 (3): 35-48.
- FRONTIER (S.), 1977 - Réflexions pour une théorie des écosystèmes.
Bull. Ecol., 8: 445-464.
- GANF (G.G.), 1972 - The regulation of net production in lake George, Uganda, East Africa.
In: Productivity problems of freshwaters, 7. KAJAK et A. HILLBRICHT-ILKOWSKA eds., Warszawa-Krakow: 693-708.

- GANF (G.G.), 1975 - Photosynthetic production and irradiance - photosynthesis relationships of the phytoplankton from a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda).
Oecologia, 18: 165-183.
- GELIN (C.), 1975 - Nutrients, biomass and primary productivity of nanoplankton in eutrophic Lake Vombsjon, Sweden.
Oikos, 26: 121-139.
- GILSON (H.C.), ed., 1939, 1940, 1955 - Reports of the Percy Sladen trust Expedition.
Trans. Linn. Soc. Lond., 1 (3): 1-357.
- GILSON (H.C.), 1964 - Lake Titicaca.
Verh. Internat. Verein Limnol., 15: 112-127.
- GOLTERMAN (H.L.) ed., 1969 - Methods for chemical analysis of freshwaters.
IBP Handbook no 8, Blackwell Scientific Publications Oxford and Edinburgh, 165 p.
- HAGMEIER (E.), 1961 - Plankton - Aquivalente.
Kieler Meeresforsch., 17 (1): 32-47.
- HEGEWALD (E.), ALDAVE (A.), HAKULI (T.), 1976 - Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton - 1. Review of literature, description of the investigated waters and chemical data.
Arch. Hydrobiol., 78 (4): 495-506.
- HEGEWALD (E.), SCHNEPTF (E.), ALDAVE (A.), 1978 - Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton - 4. The algae of Laguna Paca with special reference to *Chodatella subsala* and *Scenedesmus ellipticus*.
Arch. Hydrobiol. / suppl. 51, Algological Studies 21: 384-392, Stuttgart.
- HUTCHINSON (G.E.), LOFFLER (H.), 1956 - The thermal stratification of lakes.
Proc. Nat. Acad. Sci., 42: 84-86.
- HUTCHINSON (G.E.), 1957 - A treatise on Limnology. Vol. I, Geography, Physics and Chemistry.
John Wiley and sons. New York.
- JAVORNICKY (P.), 1958 - The revision of some quantitative methods for phytoplankton research.
Scientif. Papers Inst. Chem. Techn. Prague, Fac. Techn. Fuel and Water, 2: 283-367.
- KOESSLER (A.), 1970 - Über dem palieesgang der potentiellen Verdunstung in Titicacabecken.
Arch. Met. Geoph. Biokl. Ser. B, 18: 239-252.

- LAZZARO (X.), 1981 - Biomasses, peuplements phytoplanctoniques et production primaire du Lac Titicaca.
Revue d'Hydrobiologie Tropicale ORSTOM (sous presse).
- LE CREN (E.D.) et LOWE Mc CONNELL (R.H.) ed., 1980 - The functioning of freshwater ecosystems.
IBP Handbook n° 22, Cambridge University Press, 588 p..
- LEMOALLE (J.), 1979 - Biomasse et production phytoplanctonique du Lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions du milieu.
Thèse Doct. Etat 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.), 1976 - Chemistry, energy flow, and community structure in some Venezuelan freshwaters.
Arch. Hydrobiol., 50 (2/3): 145-207.
- LICKENS (G.E.), 1975 - Primary production of inland aquatic ecosystems.
In: H. Lieth and R.H. Whittaker eds.. The Primary Productivity of the Biosphere. New York, Springer-Verlag.
- LOHMANN (H.), 1908 - Untersuchungen zur Feststellung des Vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton.
Wiss Meeresunters, Abt. Kiel N.F., 10: 132-170.
- LORENZEN (C.J.), 1967 - Determination of Chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations.
Limnol. Oceanogr., 12: 343-346.
- LUND (J.W.G.), KIPPLING (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 (R.H.), 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.
- Mc QUEEN (D.T.), 1970 - Grazing rate and food selection in *Diaptomus oregonensis* (Copepoda) from Marion Lake, British Columbia.
J. Fish. Res. Bd. Canada, 27: 13-20.

- MONHEIN (F.), 1956 - Beiträge Zur Klimatologie und Hydrologie des Titicaca beakens.
Selbstverl. d. Geograph. Insr. d. Univ. Heidelberg, 192 p.
- MOREL (A.), SMITH (R.C.), 1974 - Relation between total quanta and total energy for aquatic photosynthesis.
Limnol. Oceanogr., 19,4: 591-600.
- MORLON (P.), 1978 - Elementos de descripción frecuencial no específica de las heladas.
Agencia Can. para el desar. intern. Conv. Perú-Canada. Min. Agr. y Alim. Zona XII. Puno. Rapp. multgr. 38p.
- 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 E ken.
Symb. Bot. Upsaliense, 17 (5): 1-163.
- NEVEU-LEMAIRE (M.), 1906 - Les Lacs des Hauts Plateaux d'Amérique du Sud.
Paris.
- PECHLANER (R.), 1966 - Die Finstertaler Seen (Kühtai, Österreich). I. Morphometrie, Hydrographie, Limnophysik und Limnochimie.
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, Kühtai, Austria).
Proc. UNESCO-IBP Symposium on Productivity Problems of Freshwaters. Kazimierz - Dolny, Poland. May 6-12 1970: 237-267.
- PELLETIER (J.), 1973 - Contribution à l'étude de la production primaire du Lac Léman.
Thèse Biol. Appl. opt. Ecol., Univ. de Provence.
- PELLETIER (J.), 1978 - Production primaire du Lac Léman et de quelques Lacs français voisins.
Verh. Internat. Verein. Limnol. 20: 921-927.
- PETERSSON (H.), HÖGLUND (H.), LANDBERG (S.), 1934 - Submarine daylight and the photosynthesis of phytoplankton.
Medd. Oceanogr. Inst. Göteborg., 10: 1-17.

- POOLE (H.H.), ATKINS (W.R.G.), 1929 - Photoelectric measurements of submarine illumination through the year.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 16 (1): 297-324.
- REYSSAC (J.), NGUYEN THOUNG DAO, 1977 - Sur quelques pêches de phytoplancton effectuées dans le Lac Titicaca (Bolivie-Pérou) en décembre 1976.
Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 11 (4): 285-289.
- RICHERSON (P.J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), 1977 - The limnology of Lake Titicaca (Perú-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, pp 50-64. Washington, DC: National Academy of Sciences.
- ROMANENKO (W.I.), 1964 - Heterotrophic assimilation of CO₂ by the aquatic microflora.
Microbiologia, 33 (4): 679-683.
- SMAYDA (T.J.), 1965 - A quantitative analysis of the phytoplankton Gulf of Panama. II. On the relationship between ¹⁴C assimilation and diatom standing crop.
Bull. Inter-amer. Trop. Tuna Comm., 9 (7): 465-531.
- STRICKLAND (J.D.H.), 1958 - Solar irradiation penetrating the ocean; review of requirements, data and methods of measurements with particular reference to photosynthetic productivity.
Journ. Fish. Res. Bd. Canada, 15 (3): 453-493.
- SOROKIN (Y.I.), 1965 - On the tropic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies.
Mem. Ist. Ital. Idrobiol., (Suppl.) 18: 187-205.
- SOROKIN (Y.I.), KADOTA (H.), 1972 - Techniques for the assesment of microbial production and decomposition in freshwaters.
IBP Handbook n° 23, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 112 p.
- TALLING (J.F.), 1957 - Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation.
New Phytol., 56: 29-50.

- TALLING (J.F.), 1965 - Comparative problems of phytoplankton production and photosynthetic productivity in a tropical and temperate lake.
Memorie Ist. Ital. Idrobiol., 18 (suppl.): 399-424.
- TALLING (J.F.), WOOD (R.B.), PROSER (M.V.), BAXTER (R.M.), 1973 - Upper limit of photosynthetic productivity by phytoplankton: evidence from Ethiopian Soda Lake.
Freshwater Biol., 3: 53-76.
- TILZER (M.), 1972 - Bacterial productivity of a high-mountain lake.
Internat. Verein. Limnol., 18: 188-196.
- TUTTLE (J.H.), 1979 - Microbial dark assimilation of CO₂ in the Cariaco Trench.
Limnol. Oceanogr., 24 (4): 746-753.
- TRAVERS (M.), 1971 - Le microplancton du Golfe de Marseille: études quantitatives, structurales et synécologiques - variations spatio-temporelles.
Thèse Doct. Etat Univ. Aix Marseille, 595 p..
- UHELINGER (V.), 1964 - Etude statistique des méthodes de dénombrement planctonique.
Arch. Sci., 17: 121-223.
- UTERMOHL (H.), 1958 - Zur Vervollkommnung der quantitative Phytoplankton Methodik.
Mitt. Intern. Ver. Limnol., 9: 1-38.
- VOLLENWEIDER (R.A.), 1960 - Beiträge zur Kenntnis optischer Eigenschaften der Gewässer und Primärproduktion.
Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 12: 201-244.
- VOLLENWEIDER (R.A.) ed., 1969 - A manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environments.
IBP Handbook no 12, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, 244 p..
- WESTLAKE (D.F.), 1980 - Primary Production.
In: Le Cren (E.D.) et Lowe-Mc Connell (R.H.) eds... The functioning of freshwater ecosystems. IBP Handbook no 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.
- WRIGHT (J.C.), 1960 - The limnology of Canyon Ferry reservoir. III. Some observations on the density dependence of photosynthesis and its cause.
Limnol. Oceanogr., 5: 356-361.

	Petit Lac	Grand Lac	Lac Titicaca entier
Superficie en eau (A)	1367 km ²	7081 km ²	8448 km ²
longueur (L)	62 km	151 km	178 km
largeur (l)	41 km	69 km	69 km
volume en eau (V)	12,36.10 ⁹ m ³	883,50.10 ⁹ m ³	895,86.10 ⁹ m ³
profondeur maximale (Z _m)	42 m	284 m	284 m
profondeur moyenne (Z)	9 m	135 m	105 m
forme de la cuvette (\bar{Z}/Z_m)	0,21	0,47	0,37
ligne de rivage (L _R)	305 km	455 km	915 km
développement de la L _R (DL _R)*	2,28	1,59	2,79
surface du bassin versant (S _{BV})			57340 km ² **
creux du Lac (Z _m /√A)	0,001	0,003	0,003

*Tableau 1 - Caractéristiques morphométriques du Lac Titicaca
(d'après BOULANGE et AQUIZE, 1981).*

Septembre	9.0	Janvier	5.8	Mai	9.1
Octobre	9.2	Février	5.8	Juin	9.4
Novembre	8.5	Mars	6.6	Juillet	9.7
Décembre	6.8	Avril	8.5	Août	9.1

Tableau 2 - *Durée de l'ensoleillement journalier (en h.j⁻¹): moyennes mensuelles à Puno de 1964 à 1978 (d'après BOULANGE et AQUIZE, 1981).*

Septembre	2320	Janvier	2144	Mai	1969
Octobre	2412	Février	2065	Juin	1940
Novembre	2420	Mars	2006	Juillet	1860
Décembre	2307	Avril	2190	Août	2195

Tableau 3 - *Rayonnement journalier (en J.cm⁻².j⁻¹): moyennes mensuelles à Puno en 1978 (d'après BOULANGE et AQUIZE, 1981).*

	Petit Lac		Grand Lac	
	Apports	Pertes	Apports	Pertes
fleuves	1,15		7,20	
pluies	1,15		6,70	
évaporation		2,25		12,30
infiltration		0,48		1,05
Desaguadero		0,22		
Tiquina	0,55			0,55
résurgences	0,10			
bilan	2,95	2,95	13,90	13,90

Tableau 4 - Bilan hydrique annuel du Lac Titicaca: apports et pertes pour le Petit Lac et le Grand Lac, en $10^9 m^3 \cdot an^{-1}$ (d'après CARMOUZE et AQUIZE, 1981).

Stations	ϵ_{\min} (m^{-1})	ϵ_{\max} (m^{-1})	$\bar{\epsilon}$ (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

Tableau 5 - Coefficient moyen d'atténuation de la lumière $\bar{\epsilon}$, pour la période février-juin 1980, aux différentes stations du Petit Lac.

Stations	Z_s min (m)	Z_s max (m)
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

Tableau 6 - Profondeurs de disparition du disque de Secchi Z_s (= transparence): valeurs extrêmes atteintes au cours de l'année, aux différentes stations du Petit Lac.

	[i] m M.l ⁻¹		(i) M x 10 ⁹		R _i %		T _i années	
	PL	GL	PL	GL	PL	GL	PL	GL
HCO ₃ /CO ₃	1,77	2,21	24	1940	6,40	0,49	15,6	204
SO ₄	2,80	2,64	35	2330	3,60	0,22	27,7	454
Cl	7,60	7,10	95	6275	1,50	0,18	66,6	555
Na	8,40	7,76	105	6865	1,60	0,18	62,5	555
K	0,43	0,39	5,5	348	2,72	0,20	36,7	500
Ca	1,54	1,64	19	1441	7,10	0,48	14,1	208
Mg	1,53	1,44	19	1271	2,50	0,19	40	526
SiO ₄ H ₄	0,28	0,22	0,10	7,35	170,00	16,30	0,6	6,1

Tableau 7 - Compositions chimiques annuelles moyennes [i], stocks en éléments dissous (i), taux annuels de renouvellement R_i et temps de séjour T_i pour les eaux du Petit Lac (PL) et du Grand Lac (GL) (d'après CARMOUZE et al., 1981).

Plantes	B	P.N.
Chara	450000	5000
Schoenoplectus	131700	120
Myriophyllum	52200	2200
Elodea	52200	2200
Potamogeton	40900	770
TOTAL	727000	10290

Tableau 8 - Evaluation des Biomasses B (en tonnes de matières sèches et des Production Nettes P.N. (en tonnes de matières sèches) des plantes aquatiques du Petit Lac (d'après COLLOT, 1981).

Plantes	cal.cm ⁻² .h ⁻¹	mgC.m ⁻² .jour ⁻¹
Chara	1,19 ± 0,14	14,5 ± 1,7
Myriophyllum	0,30 ± 0,10	3,7 ± 1,2
Elodea	0,67 ± 0,08	8,2 ± 1,0
Potamogeton	0,27 ± 0,03	3,3 ± 0,4

Tableau 9 - Productions nettes horaires (cal.cm⁻².h⁻¹) et journalières (mgC.m⁻².jour⁻¹) de plantes aquatiques du Petit Lac (d'après COLLOT, 1981). Les transformations suivantes sont utilisées pour passer des productions horaires aux productions journalières:

- a) La dégradation d'1 mg de carbone correspond à la libération de 9,36 calories dans le milieu (PELLETIER, 1971)
- b) La production du tiers médian de la journée solaire (4 heures, pour la période 10h-14h) représente 35% de la production de la journée.

Etude du niveau trophique primaire du petit lac TITICACA
(lago HUINAIMARCA)

TABLEAU SYNOPTIQUE

Z (m)	0	0.5	1	1.5	2	3	3.5	4	5	6	7	8	9	9.5	10	12	15	18	19	20	25	27	30	35	40	
param. physique	T °C	* ₁ 2 5	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6
	hγ	* ₁ 2 5	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6	* ₁ 2 6
paramètres chimiques	pH	* ₃	* ₃	2	1	* ₃ 4			* ₃			*				* ₇							*		*	*
	O ₂	* ₃	* ₃	2	1	* ₃ 4			* ₃			*				* ₇							*		*	*
	CO ₂	* ₃	* ₃	2	1	* ₃ 4			* ₃			*				* ₇							*		*	*
	PO ₄ P	* ₃	* ₃	2	1	* ₃ 4			* ₃			*				* ₇							*		*	*
	NO ₃ N	* ₃	* ₃	2	1	* ₃ 4			* ₃			*				* ₇							*		*	*
	SiO ₂	* ₃	* ₃	2	1	* ₃ 4			* ₃			*				* ₇							*		*	*
paramètres biologiques	Chl.	* ₃	* ₃	2	1	* ₃ 4			* ₃			*				* ₇							*		*	*
	comp-lages	* ₃	* ₃	2	1	* ₃ 4			* ₃			*				* ₇							*		*	*
PROD.1	* ₃	* ₃			* ₃			* ₃			*					* ₇						*				

de plus, en chaque point: _mesure du Disque de Secchi
_heure de prélèvement
_état du ciel

Périodicité des tournées: 18 jours

POINTS	* CHÚA	1	2	3	4	6	7
Zmax. (m)	42	4	4	6	7	4	12 19

*: point de prélèvement de CHÚA

Tableau 10 - Tableau synoptique des mesures du programme d'étude du phytoplancton du Petit Lac.

Point n°	Ligne n°	Colonne n°	Point n°	Ligne n°	Colonne n°	Point n°	Ligne n°	Colonne n°	Point n°	Ligne n°	Colonne n°
1	16	22	21	20	3	41	22	6	61	9	12
2	18	18	22	13	5	42	14	23	62	11	15
3	16	8	23	8	23	43	9	18	63	22	14
4	6	9	24	25	12	44	9	23	64	19	17
5	14	6	25	18	16	45	4	14	65	10	10
6	5	4	26	22	13	46	9	24	66	21	5
7	19	15	27	22	17	47	17	16	67	21	12
8	11	5	28	2	17	48	11	16	68	18	7
9	6	18	29	10	8	49	7	12	69	8	15
10	21	14	30	13	13	50	6	6	70	22	5
11	13	8	31	7	10	51	5	6	71	16	7
12	7	3	32	22	6	52	16	1	72	9	19
13	8	2	33	11	20	53	8	12	73	6	15
14	11	4	34	20	22	54	3	10	74	12	25
15	16	4	35	22	7	55	9	4	75	12	10
16	7	8	36	16	6	56	12	8	76	2	18
17	9	15	37	8	13	57	9	11	77	11	14
18	18	17	38	8	18	58	17	18	78	17	14
19	1	10	39	24	16	59	15	19	79	10	7
20	19	11	40	23	20	60	24	10	80	10	19

Tableau 11 - Système de points répartis au hasard sur une surface circulaire de 25 unités de diamètre (système A de UHELINGER, 1964).

S (mm ²)	C _x	nb. de champs	S (mm ²)	C _x	nb. de champs	S (mm ²)	C _x	nb. de champs	S (mm ²)	C _x	nb. de champs
0,31	31,67	1	6,44	1,52	21	12,58	0,78	41	18,71	0,52	61
0,61	16,09	2	6,75	1,45	22	12,89	0,76	42	19,02	0,52	62
0,92	10,67	3	7,03	1,43	23	13,19	0,74	43	19,33	0,51	63
1,23	7,98	4	7,36	1,33	24	13,50	0,73	44	19,63	0,50	64
1,53	6,42	5	7,67	1,28	25	13,81	0,71	45	19,94	0,49	65
1,84	5,34	6	7,98	1,23	26	14,11	0,70	46	20,25	0,48	66
2,15	4,57	7	8,28	1,19	27	14,42	0,68	47	20,56	0,48	67
2,45	4,01	8	8,59	1,14	28	14,73	0,67	48	20,86	0,47	68
2,76	3,56	9	8,90	1,10	29	15,03	0,65	49	21,17	0,46	69
3,07	3,20	10	9,20	1,07	30	15,34	0,64	50	21,48	0,46	70
3,37	2,91	11	9,51	1,03	31	15,65	0,63	51	21,78	0,45	71
3,68	2,67	12	9,82	1,00	32	15,95	0,62	52	22,09	0,44	72
3,99	2,46	13	10,12	0,97	33	16,26	0,60	53	22,40	0,44	73
4,30	2,28	14	10,43	0,94	34	16,57	0,59	54	22,70	0,43	74
4,60	2,13	15	10,74	0,91	35	16,87	0,58	55	23,01	0,43	75
4,91	2,00	16	11,04	0,89	36	16,18	0,57	56	23,32	0,42	76
5,22	1,88	17	11,35	0,87	37	17,49	0,56	57	23,62	0,42	77
5,52	1,72	18	11,66	0,84	38	17,79	0,55	58	23,93	0,41	78
5,83	1,68	19	11,97	0,82	39	18,10	0,54	59	24,24	0,41	79
6,14	1,60	20	12,27	0,80	40	18,41	0,53	60	24,54	0,40	80

*Tableau 12 - Evolution de la surface dénombrée avec le nombre de champs optiques examinés.
 S_T = surface totale du fond de la chambre (490,87 mm²), S = surface dénombrée
(en mm²), C_x = facteur multiplicatif (permet de passer à la concentration en
cellules.ml⁻¹), nb. = nombre de champs dénombrés.*

surface/volume	0,35	0,35-0,50	0,25-0,89	0,90
épaisseur du cytoplasme pariétal	2	1,5	1	volume plasmique = volume total

Tableau 13 - Epaisseur du cytoplasme pariétal (en μm) en fonction de la valeur du rapport surface/volume des diatomées (d'après TRAVERS, 1971).

espèces	V _p	B _c
DINOPHYCEES		
<i>Peridinium</i> sp1	2290	185
<i>P.</i> sp2	8000	475
CYANOPHYCEES		
<i>Anabaena sphaerica</i>	110	20
<i>A. flos-aque</i>	110	20
<i>A. spiroides</i>	110	20
CHLOROPHYCEES		
Zygophycées		
Zygnématales		
<i>Mougeotia</i> sp.	3080	230
Desmidiacées		
<i>Closterium cuspidatum</i>	1075	105
<i>C. kuetzingii</i>	1030	100
<i>Cosmarium phaseolus</i>	905	90
<i>Staurastrum gracile</i>	90	15
Euchlorophycées		
Volvocales		
<i>Chlamidomonas</i> sp.	700	75
Chlorococcales		
<i>Ankistrodesmus</i> sp.	30	10
<i>Chodatella ciliata</i>	525	60
<i>Ch. quadrisetta</i>	525	60
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	65	10
<i>Monoraphidium</i> sp.	160	25
<i>Nephrochlamys</i> sp.	260	35
<i>Oocystis borgeti</i>	380	50
<i>Pediastrum boryanum</i>	1770	50
<i>Scenedesmus quadrisetus</i>	125	20
<i>Tetraedron minimum</i>	270	35
<i>T. muticum</i>	380	45
Ulothricophycées		
Ulothricales		
<i>Ulothrix subtilissima</i>	235	35
<i>U. zonata</i>	235	35
DIATOMOPHYCEES		
<i>Amphiprora alata</i>	6600	410
<i>Cocconeis</i> sp.	170	25
<i>Coscinodiscus</i> sp.	170	25
<i>Cyclotella</i> sp.	1135	110
<i>Fragilaria crotonensis</i>	270	35
<i>Nitzschia</i> sp.	130	20
<i>Synedra</i> sp.	1935	160

Tableau 14 - Biovolumes plasmiques V_p (en μ^3) et biomasse en carbone par cellule B_c (en pgC) des 31 espèces étudiées.

profondeurs	0,5	1	3	5	8	12	15	18	27 m
CHUA									
amplitudes	28,5-94,5	16,8-90,0	6,7-28,9	5,7-27,5	0,5-16,3	6,8-48,1		12,7-50,0	34,5-95,0
moyennes	66,5	52,5	13,9	14,5	10,0	16,4		30,2	55,2
SUKUTA									
amplitudes	9,2-22,3	6,7-22,5	4,9-11,2	3,5-7,8					
moyennes	15,0	9,8	7,5	6,5					
HUATAJATA (a)									
amplitudes	16,1-54,9	8,9-17,3	4,6-27,4	4,6-24,8	4,4-29,9				
moyennes	30,3	12,1	10,1	30,7	14,7				
ILE DU SOLEIL (b)									
amplitudes	5,1-71,2	3,4-47,4	3,2-44,9	2,6-24,8	2,3-22,8	2,2-40,2	0,4-21,4		
moyennes	34,8	19,8	15,6	10,5	10,1	12,6	9,3		
BAIE DE PUNO (c)									
	6,6	4,5	2,9	4,1	7,3	25,7			

94

Tableau 15 - Proportion représentée par l'assimilation de carbone dans les flacons opaques par rapport à l'assimilation totale de carbone (exprimés en %) :

- pour la période juin 1979-mai 1980, à Chúa
- pour la période septembre 1979-mai 1980, à Sukuta
- pour la période mars 1978-octobre 1978, entre Huatajata et l'Ile Paco ^(a)
- pour la période février 1978-octobre 1978, en face de l'Ile du Soleil ^(b)
- le 23 octobre 1978, dans la Baie de Puno ^(c)

(a), (b), (c) d'après les mesures effectuées par J.M. CHANTRAINE (1978, non publié).

lacs	alt. (m)	z _m (m)	P (mgC.m ⁻² .j ⁻¹)		B (mgC.m ⁻²) min-max.	ε (m ⁻¹) min-max.	P/B (j ⁻¹)	PO ₄ -P (µg.l ⁻¹)	NO ₃ -N (µg.l ⁻¹)	SiO ₄ -H ₄ (mg.l ⁻¹)	auteurs
			min-max.	moy.							
PETIT LAC TITICACA	3808										
Chúa		40	300-1000	555	1800-5000	0,28-0,33	0,22	1- 5	1- 9	0,2-1,0	LAZZARO (1981)
Sukuta	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 ^a	40-240 ^a	0,1-1,1	RICHERSON et al. (1977)
PORT-BIELH (Pyrénées)	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 FINSTER- TALER SEE (Alpes)	2237	28,5	35- 280	95	450-1570		0,03	0- 4	40-270		PECHLANER (1966,1972)
MUCUBAJI (Andes)	3350	15,5		168	18200 ^b		0,01	6	112		LEWIS et al. (1976)

Tableau 16 - Productivités primaires journalières de différents lacs d'altitude.

^a Les valeurs sont surestimées d'un facteur 10 (RICHERSON, comm. pers., 1981)

^b La biomasse en carbone élevée du Lac Mucubaji est due à la présence de grands phytoflagellés.

lacs	années	latitude	altitude (m)	type trophique	P_{opt} ($mgC.m^{-3}.h^{-1}$)	ξP_{midi} ($mgC.m^{-2}.h^{-1}$)	$\xi P_{midi} / P_{opt}$ (m)	$\xi\xi P$ ($mgC.m^{-2}.j^{-1}$)	production annuelle ($gC.m^{-2}.an^{-1}$)
PETIT LAC TITICACA Chua Sukuta	1979-80	16°00S	3808	mésoeutrophe oligotrophe	2,4-9 1,1-6,4	32-110 5,3-21	8,7-18,7 2,9-5	290-975 48-185	203 ^a 47 ^a
GRAND LAC TITICACA	1973	16°00S	3808	eutrophe	3-26	86-295	7,4-15,9	720-2860	566 ^b
VORDERER FINSTER- TALER SEE (Autriche)	1968-70	42°17N	2237	oligotrophe	45	0,1-35	0,002-0,8	1-315	24-31
PINK (Autriche)	1969-70	38°02N	115	oligotrophe	21	0,6-2,3	0,03-0,1	5-21	24
CHESTER MORSE (U.S.A.)	1971	47°20N	473	oligotrophe	4	3,8-175	1-45	30-1600	47
PORT-BIELH (France)	1967-68 1970	42°50N	2285	oligotrophe	6	0,01-30	0,002-5	0,1-270	25
TRUMEN (Suède)	1972	56°52N	161	mésoeutrophe	490	60-300	0,1-0,6	550-2750	180
SAMMAMISH (U.S.A.)	1970-71	47°36N	12	mésoeutrophe	40	5-160	0,1-4	45-1430	170-260
LEVEN (Ecosse)	1968-71	56°10N	107	eutrophe	390	17-900	0,04-2,3	150-7900	340-620
PASQUA (Canada)	1965-67	50°48N	479	eutrophe	530	70-1200	0,1-2,3	630-10000	450-460
KATEPWA (Canada)	1966	50°40N	478	eutrophe	190	50-700	0,3-3,7	450-6000	560

Tableau 17 - Productions primaires du Lac Titicaca et de quelques lacs étudiés dans le cadre du programme PBI (d'après WESTLAKE, 1980): (suite de la légende page suivante)

Tableau 17 (suite) - ^a productions annuelles estimées à partir de la production journalière moyenne: 555 mgC.m⁻².j⁻¹ pour Chúa et 129 mgC.m⁻².j⁻¹ pour Sukuta. On notera que la production intégrée sur la période 1^{er} mai 1979-30 mai 1980 (méthode de Simpson) à Chúa, permet de calculer une production annuelle de 200mgC.m⁻².an⁻¹.

^b production annuelle calculée à partir de l'estimation de RICHERSON et al. (1977): soit 5300 Kcal.m⁻².an⁻¹ convertie en mgC.m⁻².an⁻¹, en considérant que la dégradation de 1g de carbone dégage 9,36 Kcal.

Les mesures de P_{opt}, ΣP_{midi} correspondantes des différents lacs, données en mg O₂ ont été converties en mg C, sachant que la libération d'1 mg O₂ est équivalente à la synthèse de 0,375 mg C. Les valeurs de ΣP_{midi} ont été extrapolées à partir de celles de $\Sigma \Sigma P$ par la relation moyenne $\Sigma P_{\text{midi}} = \Sigma \Sigma P / 9$.

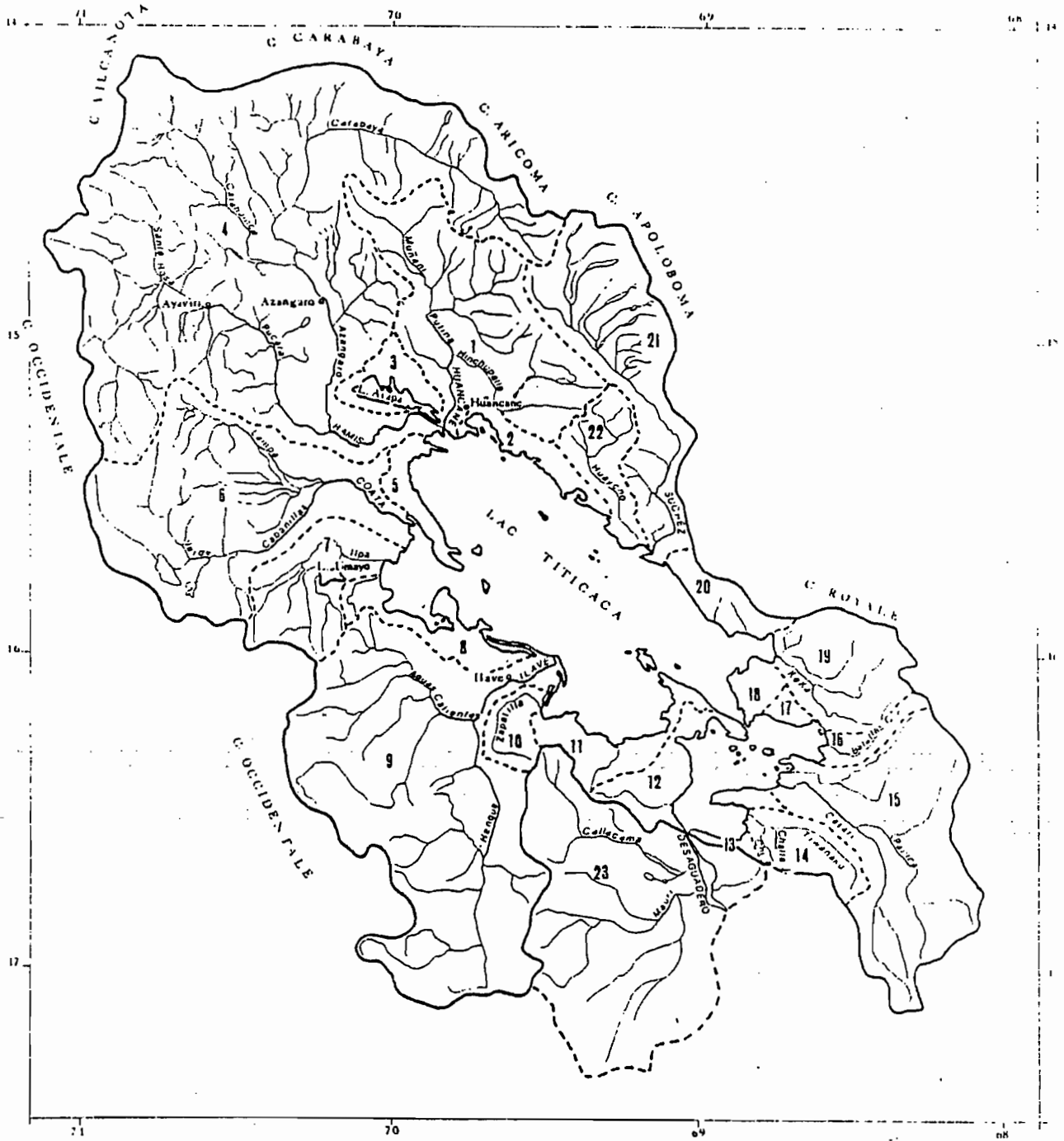


Figure 1 - Réseau hydrographique du Lac Titicaca (d'après BOULANGE et AQUIZE, 1981).

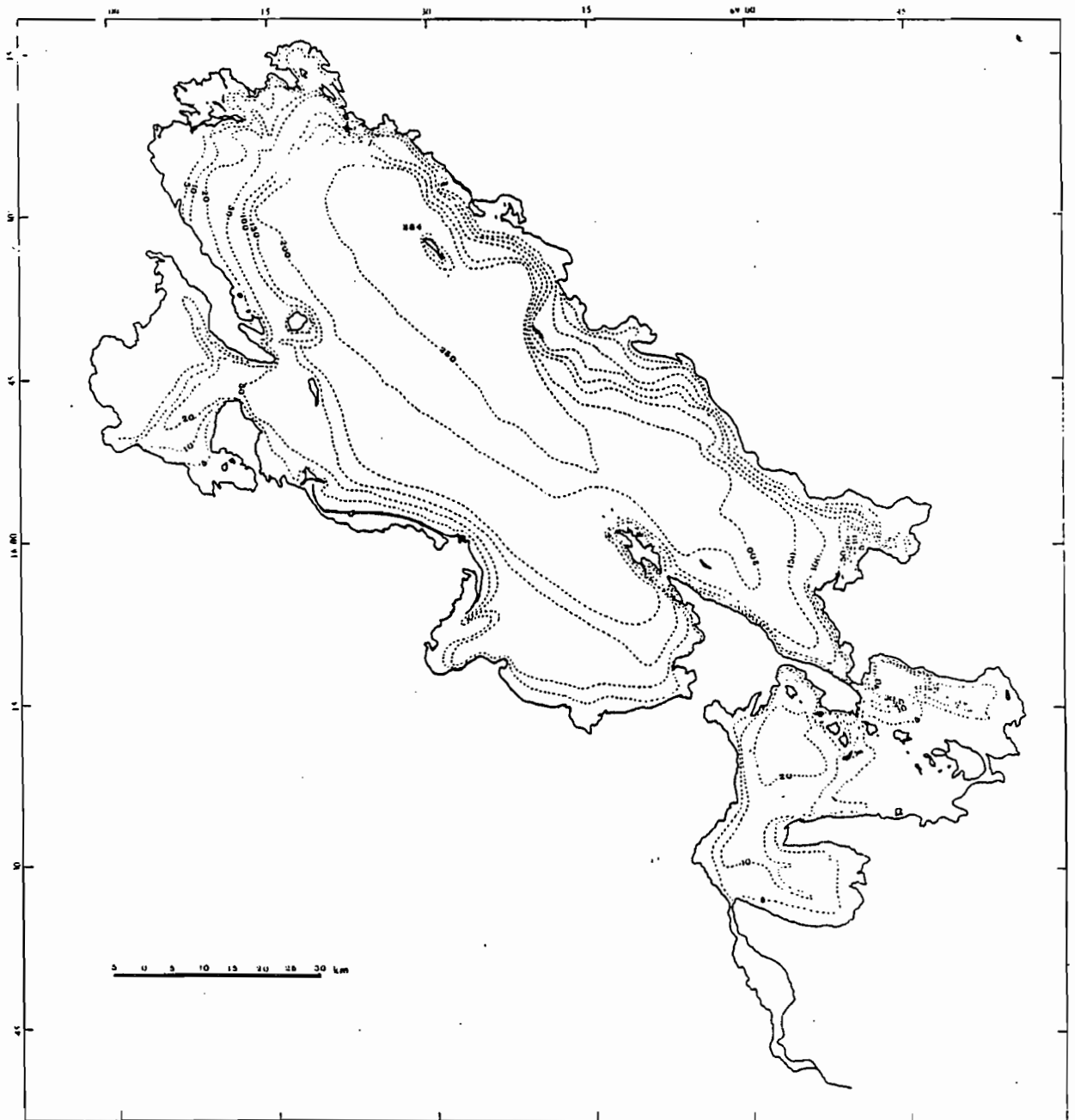


Figure 2 - Carte bathymétrique de la cuvette lacustre du Lac Titicaca (d'après BOULANGE et AQUIZE, 1981).

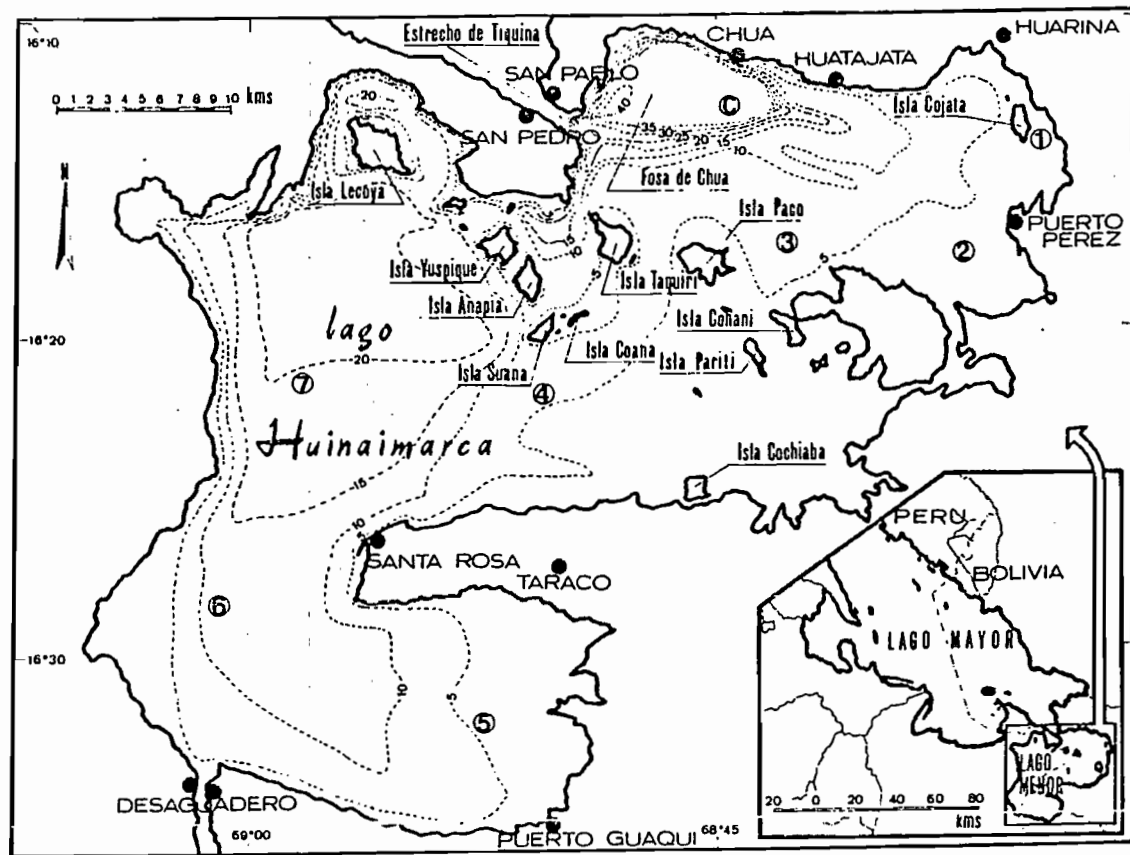


Figure 3 - Carte bathymétrique du Lac Titicaca (bathymétrie d'après COLLOT, 1981) et positions des stations de prélèvements:

- | | | |
|--------------------|-------------------------|----------------------|
| station 1 = Cojata | station 4 = Taraco | station 7 = Yanapata |
| station 2 = Yayi | station 5 = Umamarka | station C = Chúa |
| station 3 = Sukuta | station 6 = Desaguadero | |

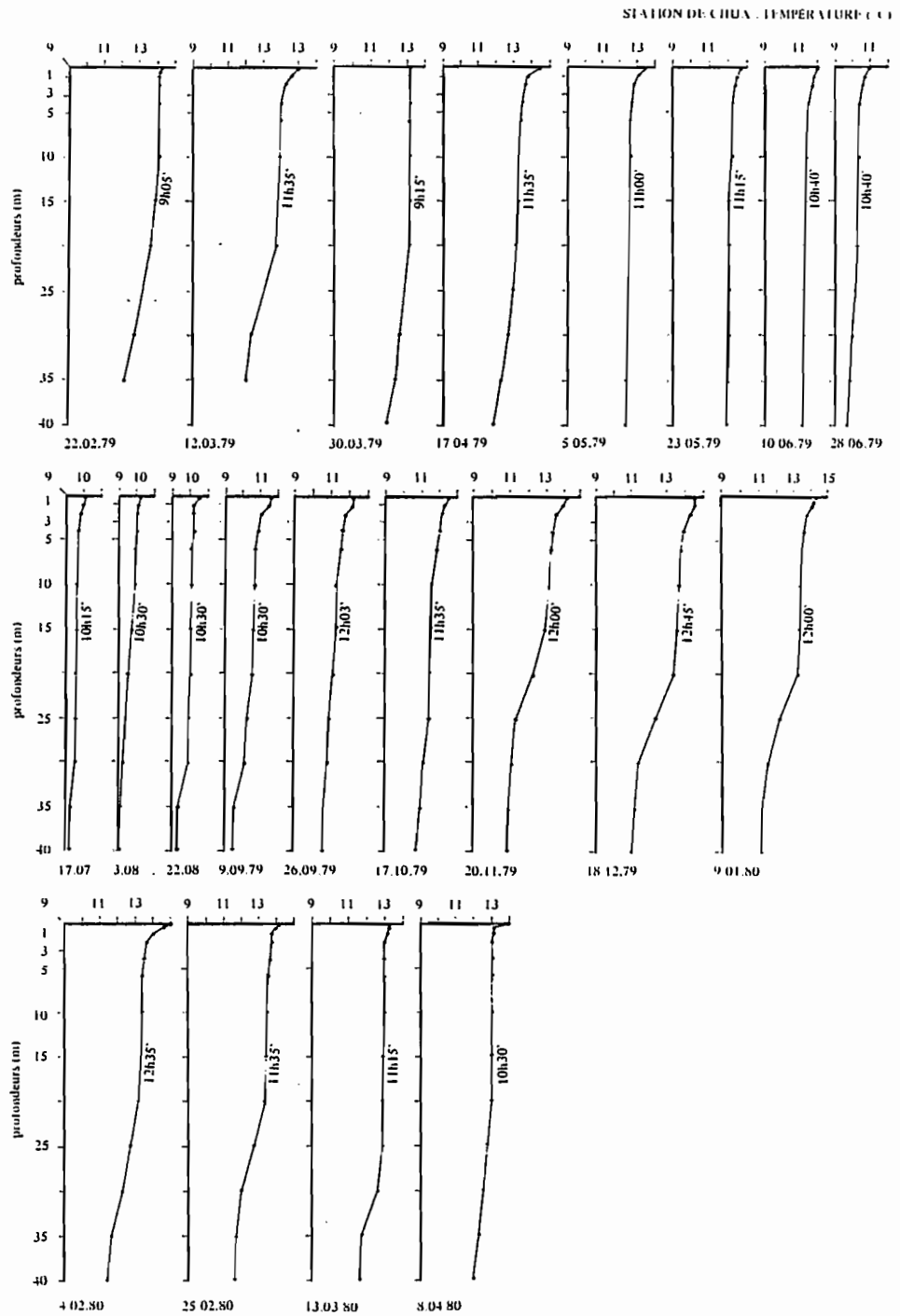


Figure 4 - Profils verticaux de température à la station de Chua.

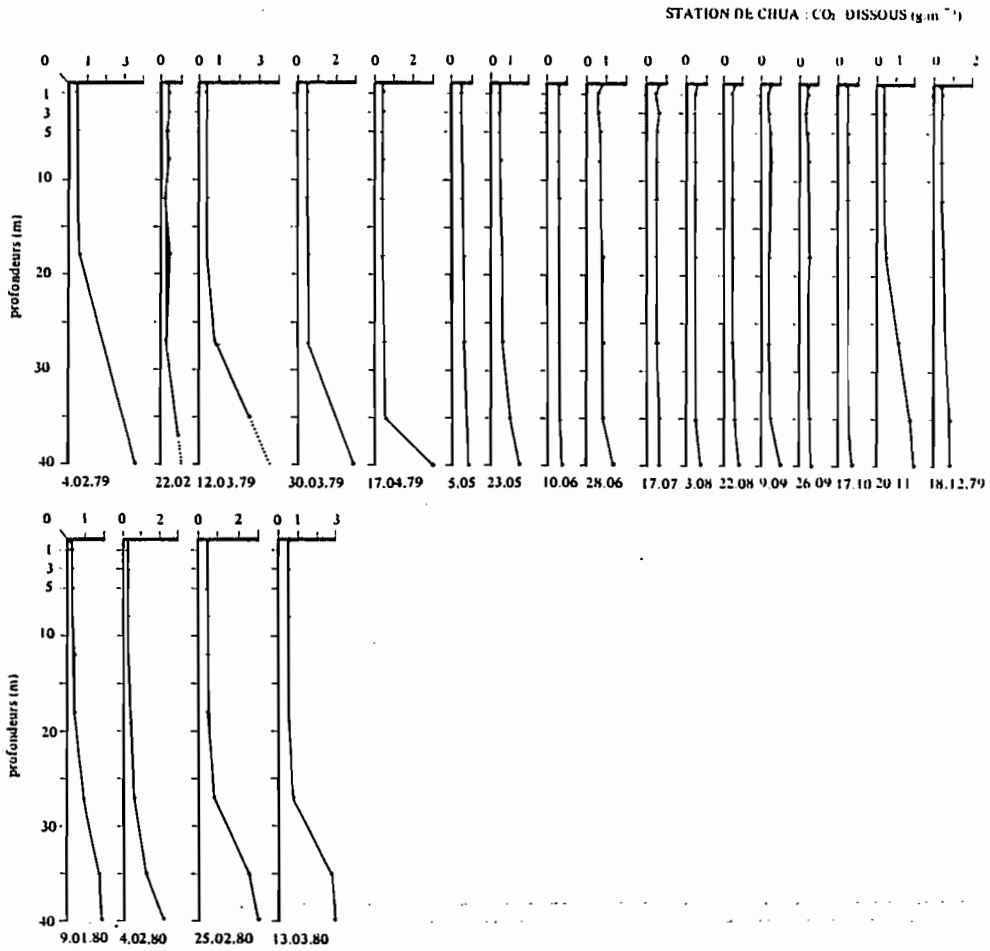


Figure 5 - Profils verticaux des teneurs en CO₂ dissous à Chua (en g CO₂·m⁻³).

STATION DE CHUA : O₂ DISSOUS (g m⁻³)

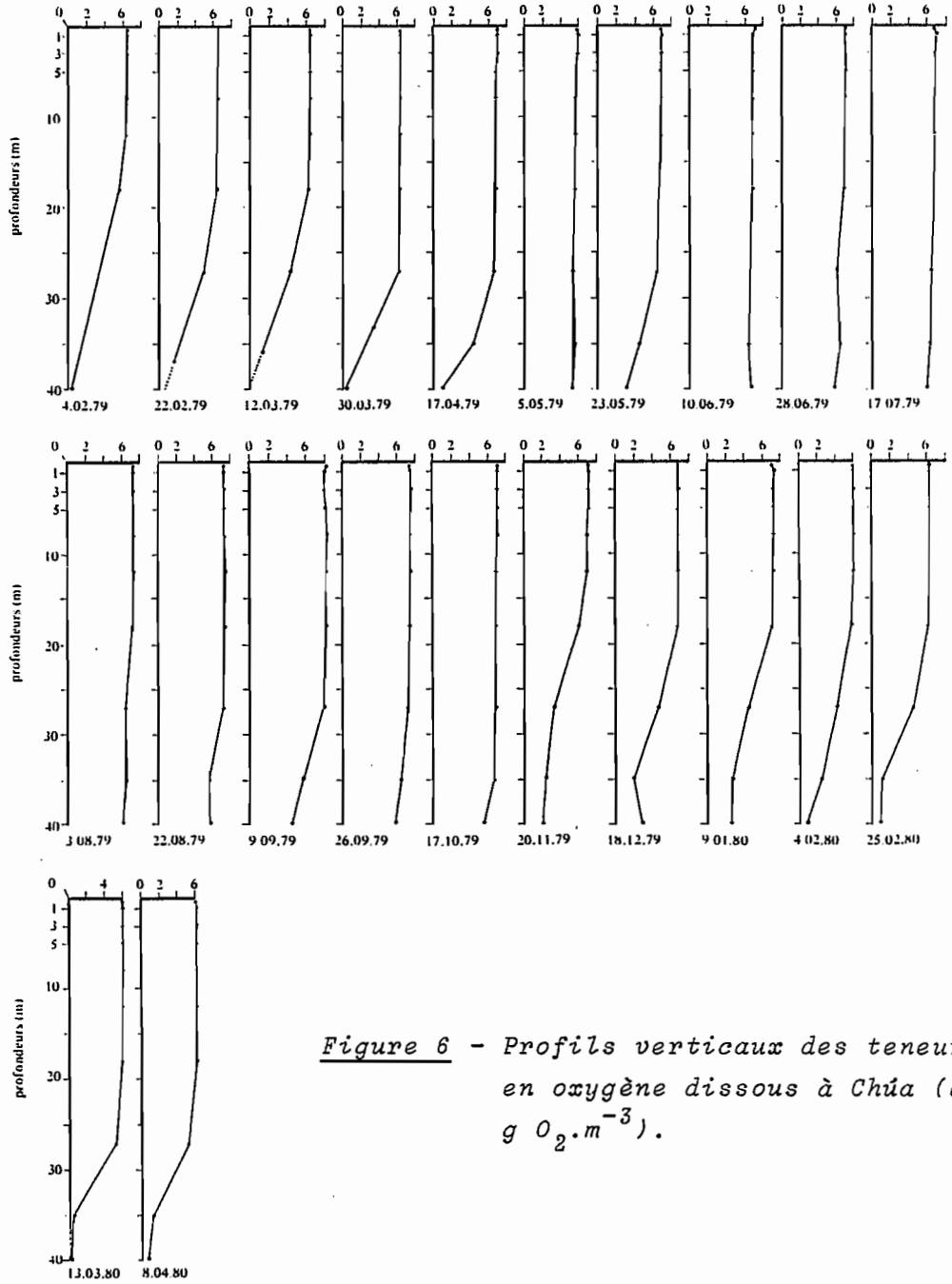


Figure 6 - Profils verticaux des teneurs en oxygène dissous à Chua (en g O₂.m⁻³).

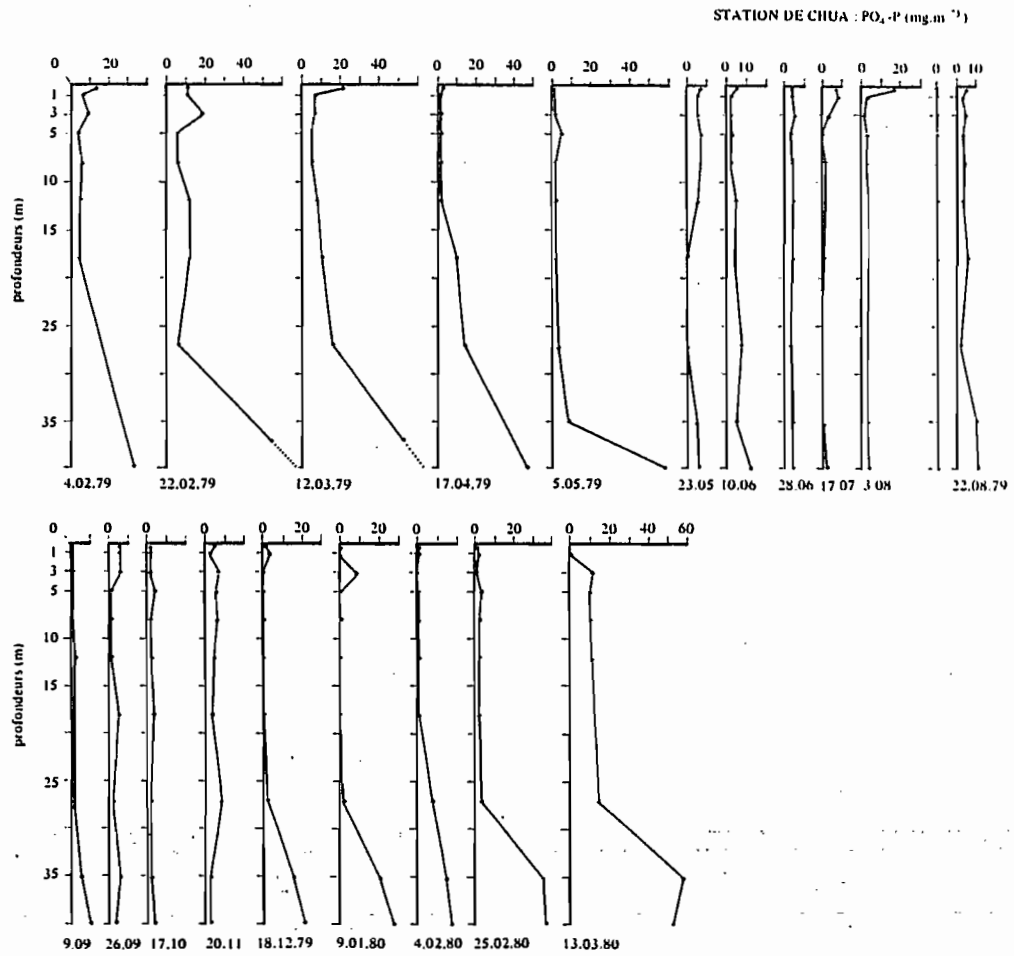


Figure 7 - Profils verticaux des teneurs en phosphates à Chua (en $mg PO_4-P.m^{-3}$).

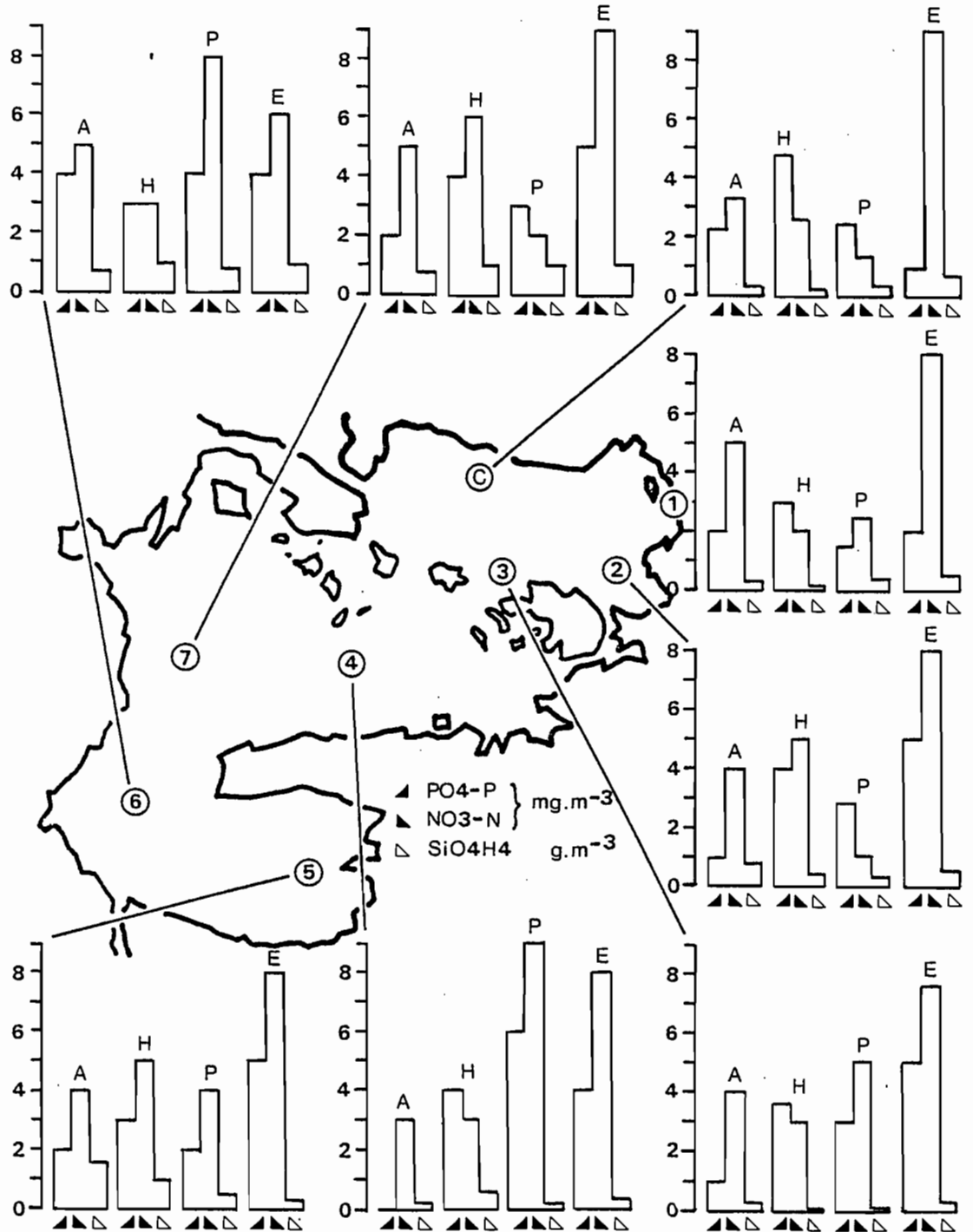


Figure 3 - Teneurs en phosphates, nitrates et silice, dans la zone des 5 premiers mètres de profondeur, aux 8 stations du Petit Lac: moyennes mensuelles. A=automne (21 mars-20 juin), H=hiver (21 juin-20 septembre), P=printemps (21 septembre-20 décembre), E=été (21 décembre-20 mars).

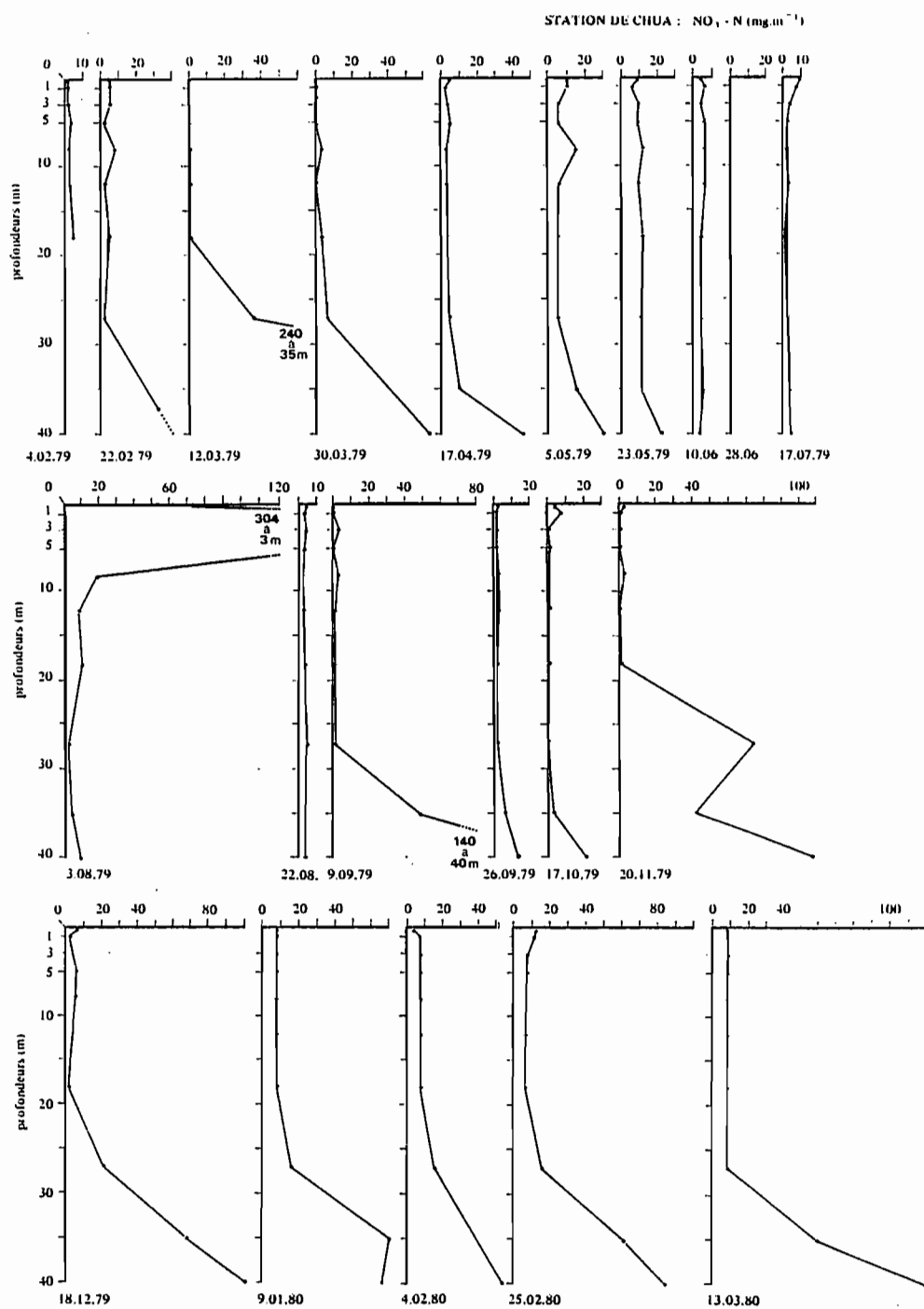
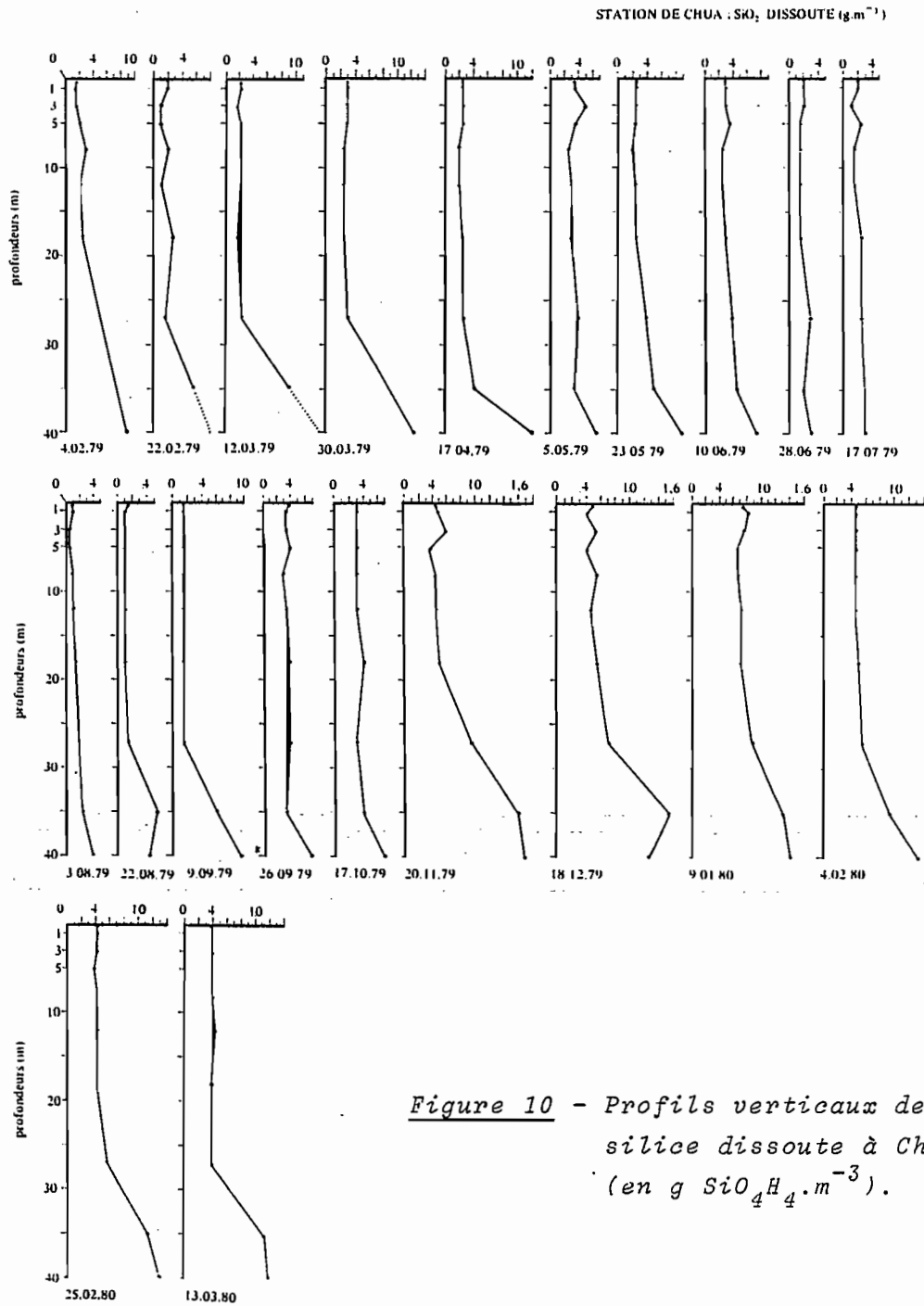


Figure 9 - Profils verticaux des teneurs en nitrates à Chua
(en $\text{mg}\text{NO}_3\text{N}\cdot\text{m}^{-3}$).



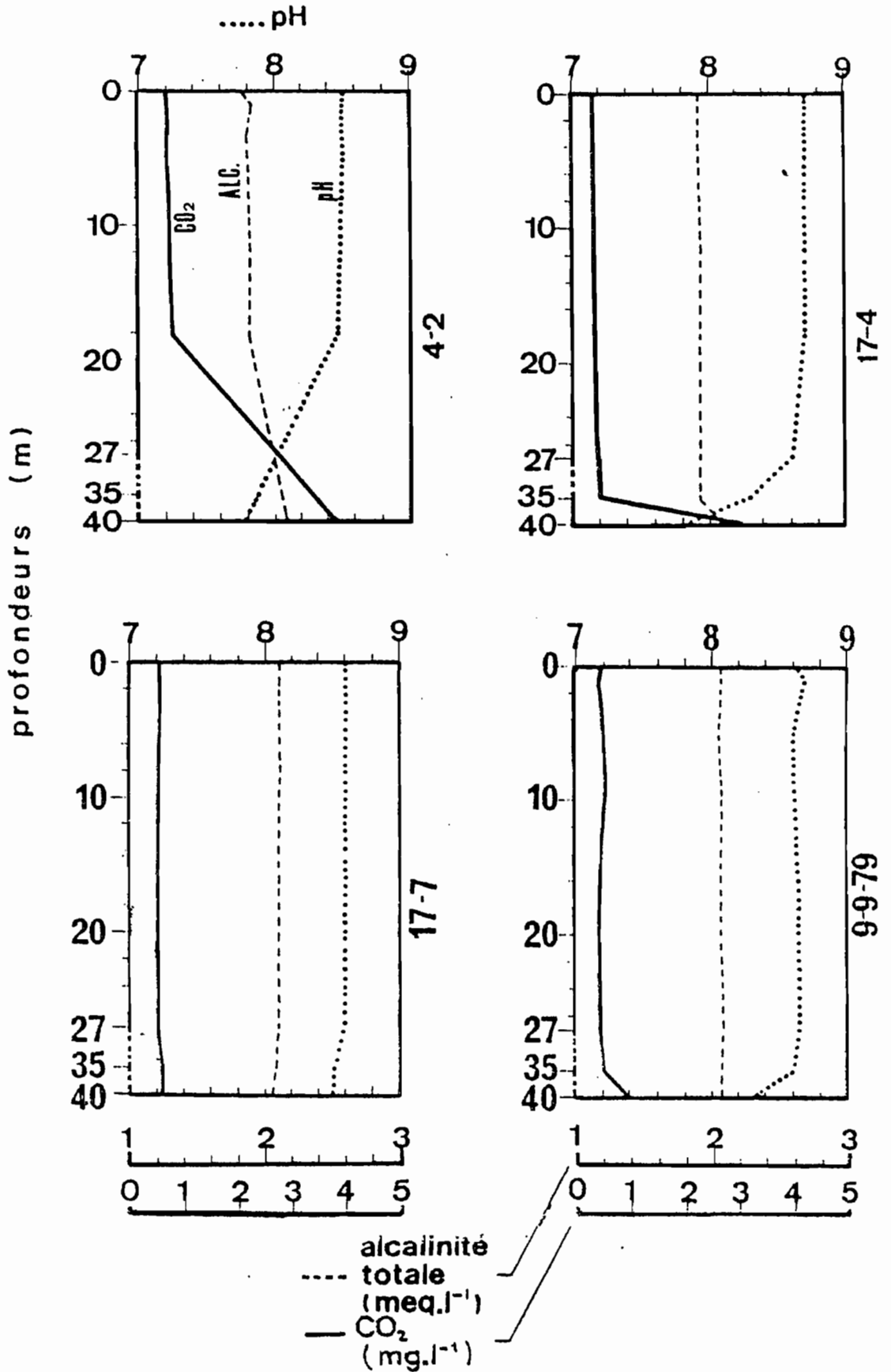


Figure 11 - Profils verticaux d'alcalinité totale, de CO₂ et de pH à Chua, en hiver (17-7-79), printemps (9-9-79), été (4-2-79) et automne (17-4-79).

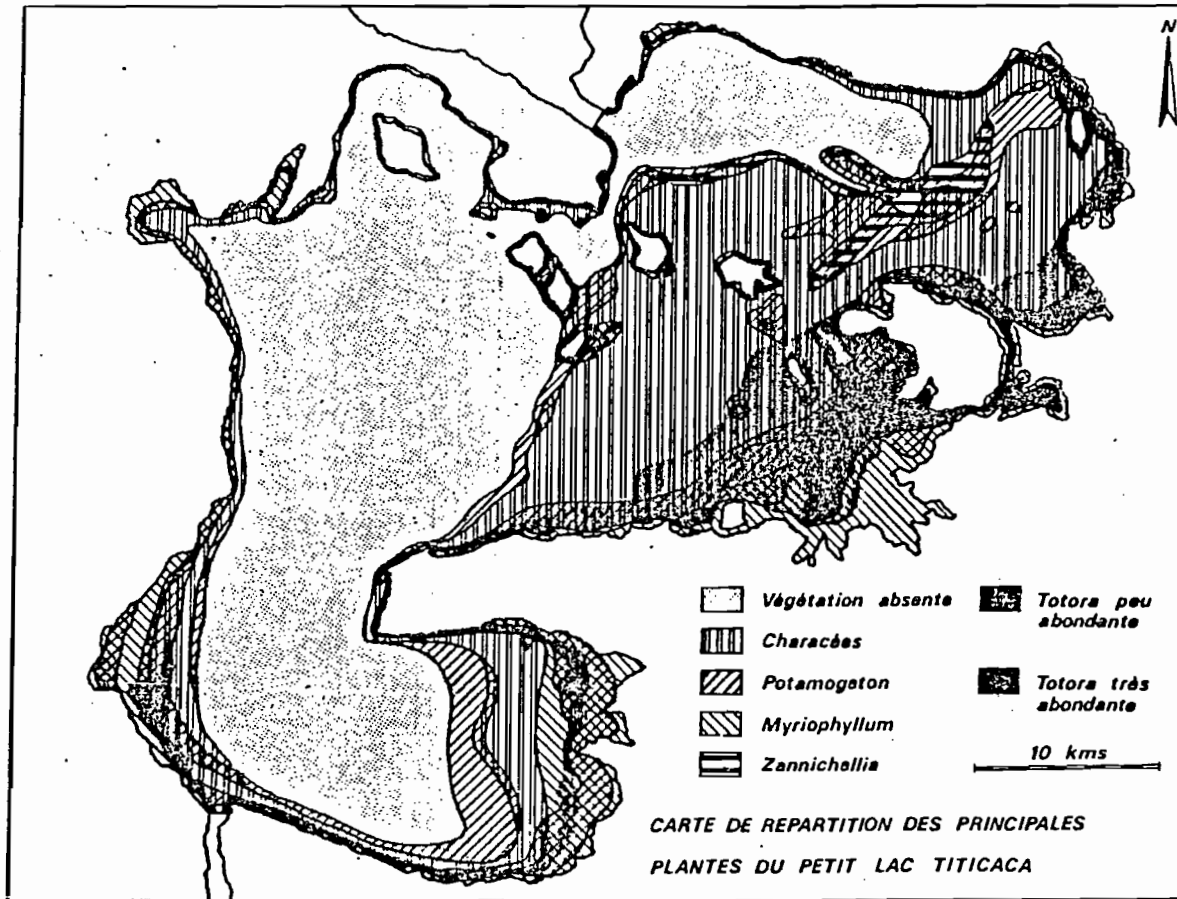


Figure 12 - Carte de répartition de la végétation aquatique dans le Petit Lac (d'après COLLOT, 1981).

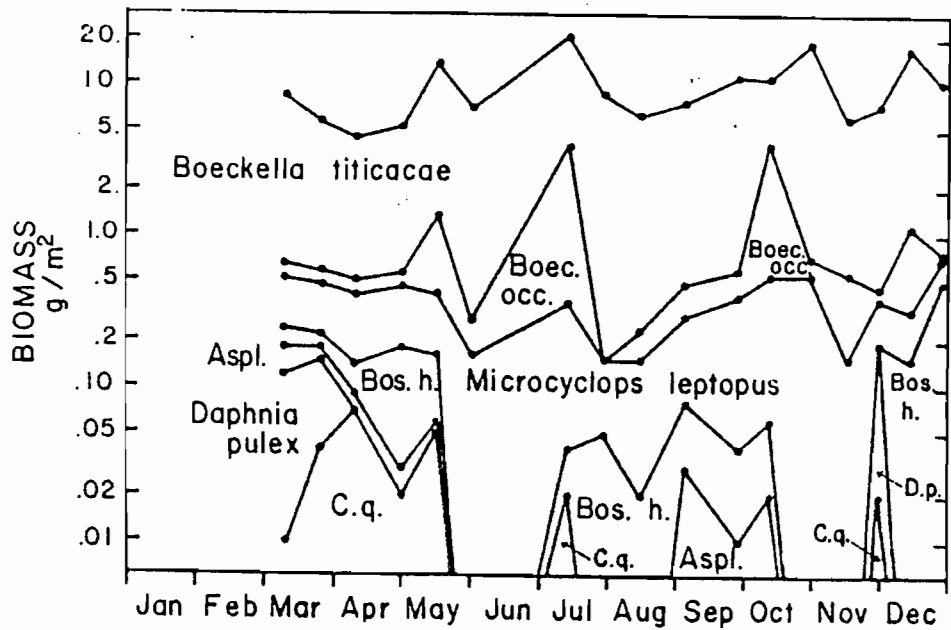


Figure 13 - Variation de la biomasse du zooplancton dans le Grand Lac en 1973. L'échelle est logarithmique et les biomasses sont données en poids frais (d'après RICHERSON et al., 1977):

Boec. occ. = *Bœckella occidentalis*,
Bos. h. = *Bosmina* cf. *hagmanni*,
D. p. = *Daphnia pulex*,
C. q. = *Ceriodaphnia quadrangula*,
Aspl. = *Asplanchna* sp..

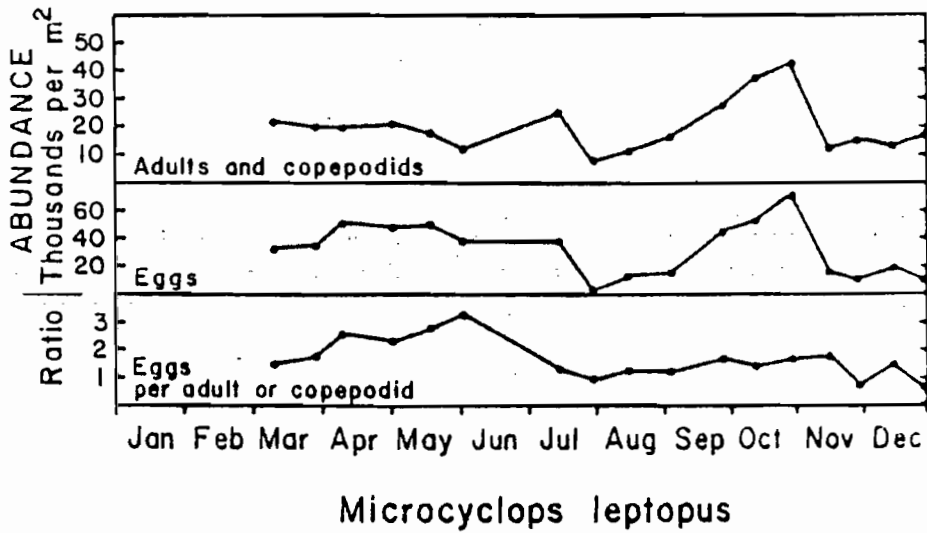
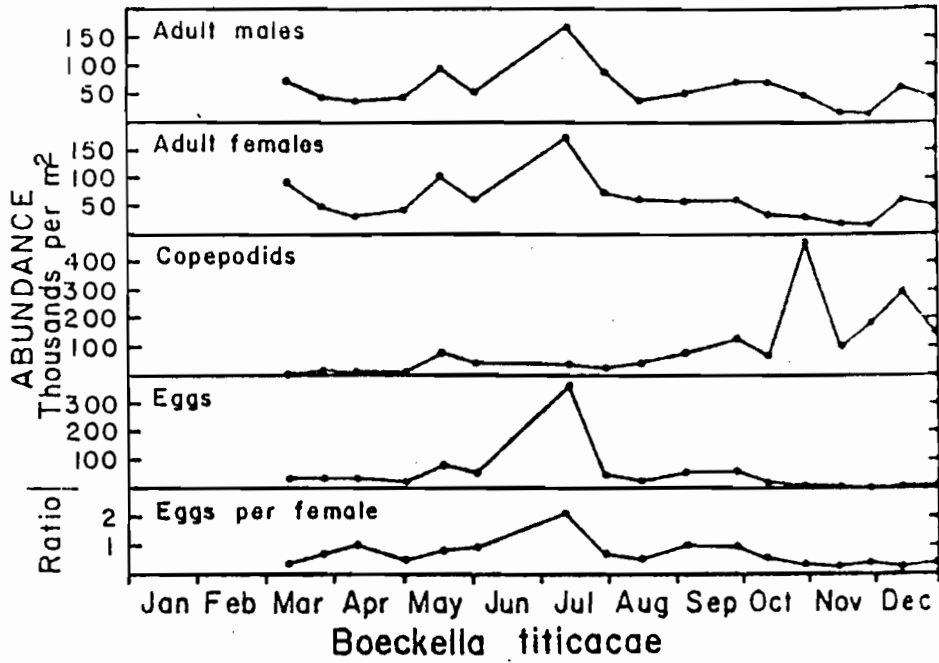


Figure 14 - Variation de l'abondance des différents stades de développement de *Boeckella titicacae* et de *Microcyclops leptopus* (d'après RICHERSON et al., 1977).

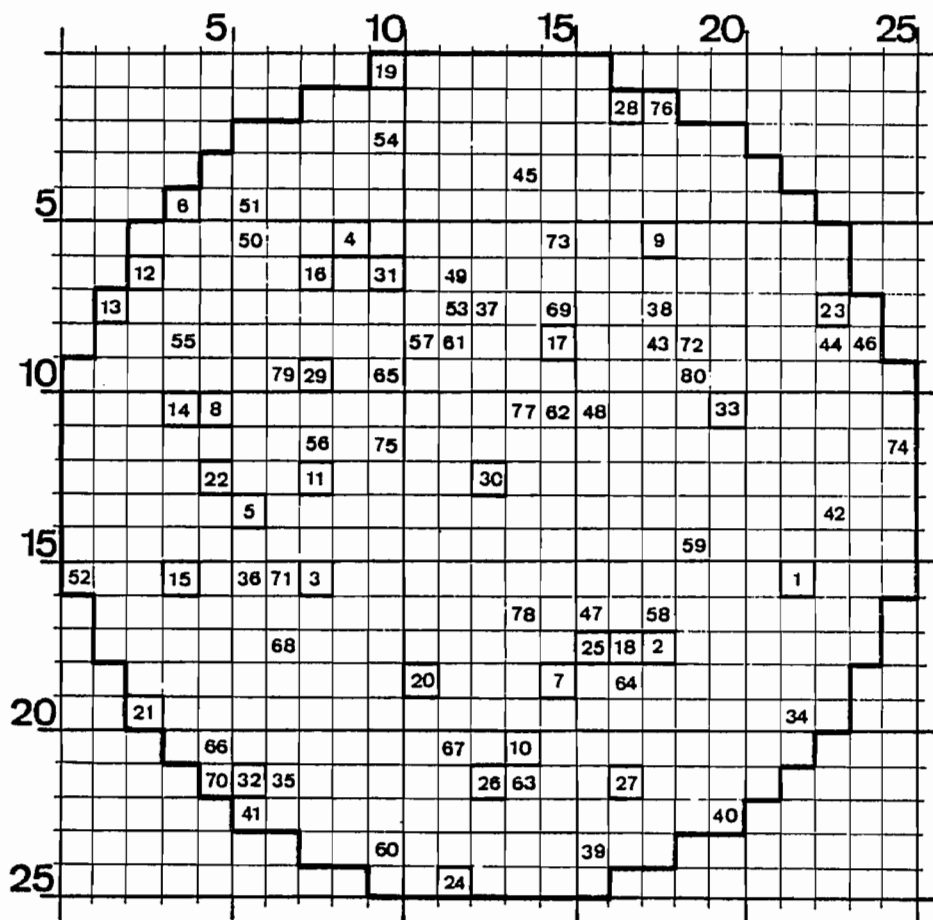


Figure 15 - Surface de sédimentation de la chambre (quadrillage en mm^2). Délimitation de 489 mm^2 intérieurs à la chambre. Les champs optiques dénombrés sont numérotés de 1 à 80 dans l'ordre chronologique de l'observation. Les 33 premiers champs, seuls dénombrés ultérieurement, sont encadrés.

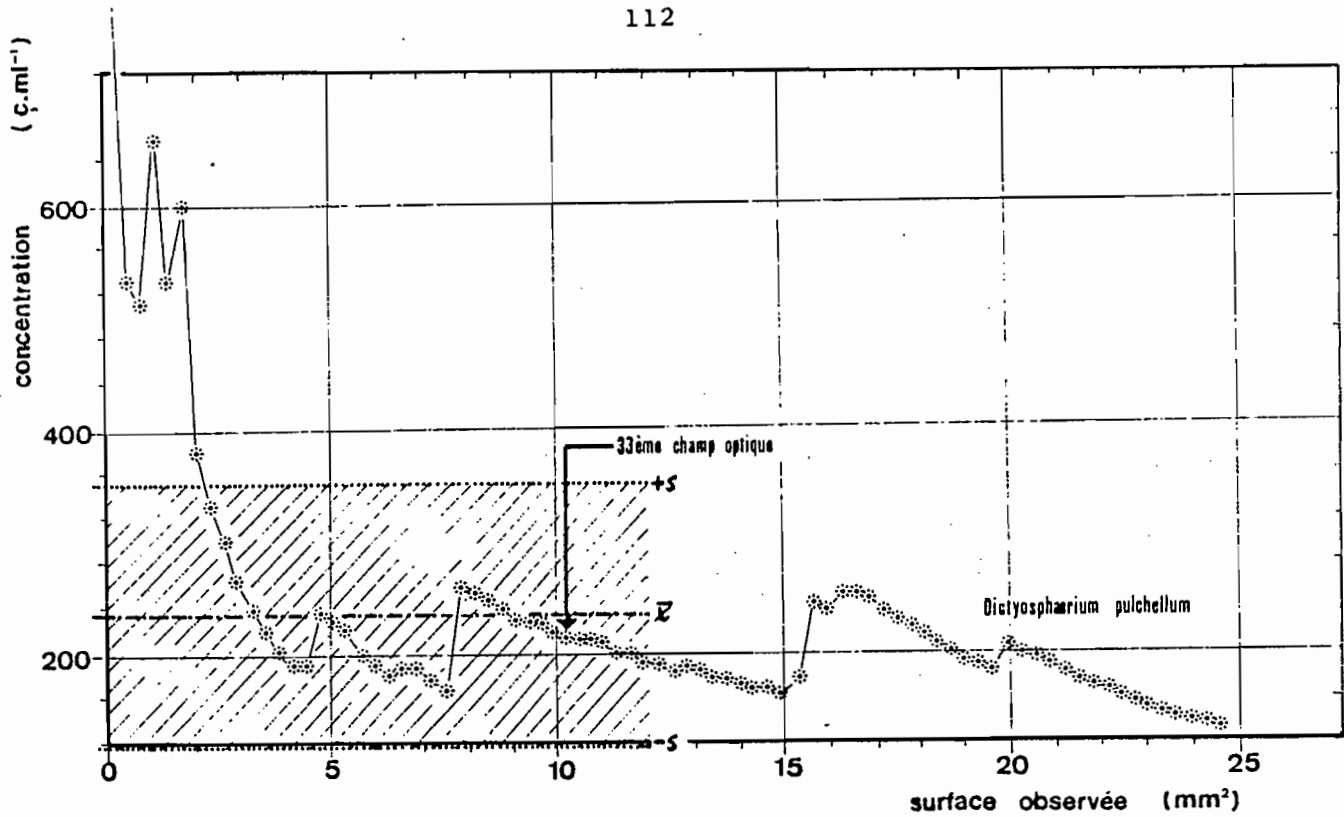


Figure 16A - Evolution des concentrations calculées (en cellules.ml⁻¹) de *Dictyosphaerium pulchellum* avec un nombre croissant de champs optiques dénombrés. En abscisse, la surface observée en mm². \bar{x} est la concentration moyenne calculée sur les 80 champs et s est l'écart-type.

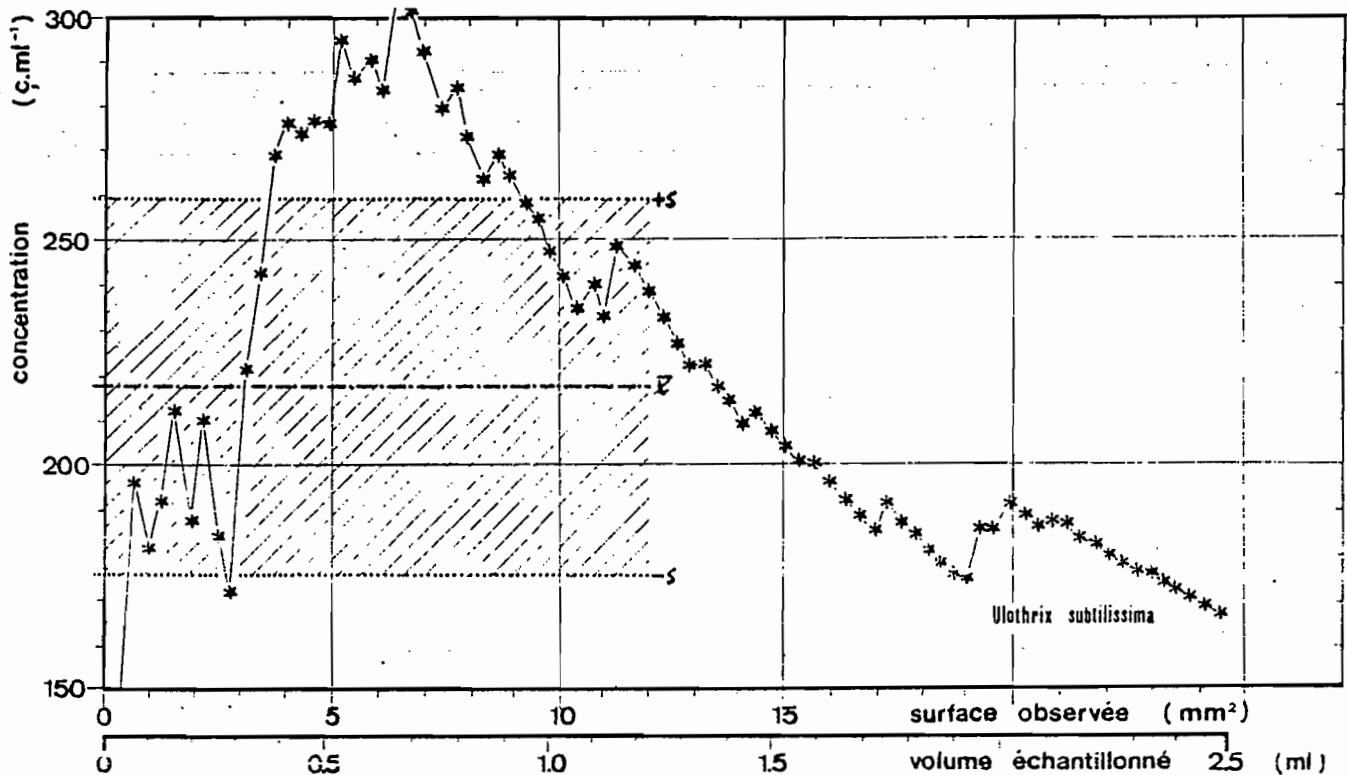


Figure 16B - Même légende que pour la Fig. 16A, avec *Ulothrix subtilissima*.

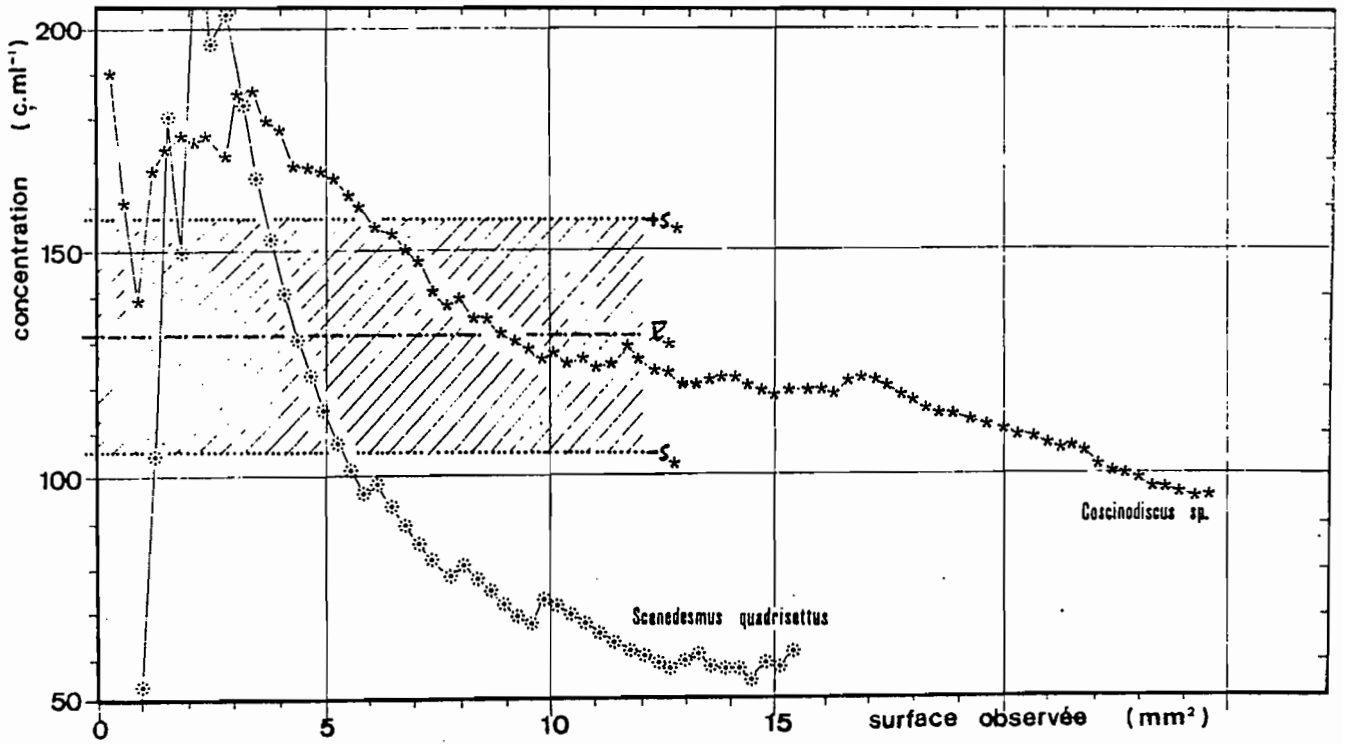


Figure 16C - Même légende que pour la Fig. 16A, avec *Coscinodiscus* sp. et *Scenedesmus quadricornis*.

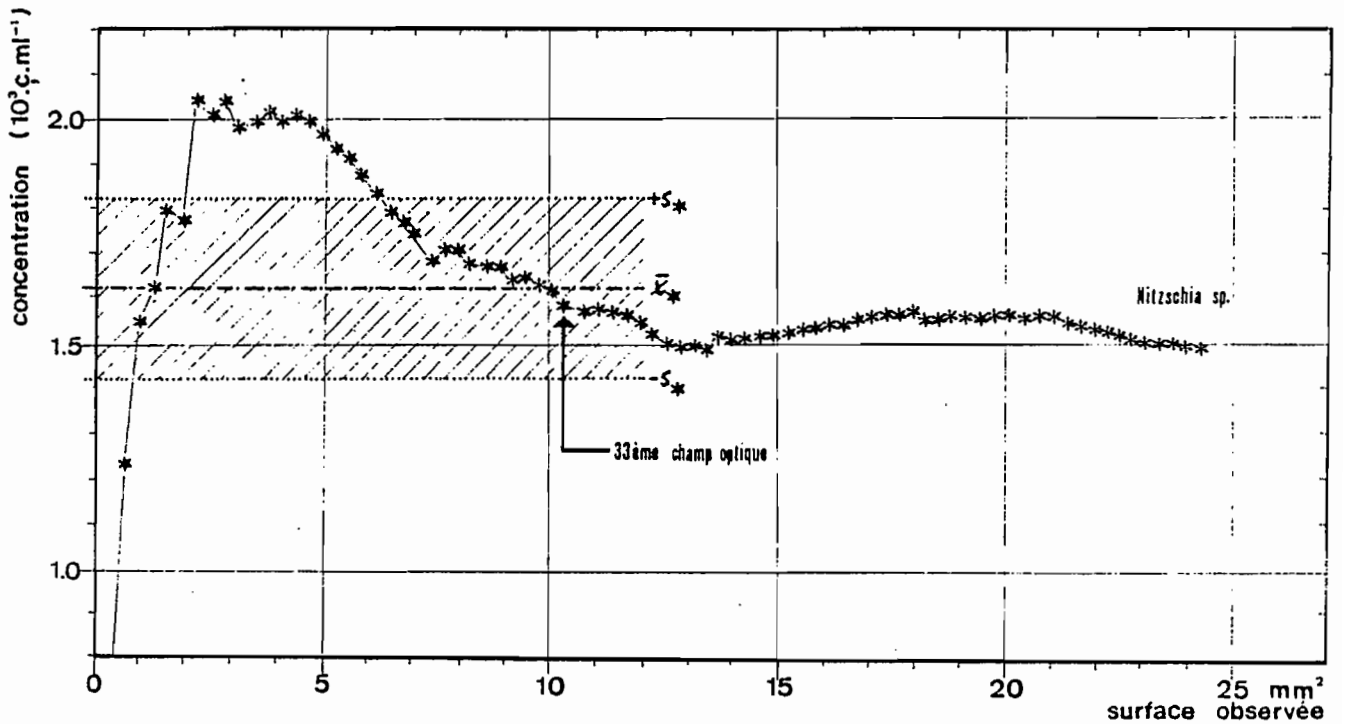


Figure 16D - Même légende que pour la Fig. 16A, avec *Nitzschia* sp.

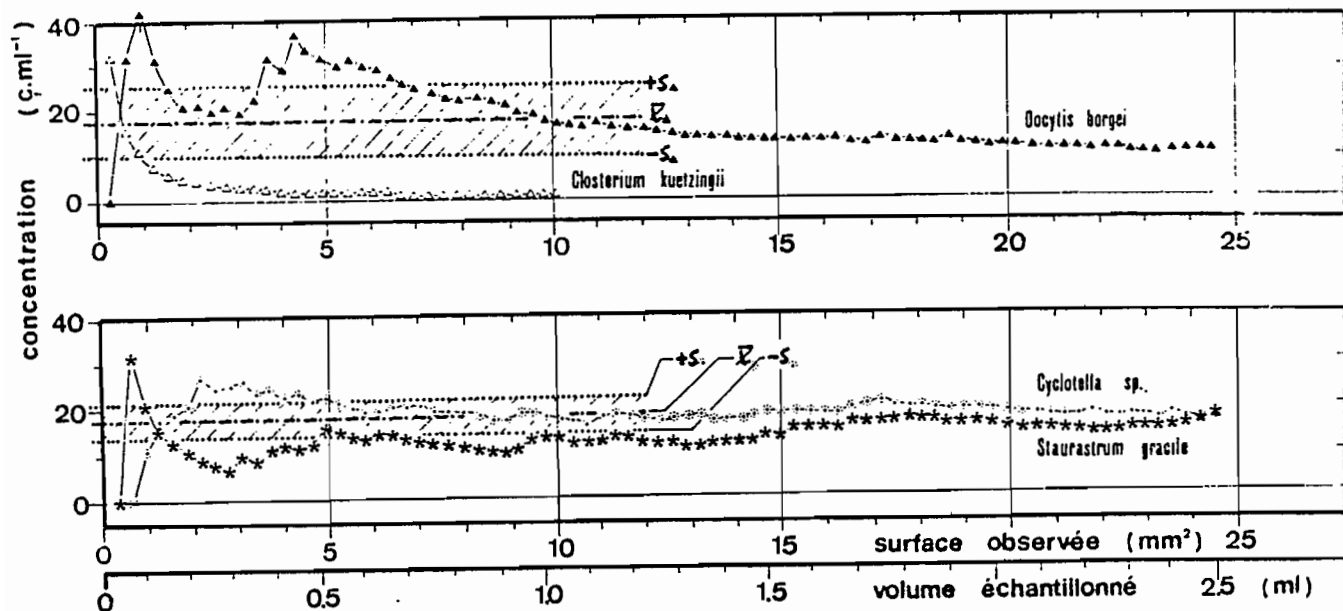


Figure 16E - *Oocystis borgei*, *Cyclotella* sp. et *Staurastrum gracile* (légende cf. Fig. 16A).

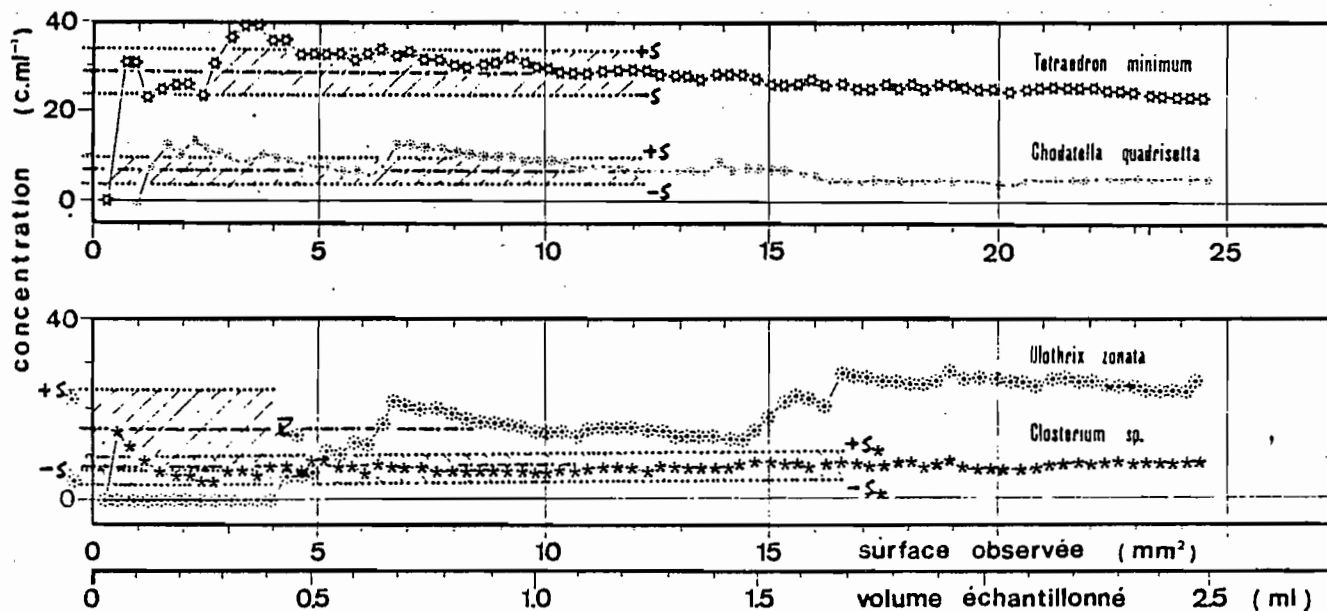


Figure 16F - *Tetraedron minimum*, *Chodatella quadrisetta*, *Ulothrix zonata* et *Closterium* sp. (légende cf. Fig. 16A).

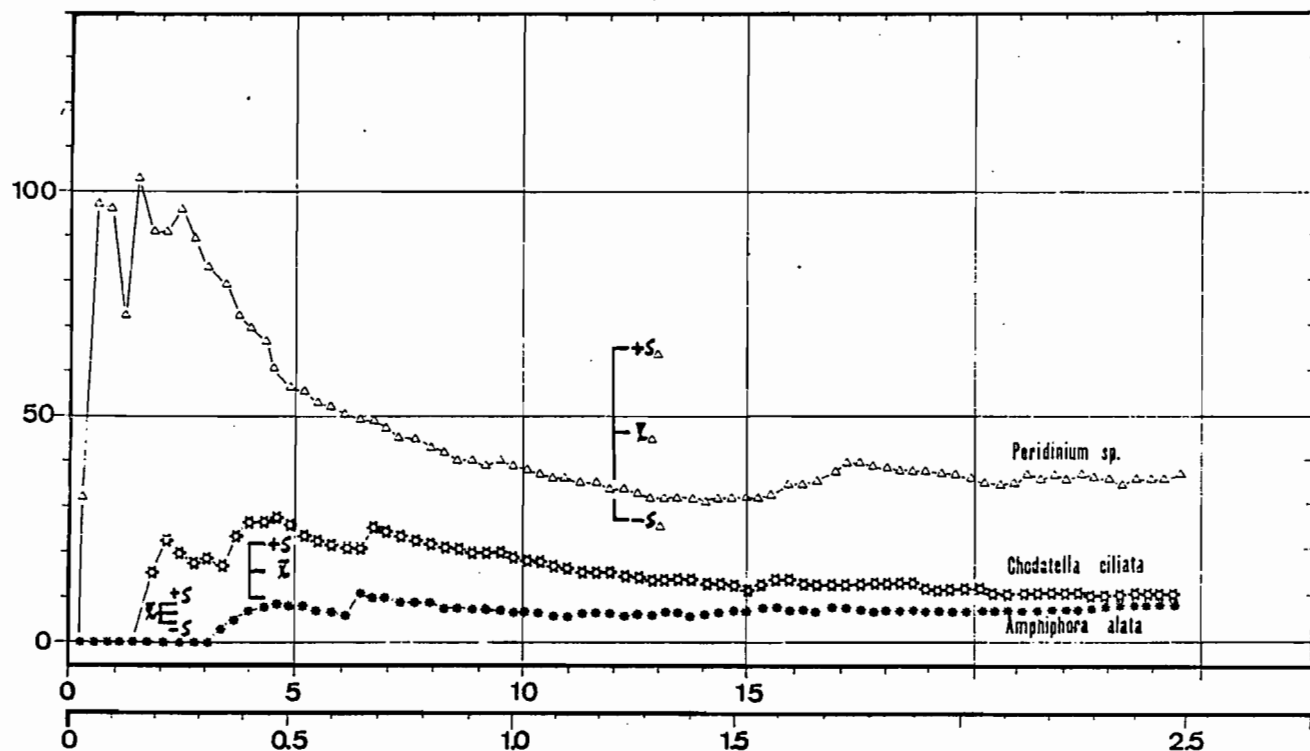


Figure 16G - *Peridinium* sp., *Chodatella ciliata* et *Amphipora alata* (légende cf. Fig. 16A).

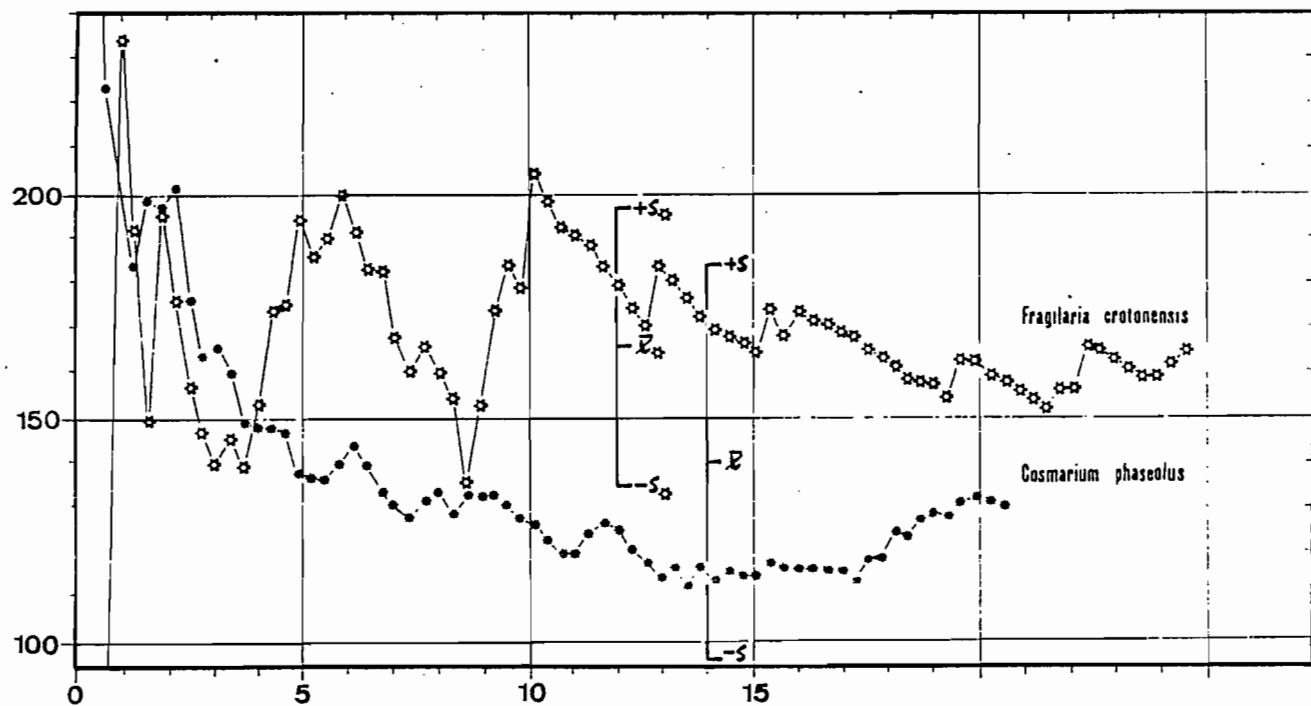


Figure 16H - *Fragilaria crotonensis* et *Cosmarium phaseolus* (légende cf. Fig. 16A).

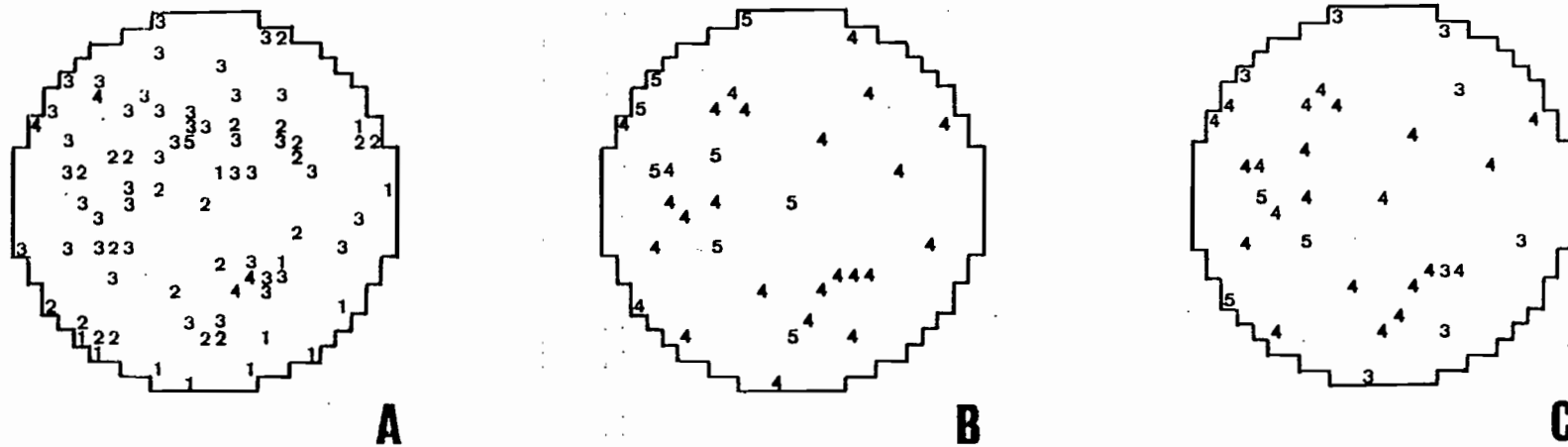


Figure 17 - Sédimentation des organismes dans 3 chambres de densités algales différentes:

- A: Chúa le 4-2-79 à 0,5 m de profondeur; concentration algale = $29 \cdot 10^9 \text{ cellules} \cdot \text{m}^{-3}$,
 B: Chúa le 5-5-79 à 0,5 m de profondeur; concentration algale = $84 \cdot 10^9 \text{ cellules} \cdot \text{m}^{-3}$,
 C: Chúa le 17-7-79 à 1 m de profondeur; concentration algale = $21 \cdot 10^9 \text{ cellules} \cdot \text{m}^{-3}$.

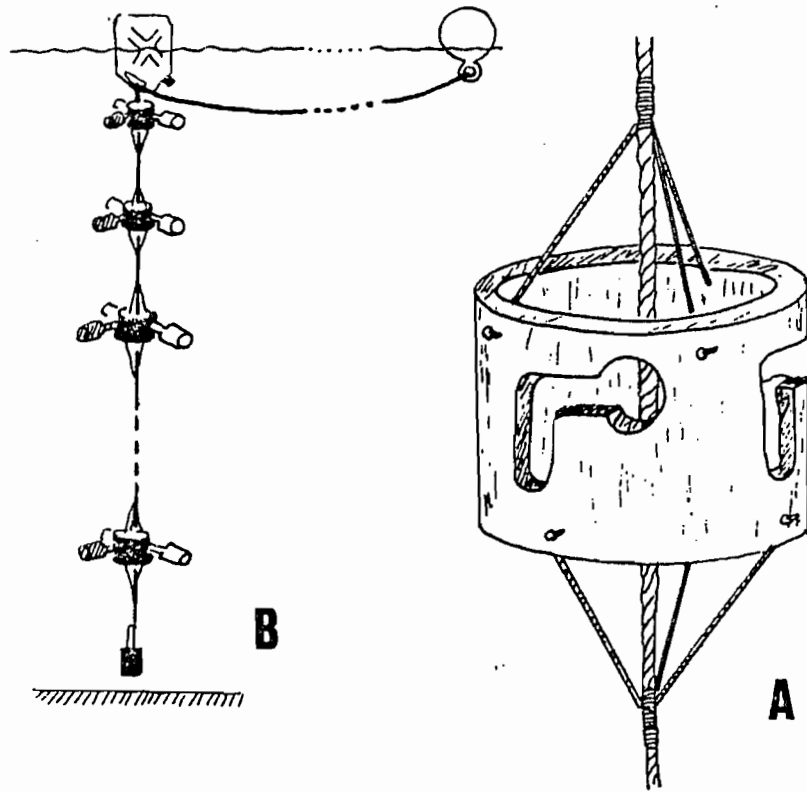


Figure 18 - Détails A) du support de bouteilles d'incubation, réalisé en P.V.C. (introduction du goulot de la bouteille par la partie élargie de l'échancrure, verrouillage par déplacement et blocage à l'extrémité inférieure de l'échancrure verticale,

B) de la palanquée de bouteilles pendant la période d'incubation.

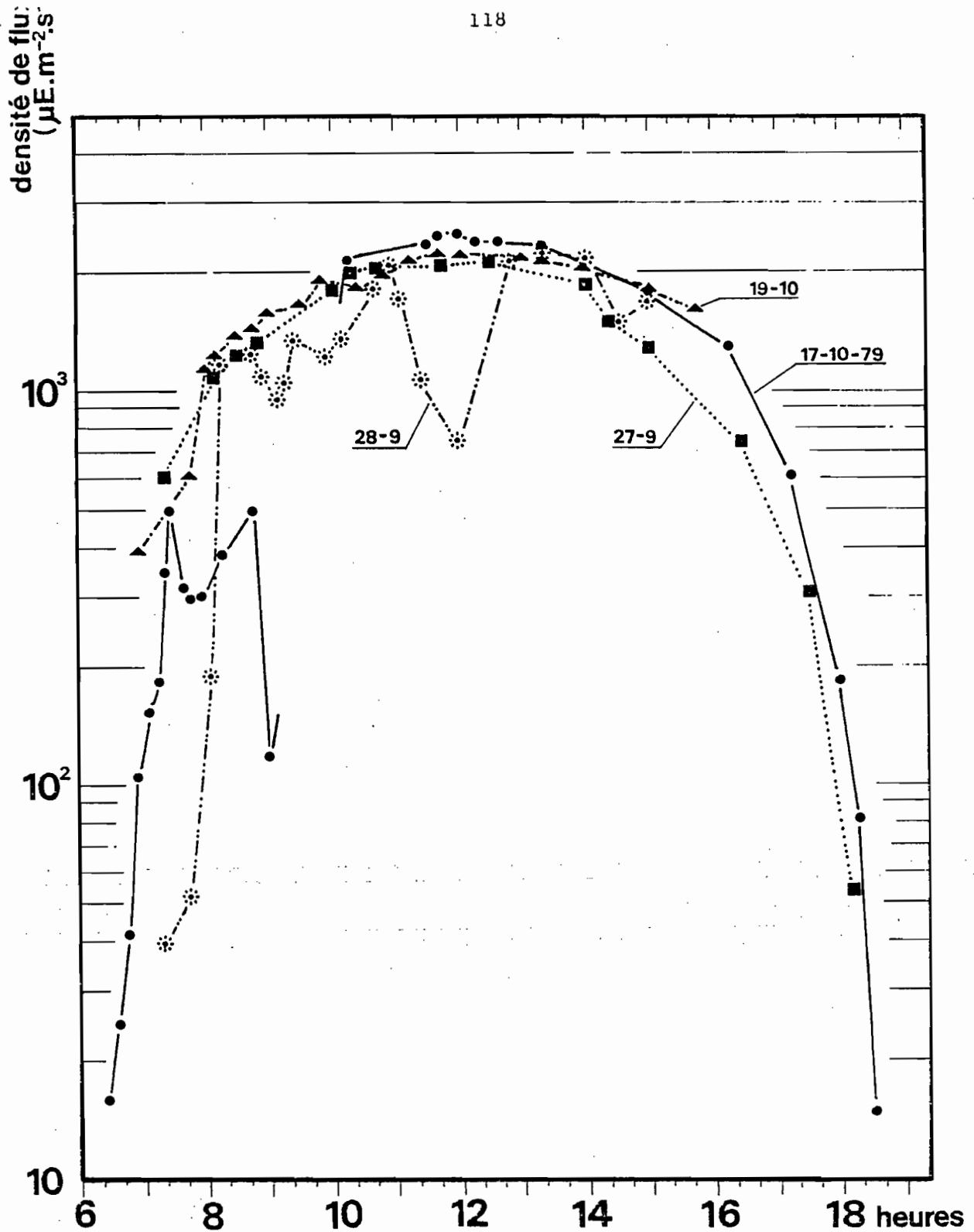


Figure 19 - Variation de l'irradiance (en $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) au cours au cours de la journée, en septembre et octobre 1979.

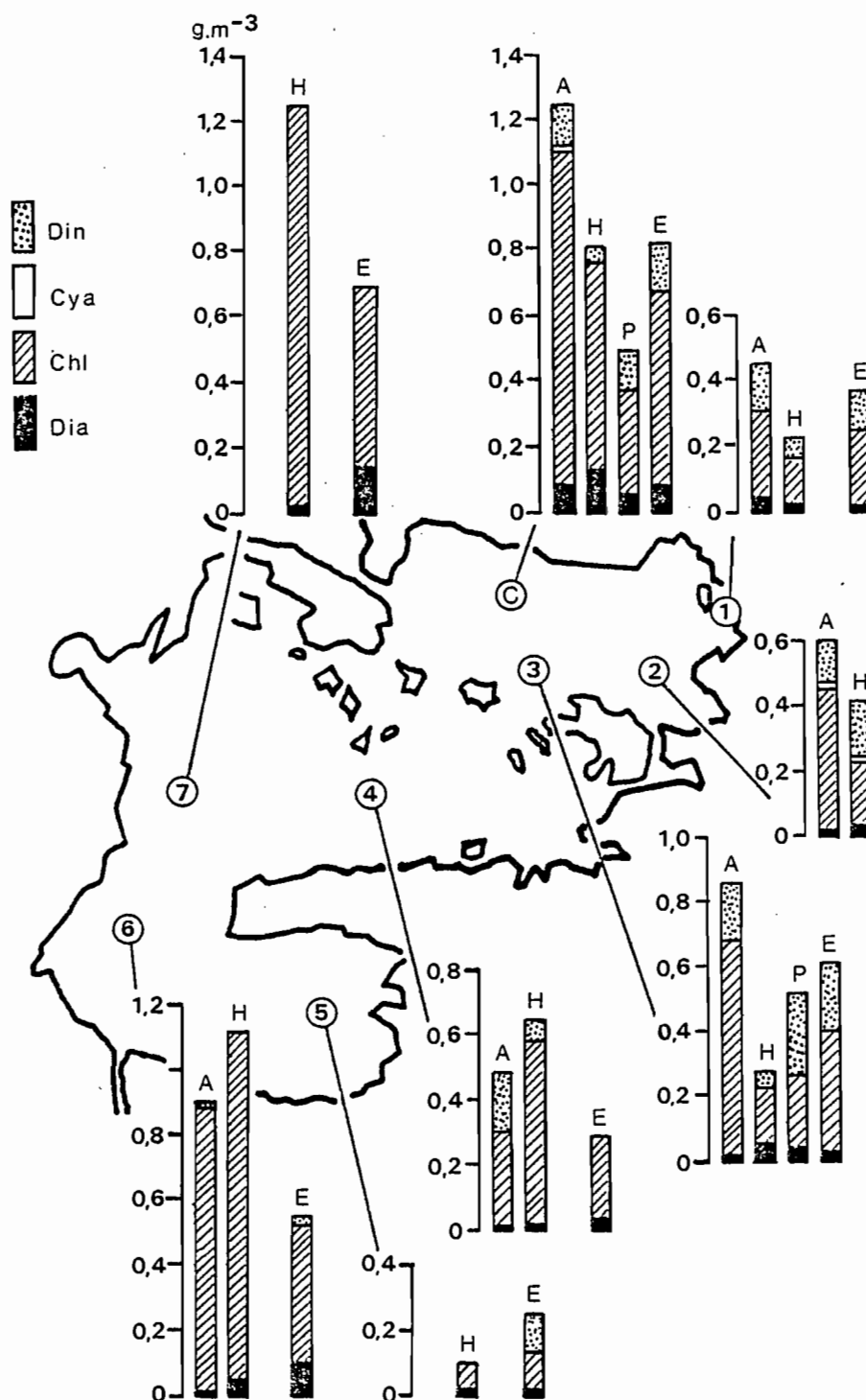


Figure 20 - Biomasses phytoplanktoniques totales, cumulées par classes, aux huit stations du Petit Lac:

Din. = Dinophycées, Cya. = Cyanophycées, Chl. = Chlorophycées, Dia. = Diatomophycées.

A = automne, H = hiver, P = printemps, E = été.

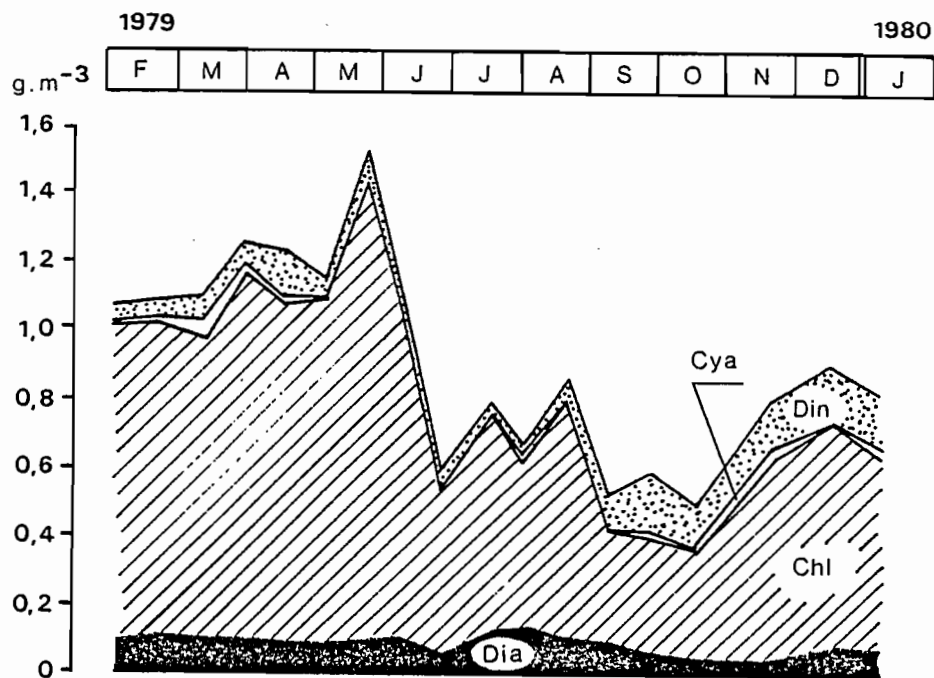


Figure 21 - Biomasse phytoplanctonique totale, cumulée par classes, à 5 m de profondeur à Chúa (abréviations cf. Fig. 20).

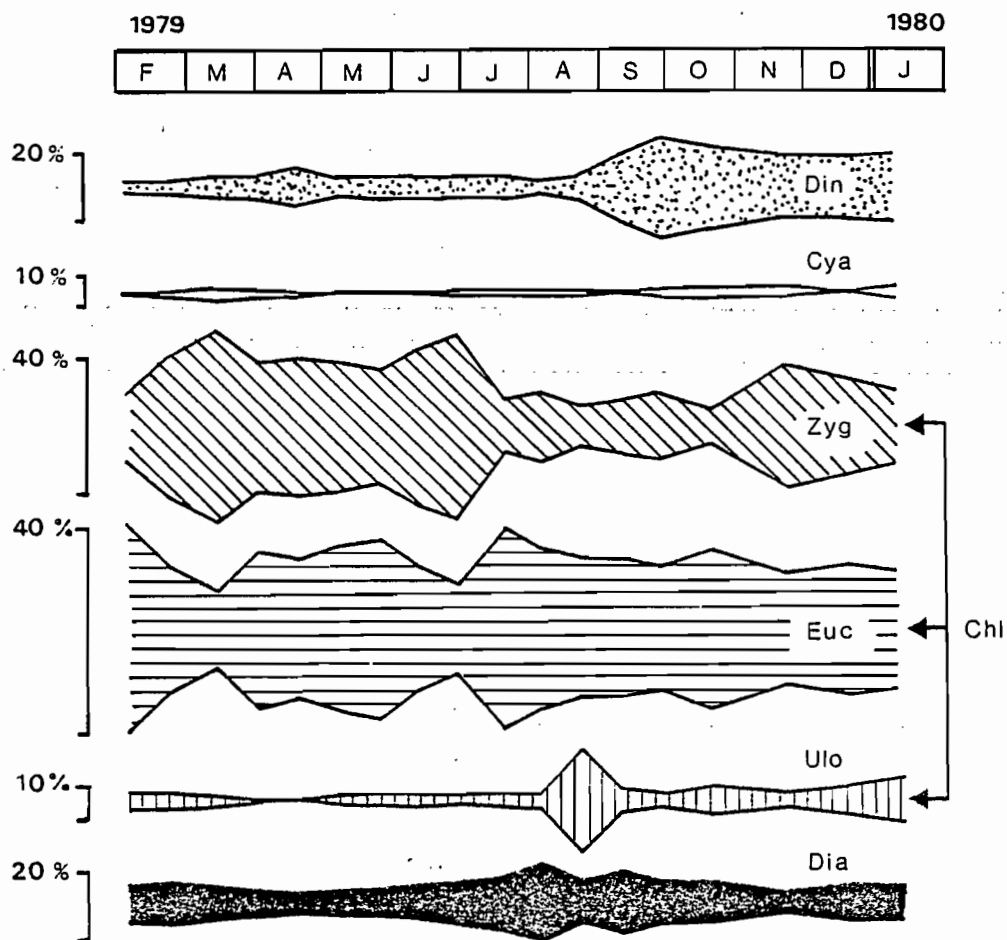
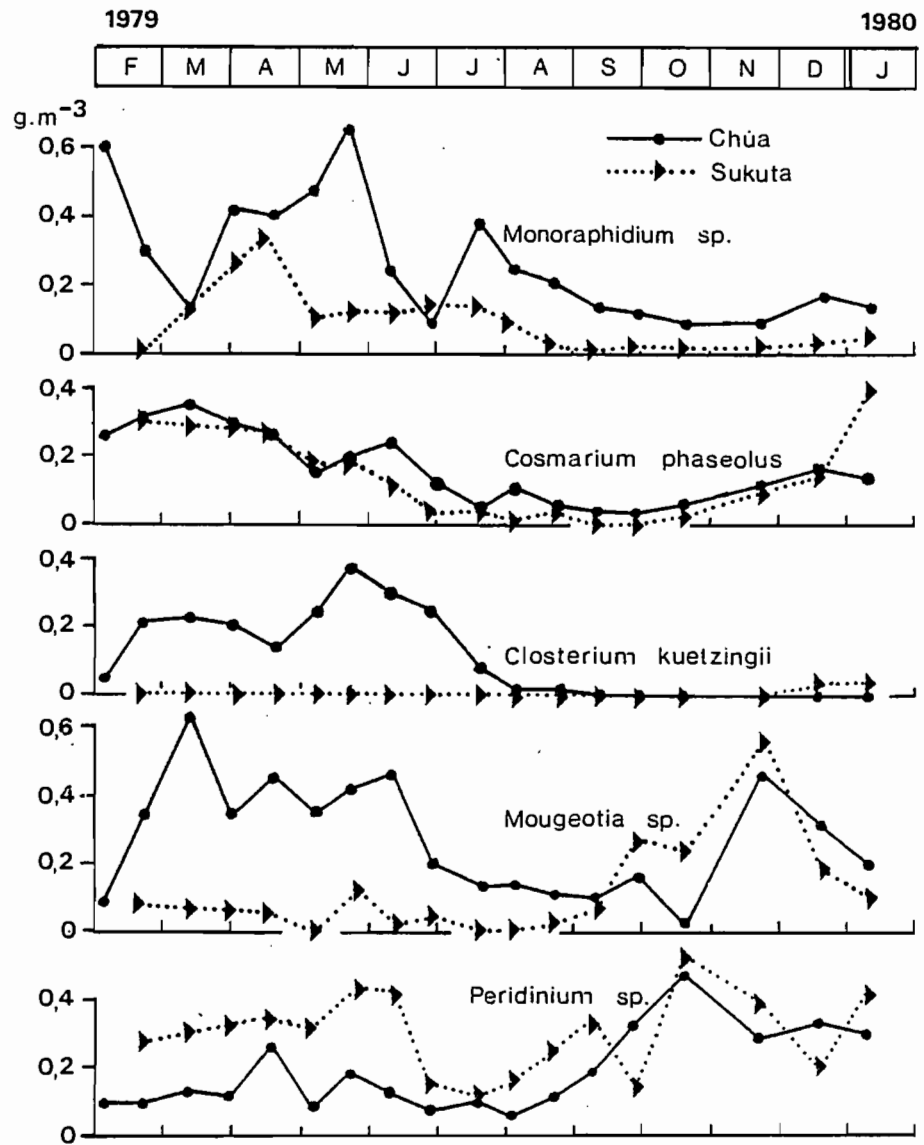


Figure 22 - Composition des biomasses phytoplanctoniques, à 5 m de profondeur à Chúa (abréviations cf. Fig. 20).



*Figure 23 - Evolution annuelle des biomasses des espèces phyto-
planctoniques majeures, aux stations de Chũa et de
Sukuta.*

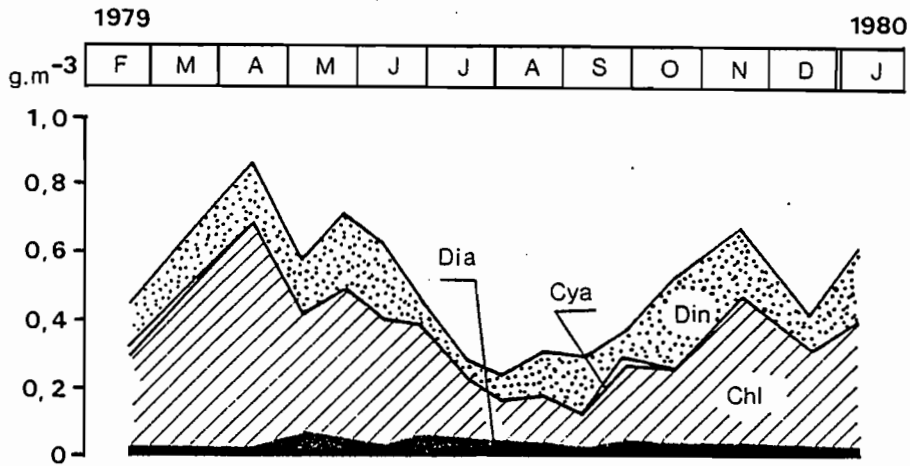


Figure 24 - Biomasse phytoplanctonique totale, cumulée par classes, à 3 mètres de profondeur à Sukuta: Din = Dinophycées, Cya = Cyanophycées; Chl = Chlorophycées, Dia = Diatomo-
phycées.

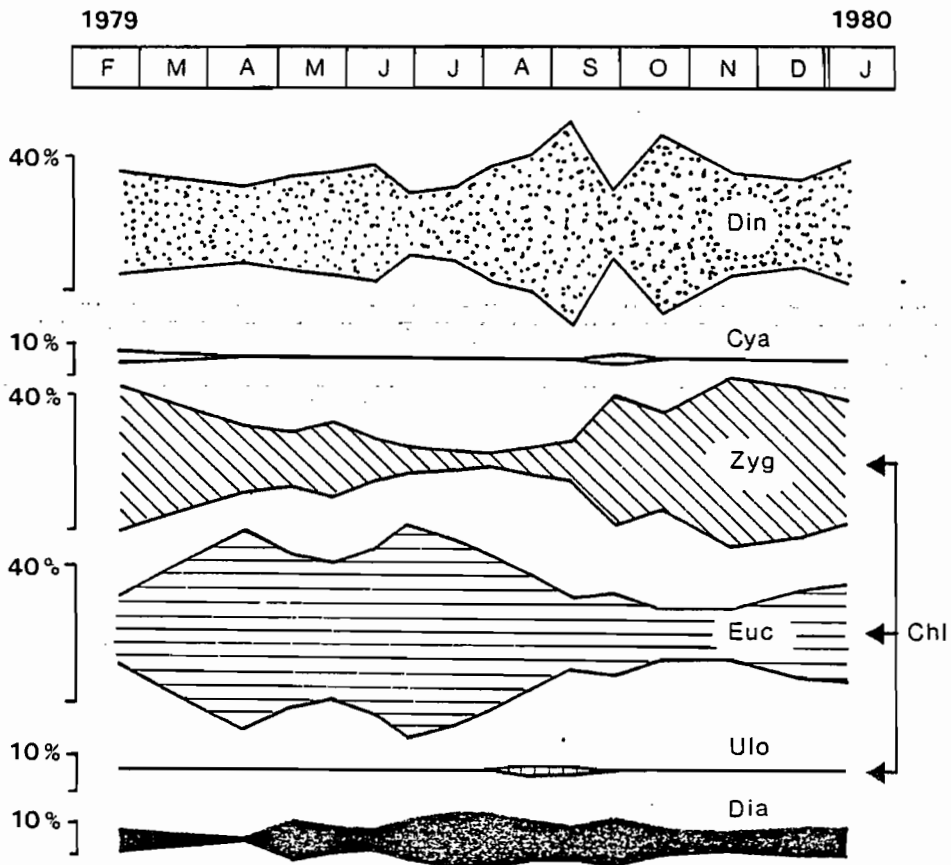


Figure 25 - Composition des biomasses phytoplanctoniques, à 3 mètres de profondeur à Sukuta (mêmes abréviations qu'à la Figure 20).

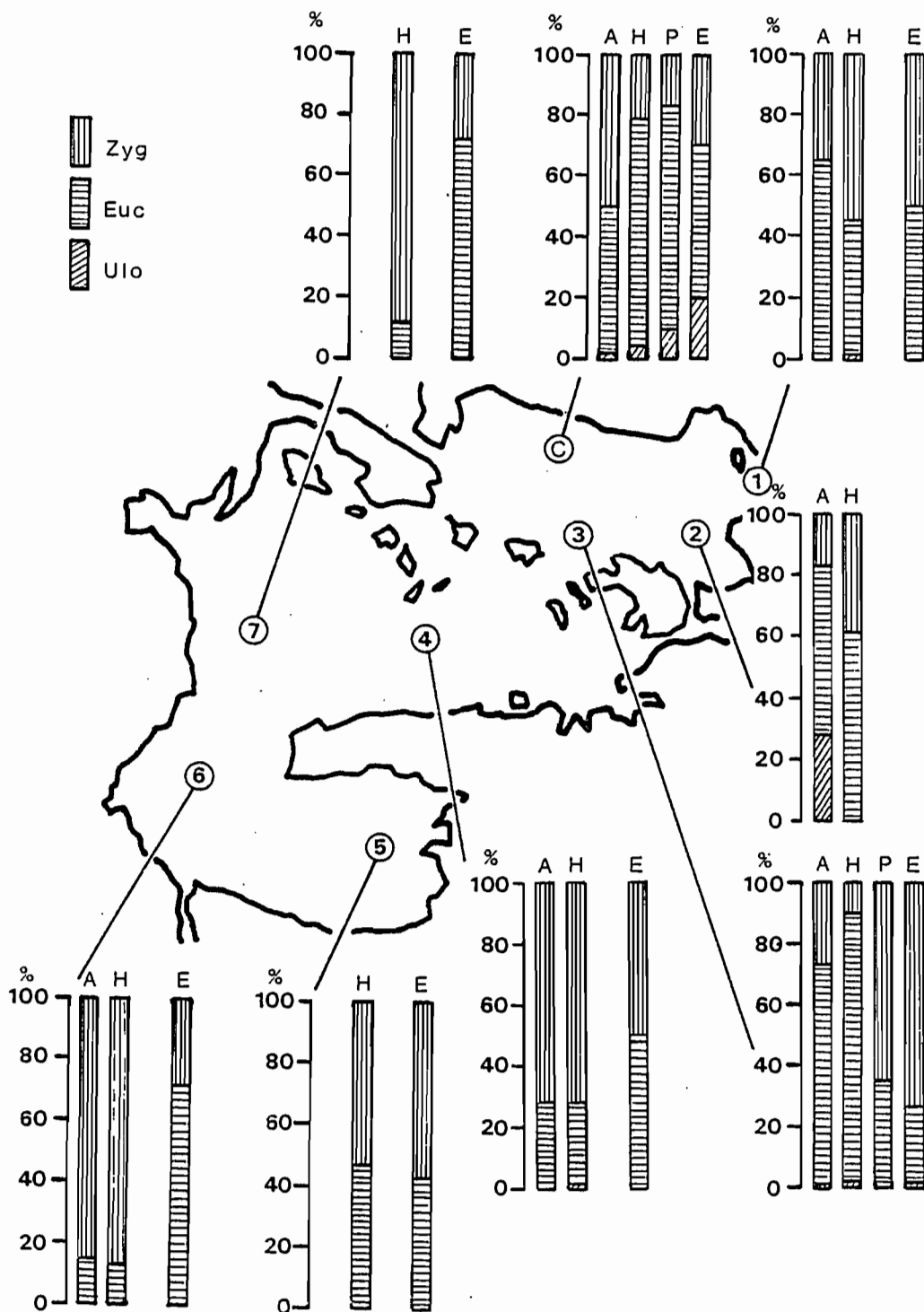


Figure 26 - Composition des Chlorophycées des 5 premiers mètres de profondeur, aux 8 stations du Petit Lac.

Zyg = Zygochlophytes, Euc = Euclophytes, Ulo = Ulochlophytes.

A = automne, H = hiver, P = printemps, E = été.

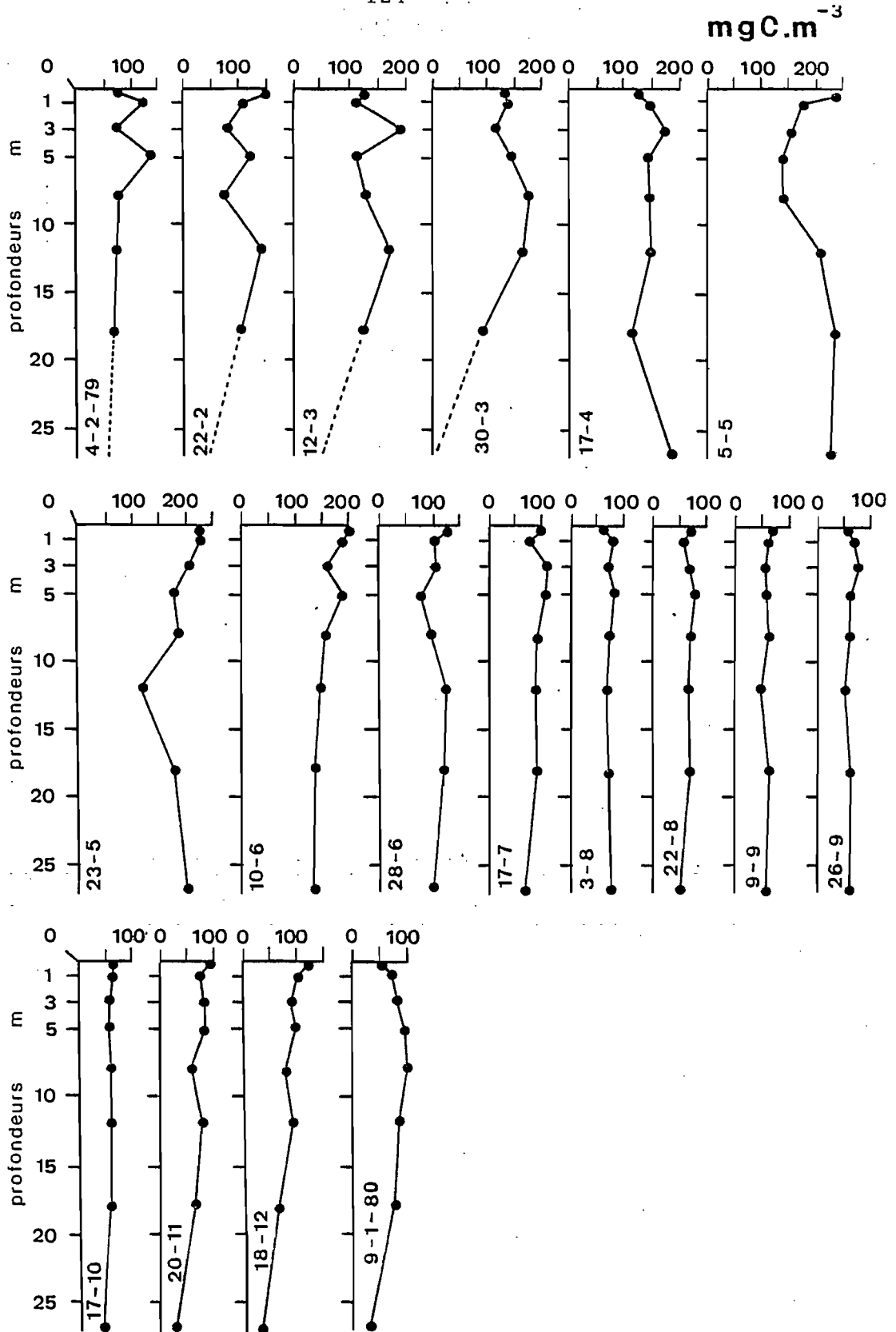


Figure 27 - Profils verticaux de biomasses phytoplanctoniques à Chûa (en mgC.m⁻³).

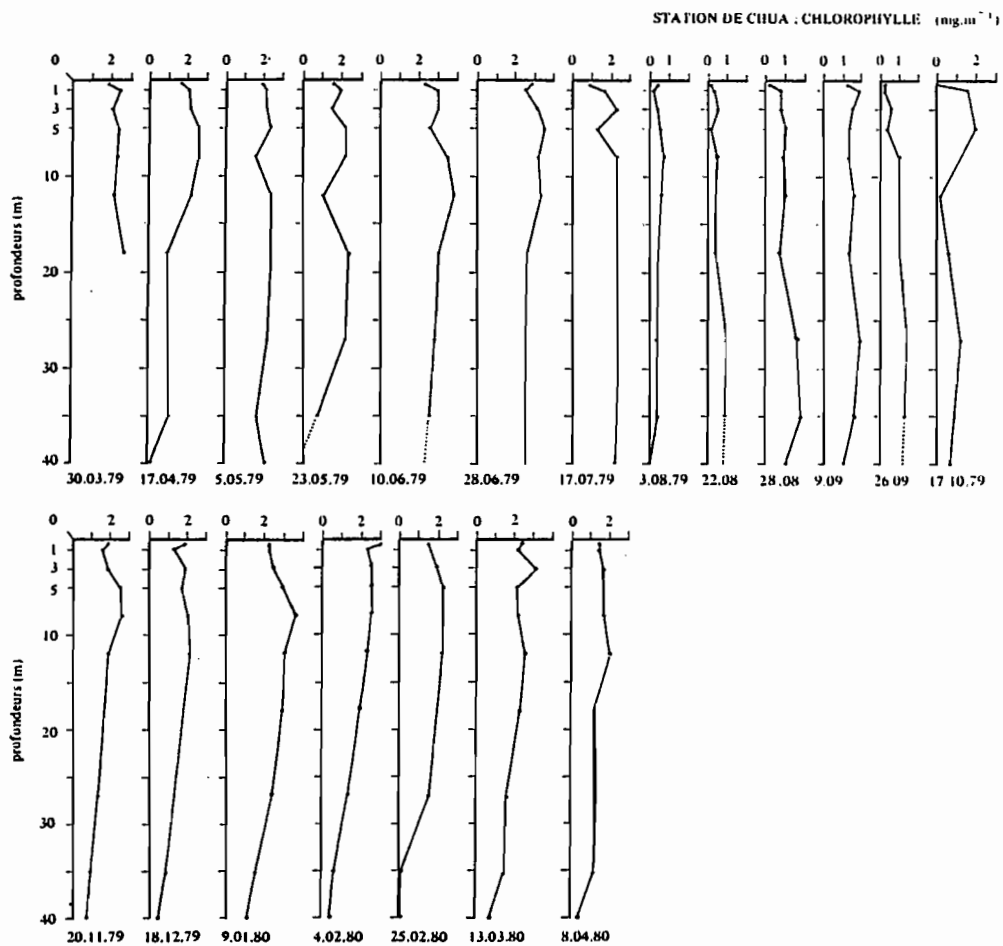


Figure 28 - Profils verticaux de chlorophylle totale (en mgchl.m⁻³) à Chua: évolution annuelle.

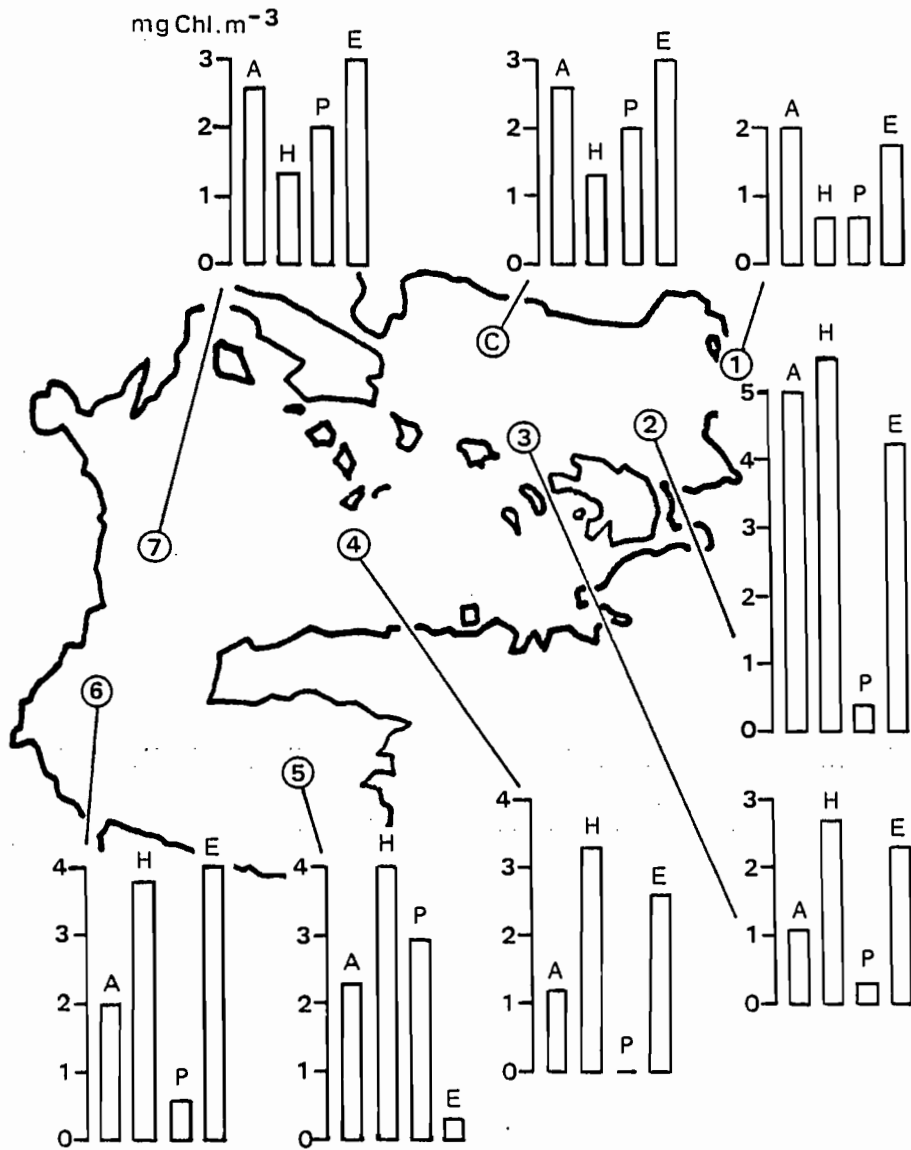


Figure 29 - Concentrations en chlorophylle totale (en mgchl.m⁻³), dans la zone des 5 premiers mètres de profondeur aux 8 stations du Petit Lac.

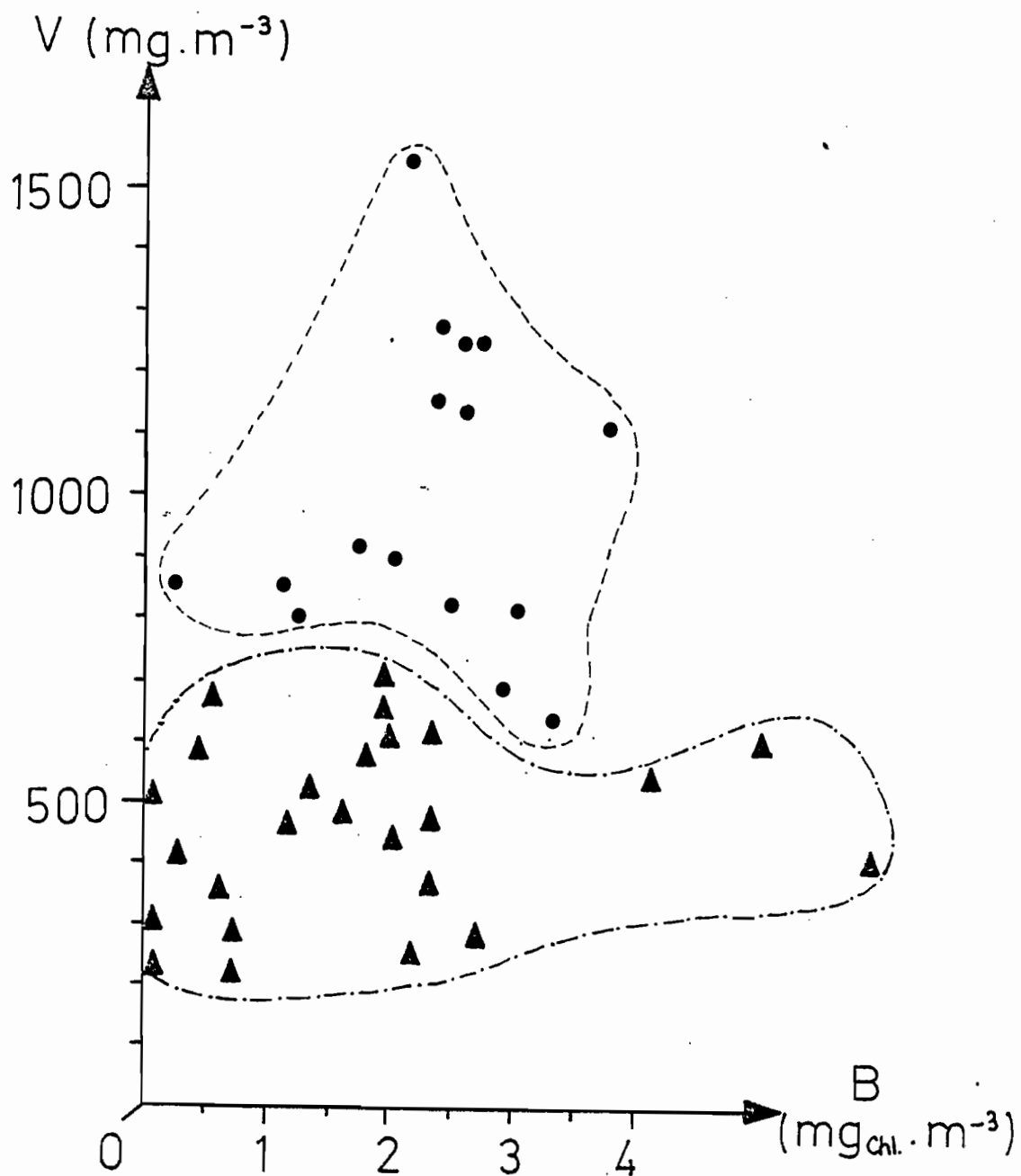


Figure 30 - Relation entre biomasse du phytoplancton (V en mgPF.m⁻³) et concentration en chlorophylle (B en mgchl.m⁻³) à Chúa et Sukuta. Dominance en volume des Chlorophycées: ● ≥ 70% et ▲ ≤ 70%.

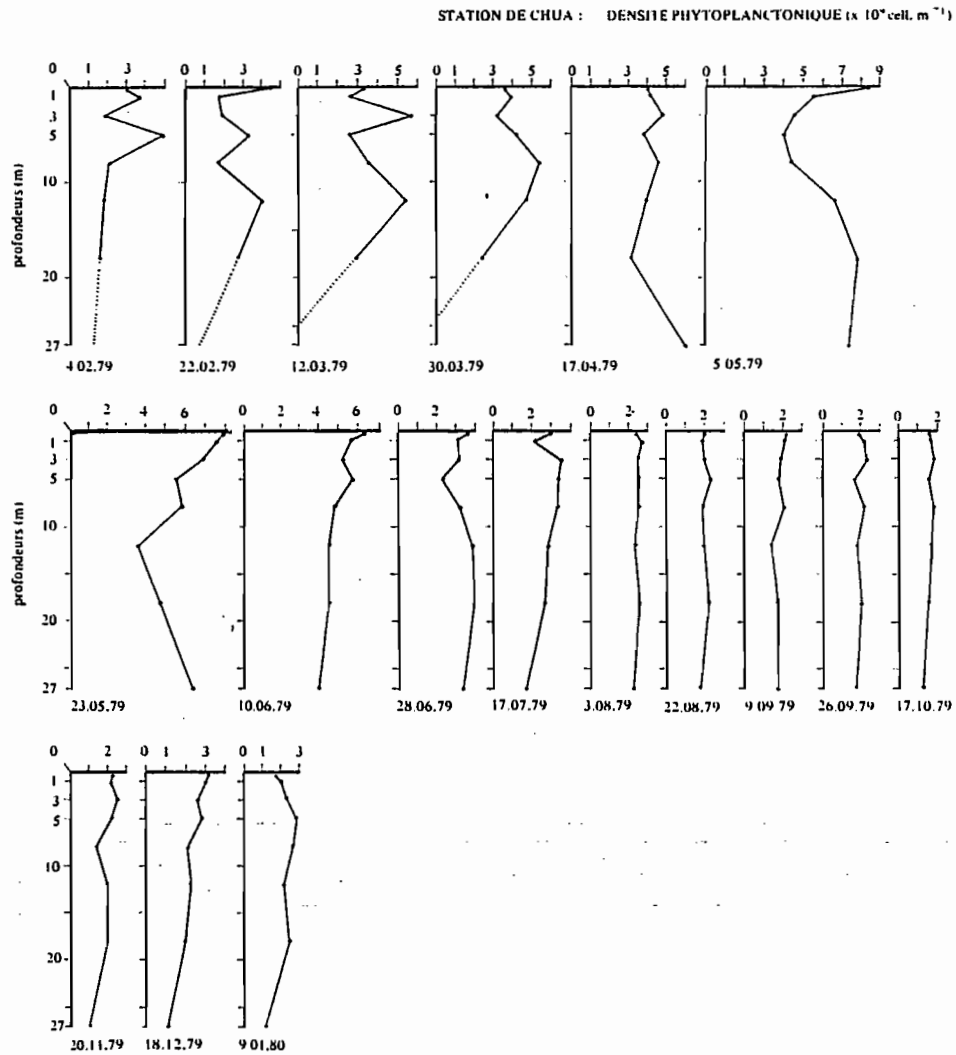


Figure 31 - Profils verticaux de densités phytoplanctoniques à Chua (en $10^9 \text{ cellules.m}^{-3}$).

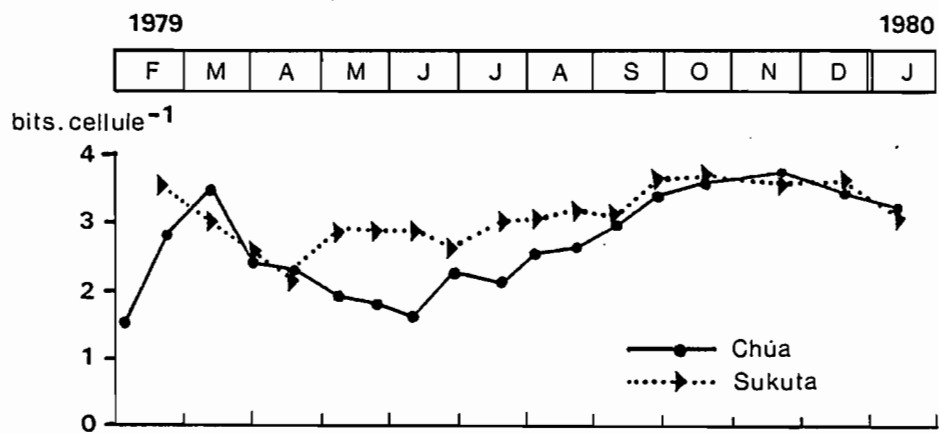


Figure 32 - Evolution de l'indice de diversité spécifique H de SHANNON, dans la zone des 5 premiers mètres de profondeur, à Chúa et à Sukuta (en bits.cellule⁻¹).

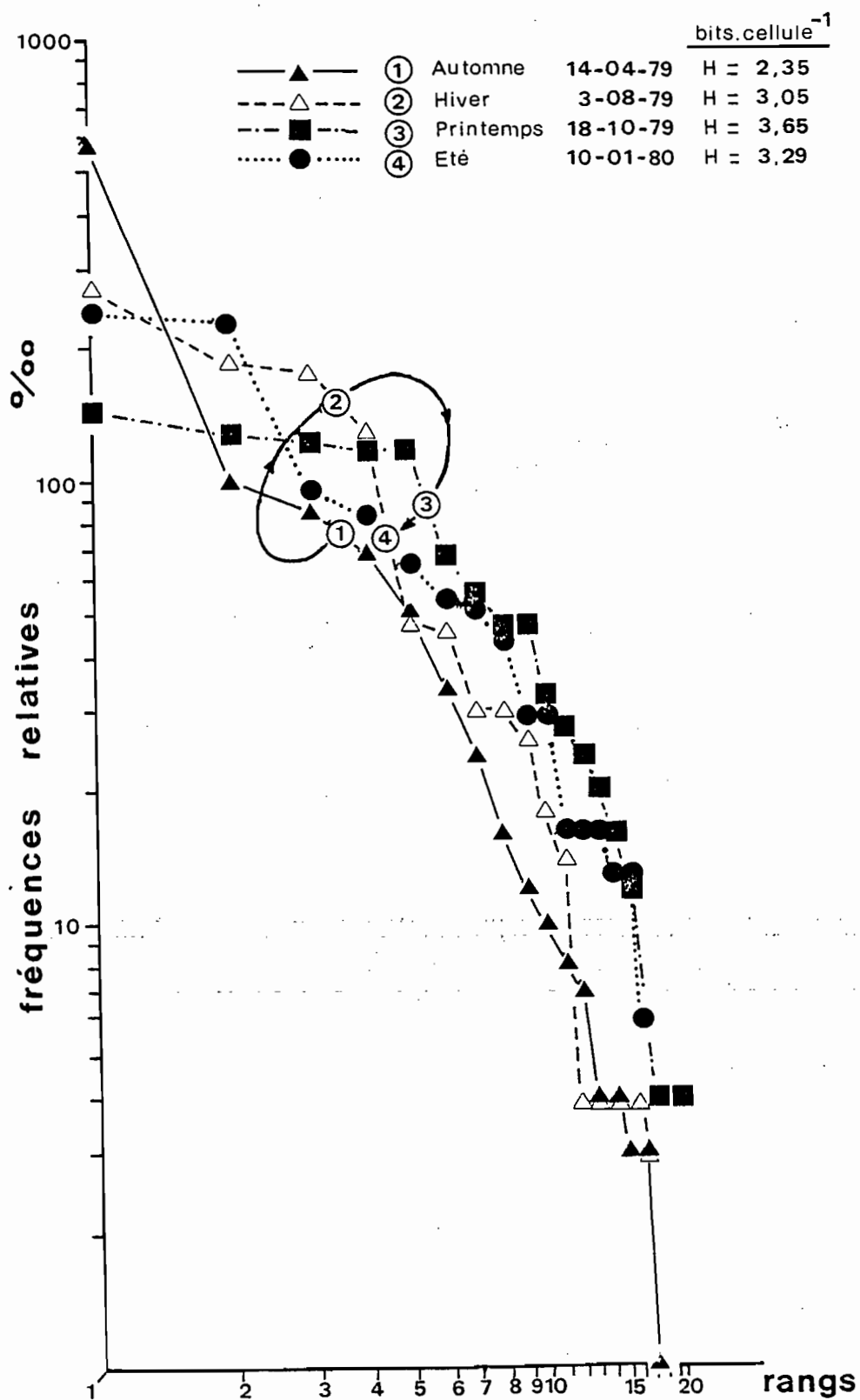


Figure 33 - Diagrammes rangs-fréquences, portant sur les effectifs obtenus à Sukuta, pour la profondeur 3 mètres.

fréquences relatives (%)
 10^3

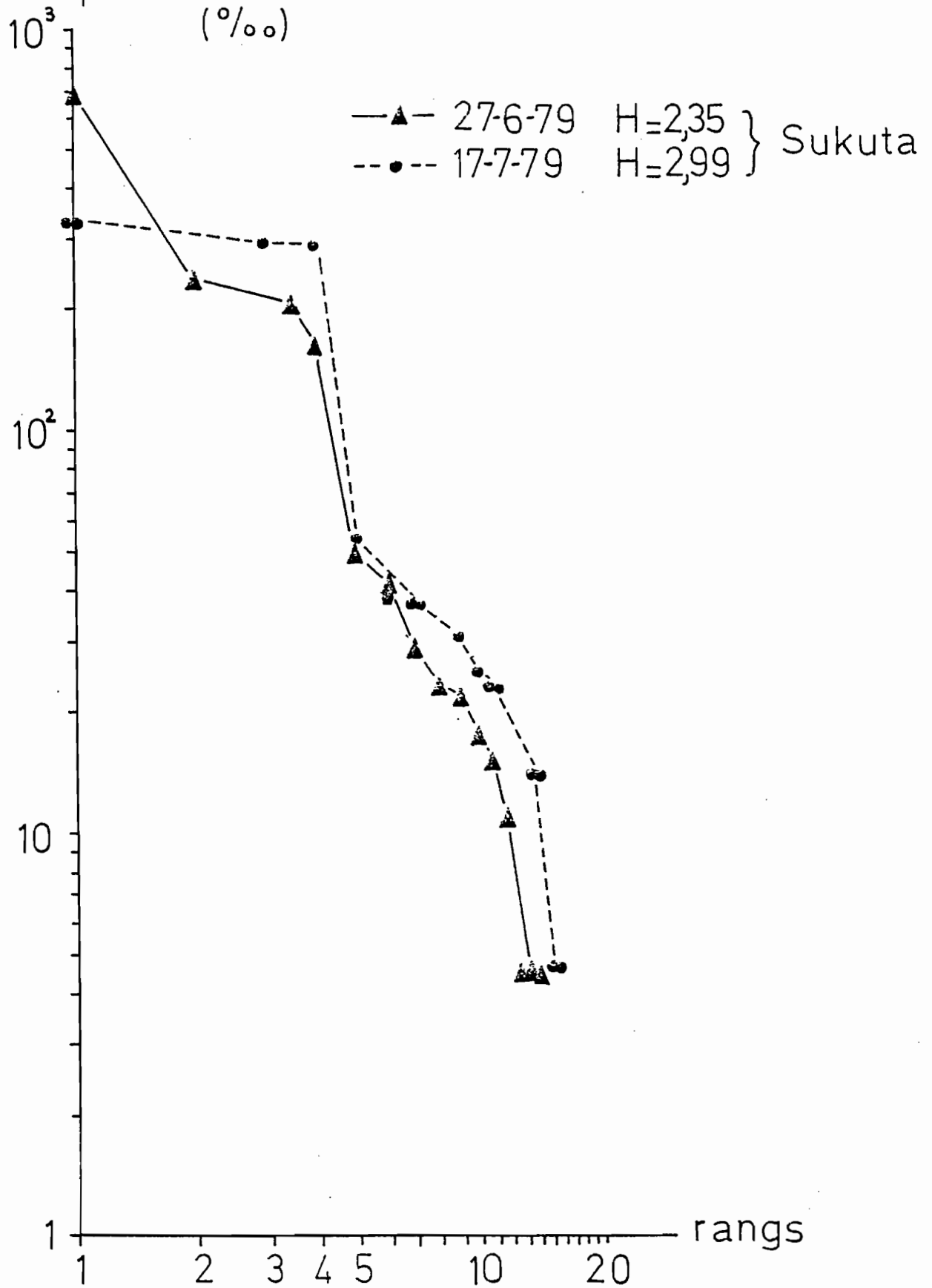


Figure 54 - Diagrammes rangs-fréquences, portant sur les effectifs, obtenus à Sukuta, pour la profondeur 3 mètres.

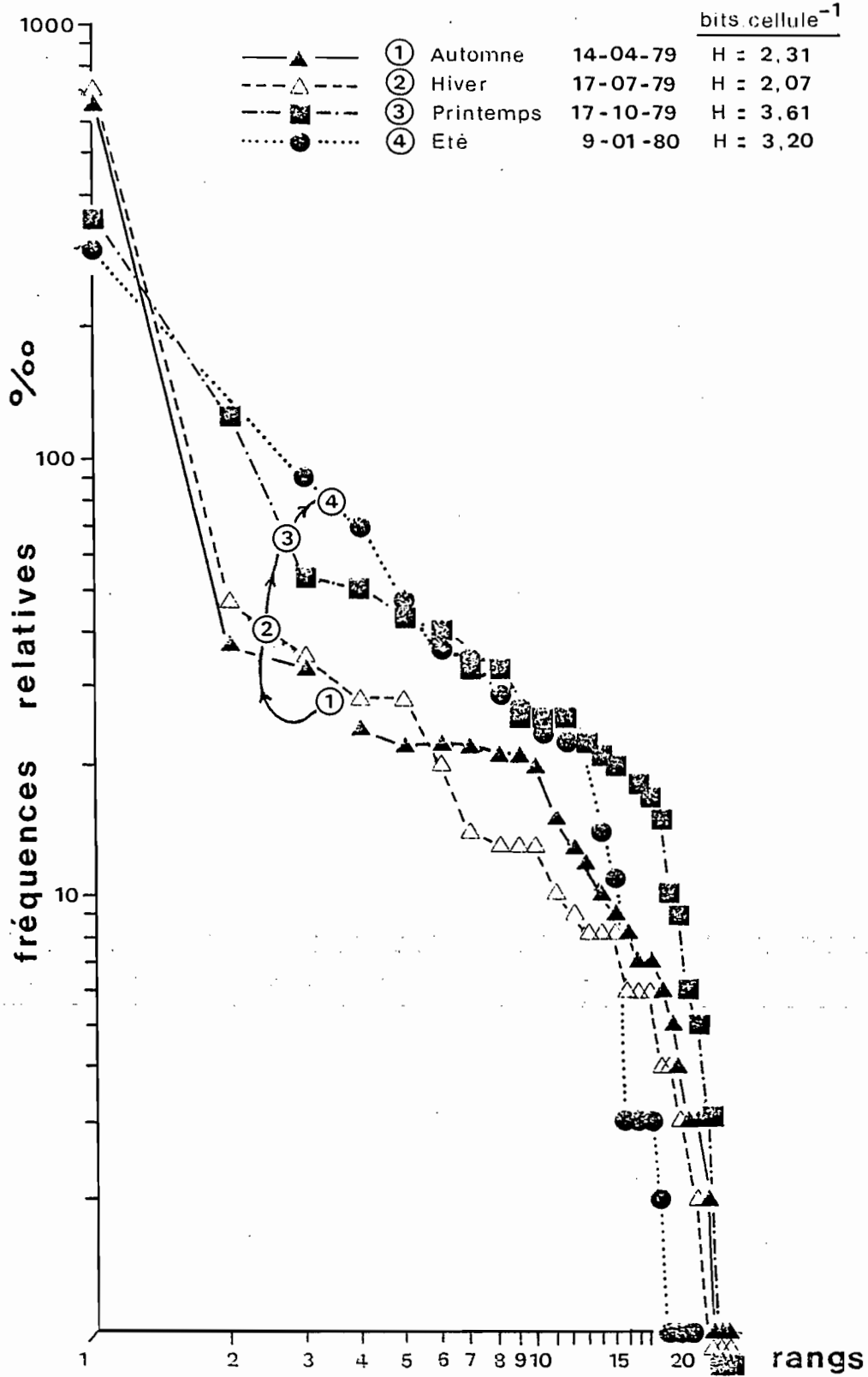


Figure 35 - Diagrammes rangs-fréquences, portant sur les effectifs, obtenus à Chua pour la profondeur 5 mètres.

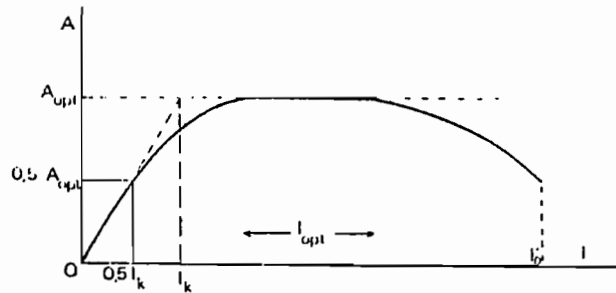


Figure 36 - Exemple de fonction $A = f(I)$, d'après LEMOALLE (1979), avec A l'activité photosynthétique mesurée par la méthode à l'oxygène.

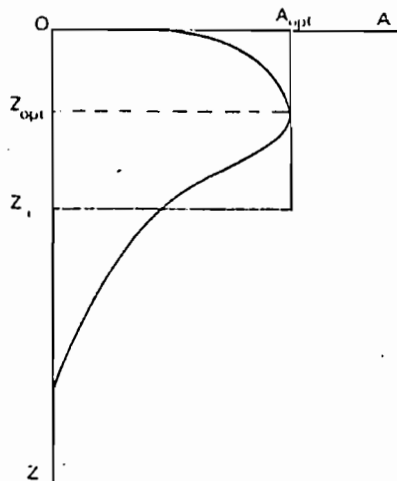


Figure 37 - Caractéristiques d'un profil de photosynthèse, d'après LEMOALLE (1979), avec A l'activité photosynthétique mesurée par la méthode à l'oxygène.

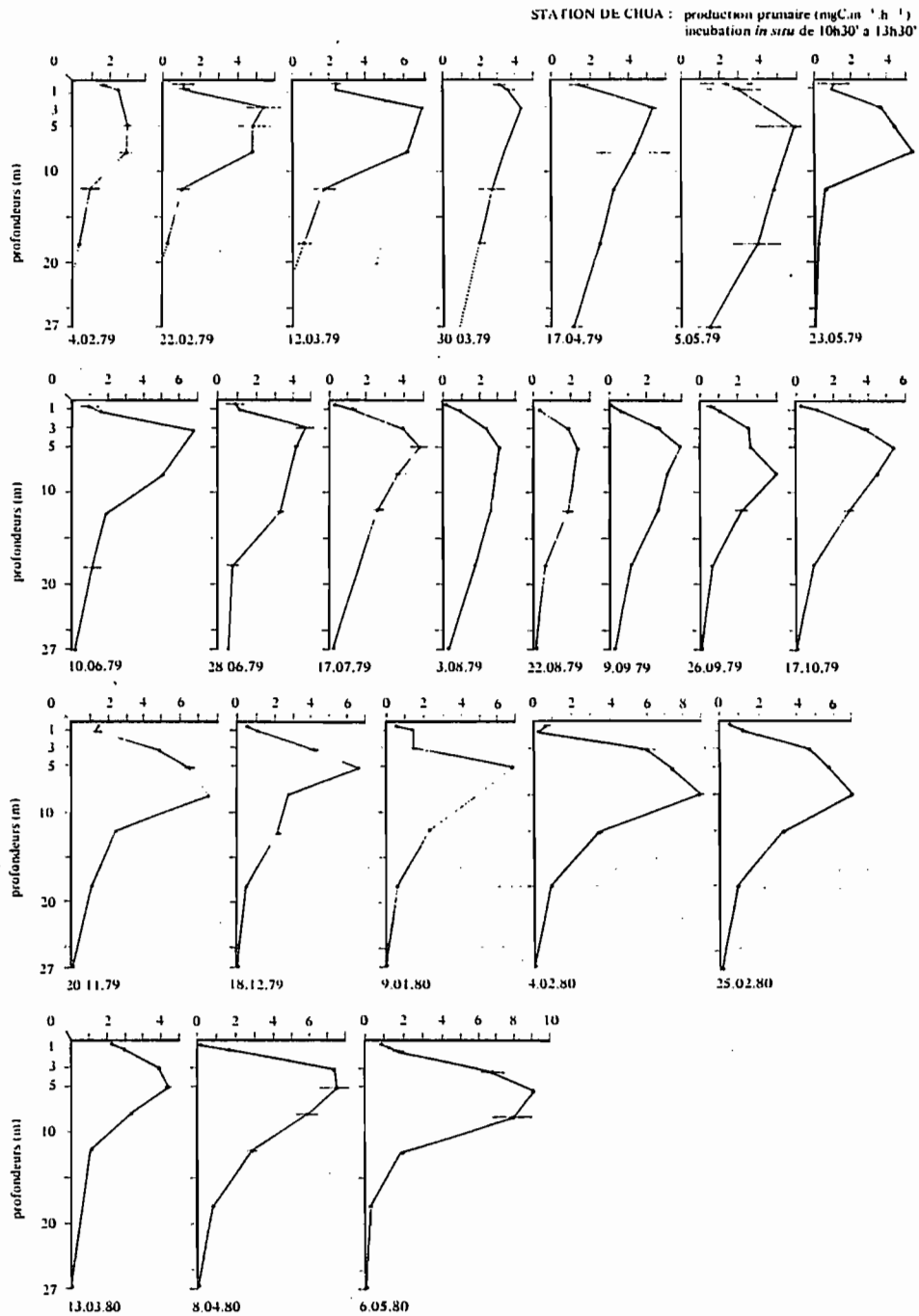


Figure 38 - Profils verticaux de production primaire (assimilation photosynthétique nette en carbone c'est-à-dire, activité du flacon clair moins activité du flacon obscur, en mgC.m⁻³.h⁻¹) à Chua.

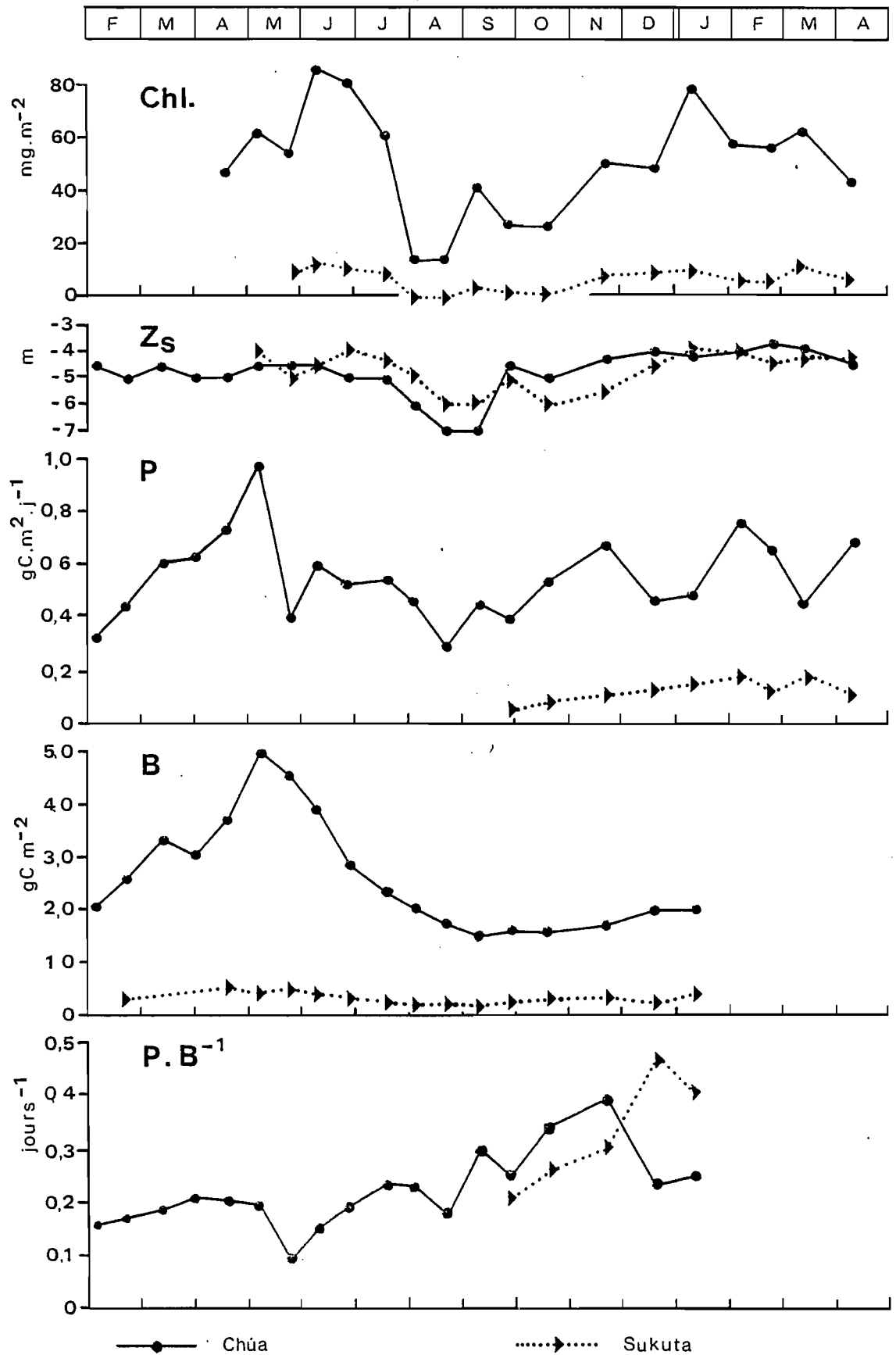


Figure 39 - Teneurs en chlorophylle totale (en mgchl.m⁻²), transparences (z_s en m), productions primaires (P en mgC.m⁻².j⁻¹) biomasses phytoplanctoniques (B en mgC.m⁻²) et taux de production journalier (P/B en j⁻¹): évolution annuelle.

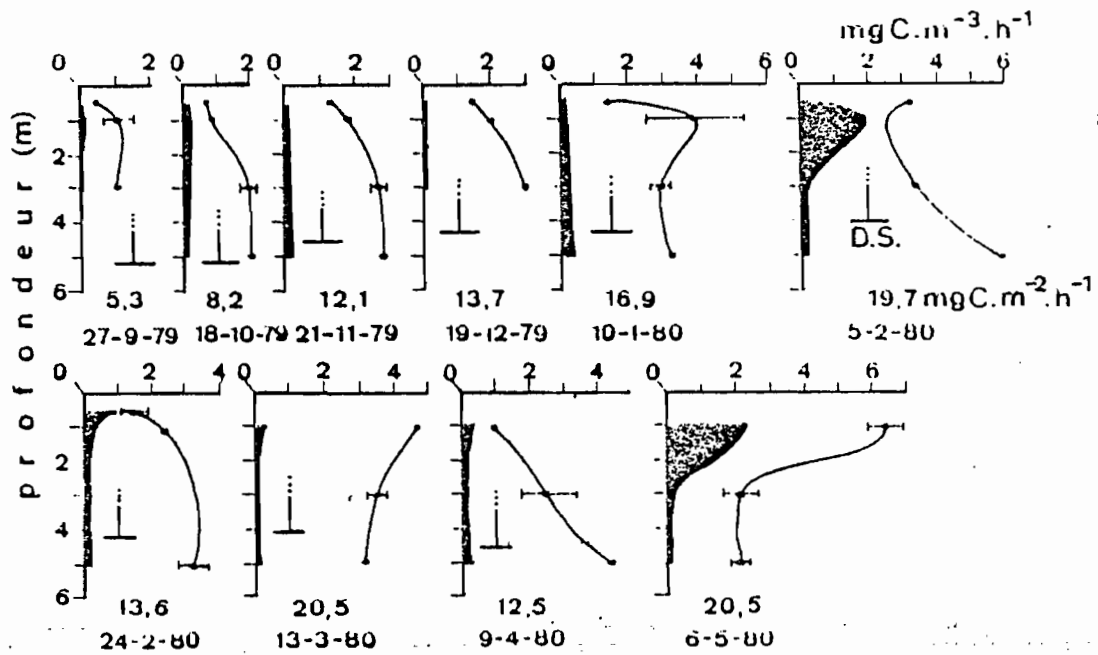


Figure 40 - Profils verticaux de production primaire (assimilation nette en carbone c'est-à-dire, activité du flacon clair moins activité du flacon obscur, en $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$ et $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) à Sukuta. En noir, l'assimilation de carbone des flacons obscurs. D.S. = profondeur du disque de Secchi.

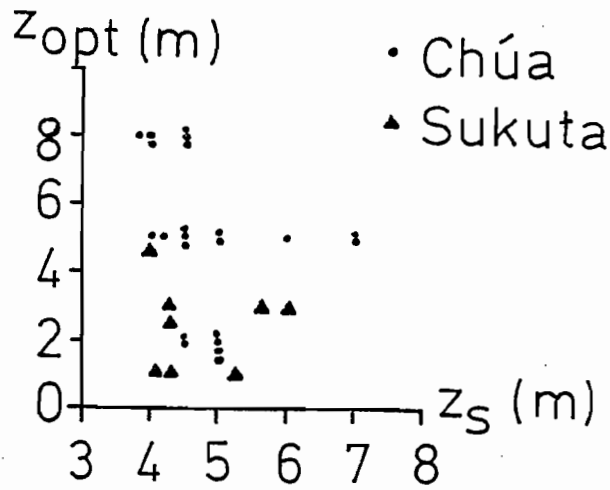


Figure 41 - Relation entre la profondeur de production optimale (z_{opt}) et la transparence (z_s) à Chúa et à Sukuta.

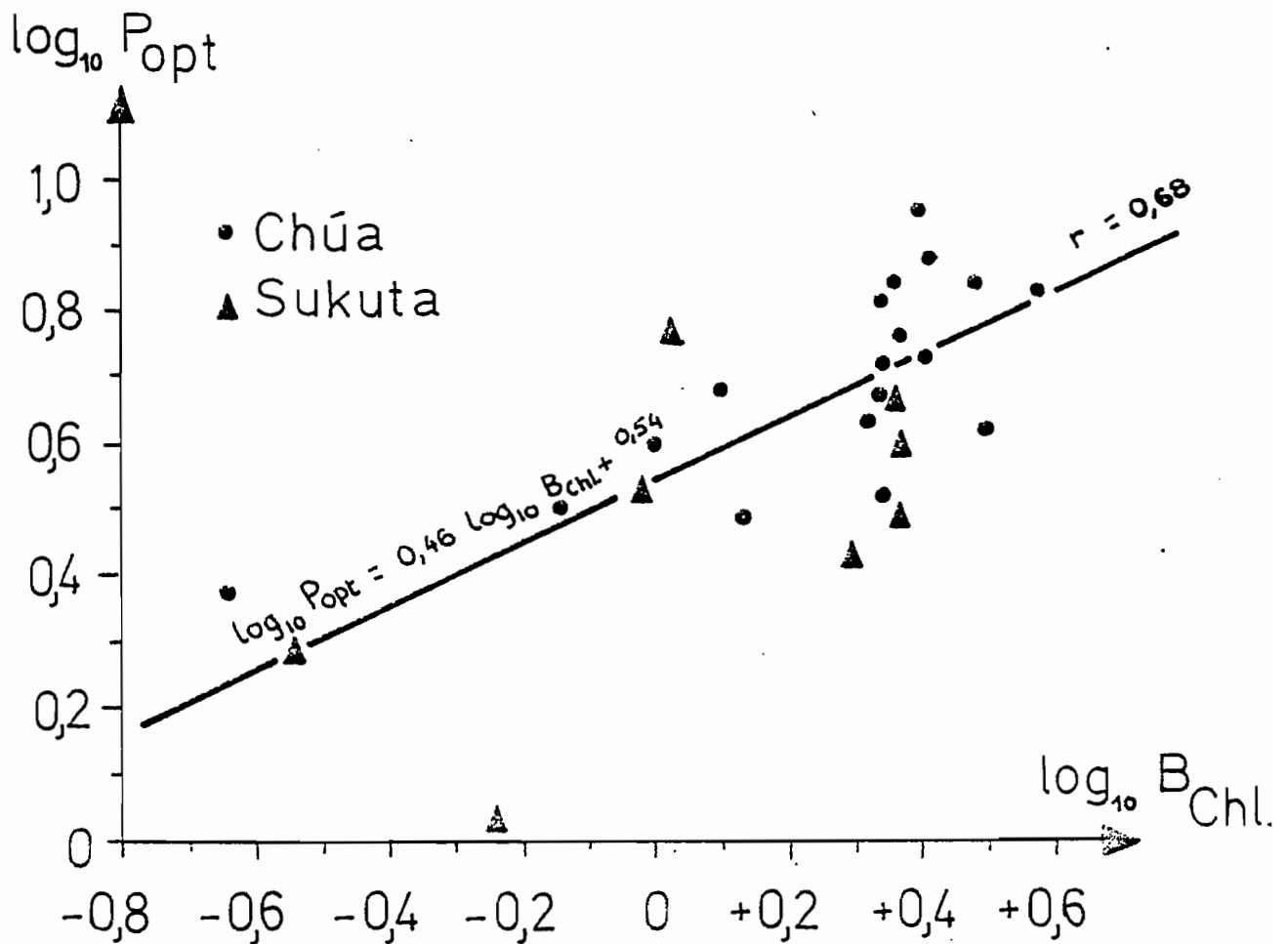


Figure 42 - Relation entre $\log_{10} P_{opt}$ et $\log_{10} B_{chl}$ à Chúa et à Sukuta.

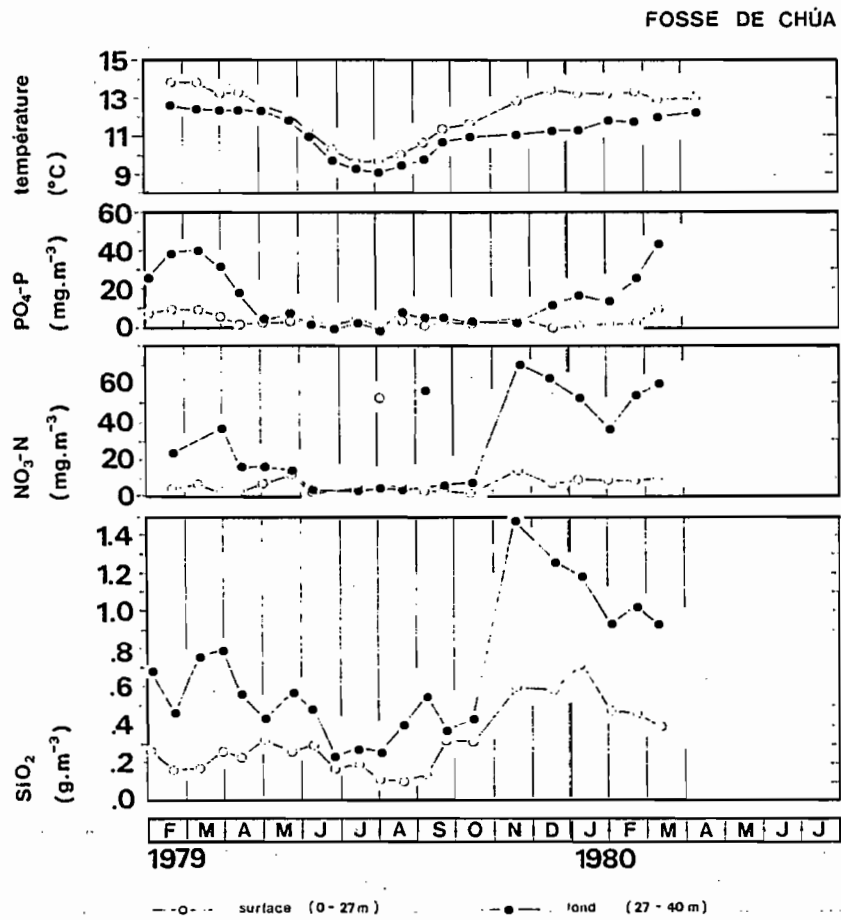


Figure 43 - Evolution annuelle de la température et des concentrations en PO_4P , NO_3N et SiO_2 (ou plutôt SiO_4H_4) à Chua.

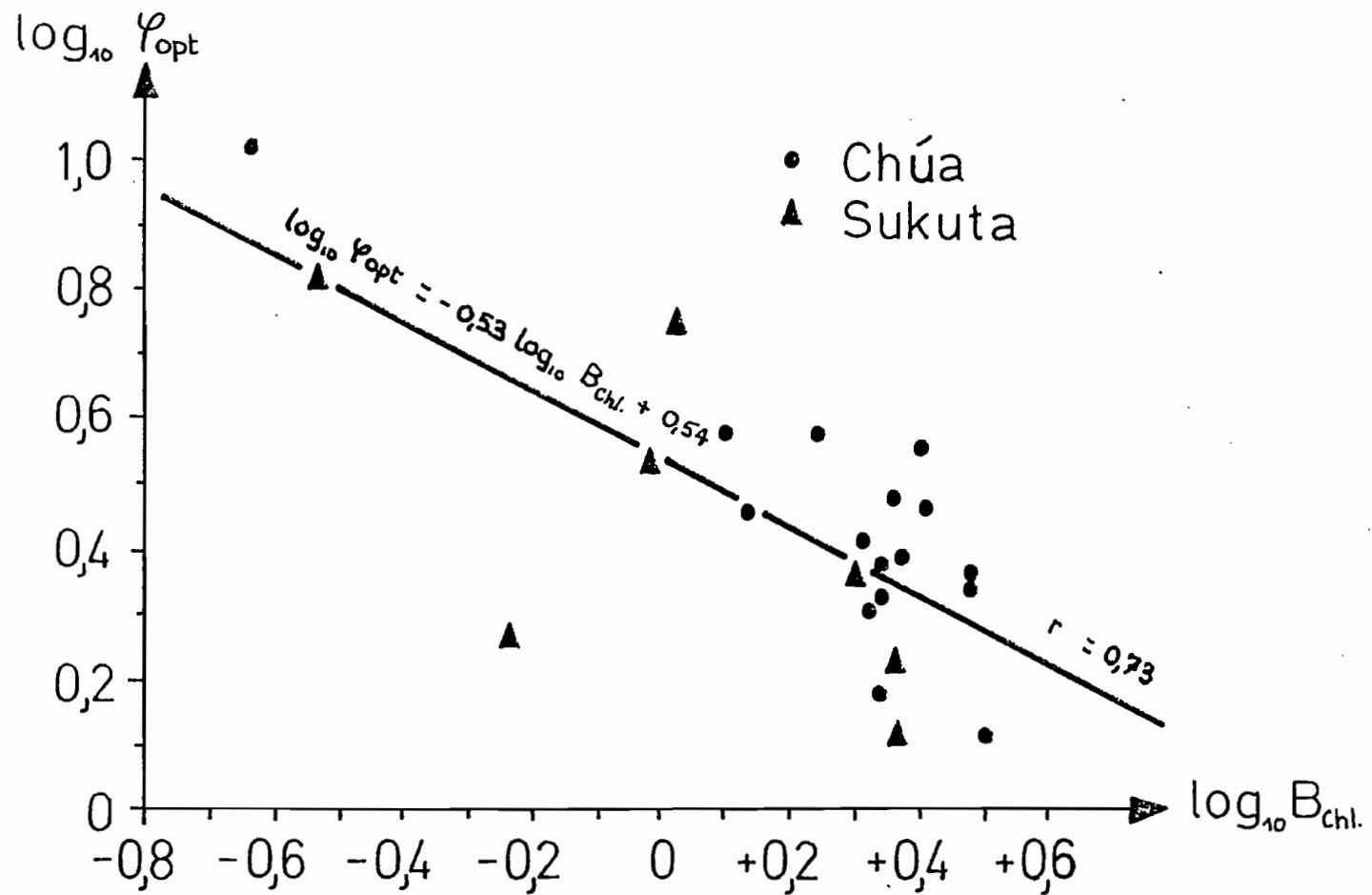


Figure 44 - Relation entre $\log_{10} Y_{opt}$ et $\log_{10} B_{chl}$ à Chúa (•) et à Sukuta (▲).

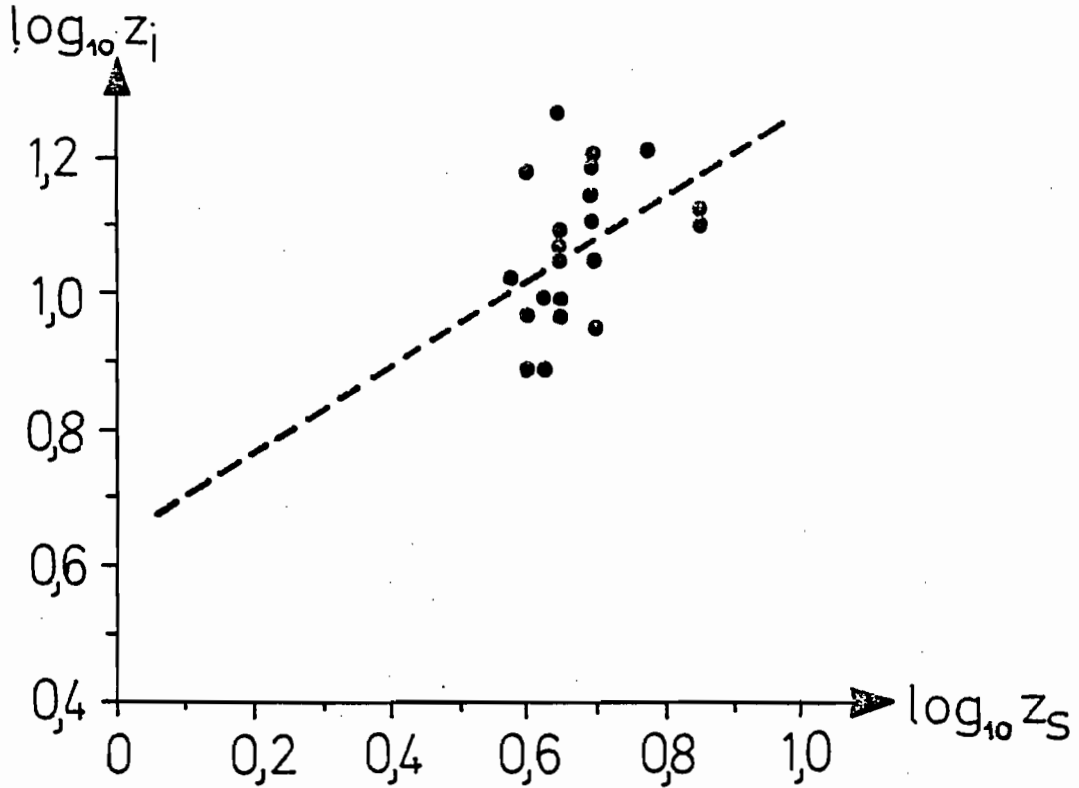


Figure 45 - Relation entre $\log_{10} z_i$ et $\log_{10} z_s$ à Chúa.

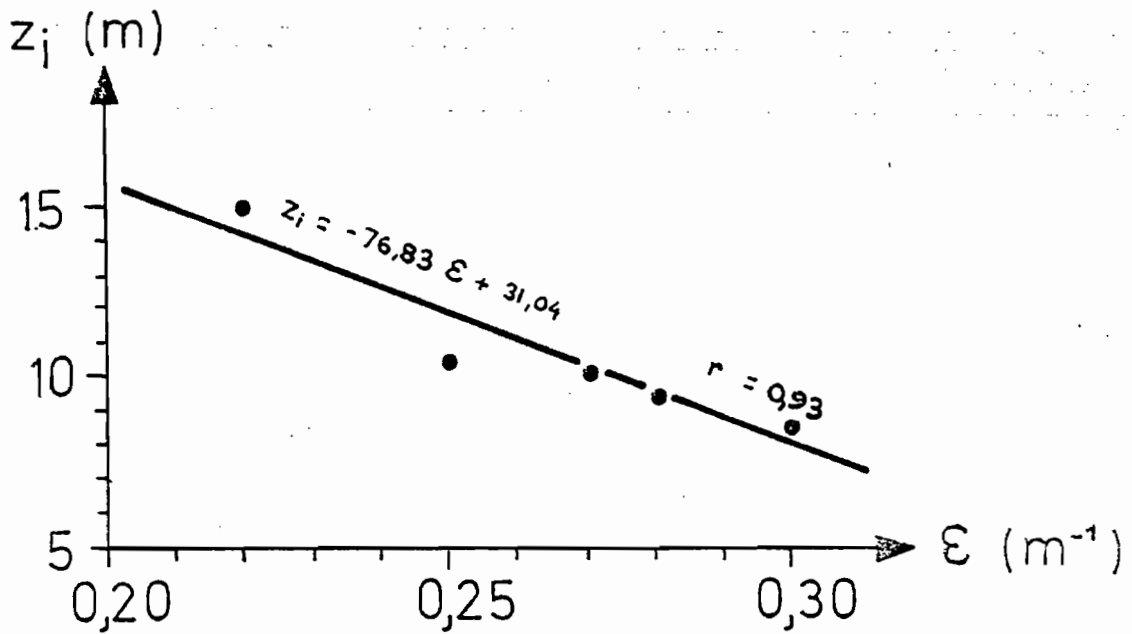


Figure 46 - Relation entre z_i et ϵ à Chúa.

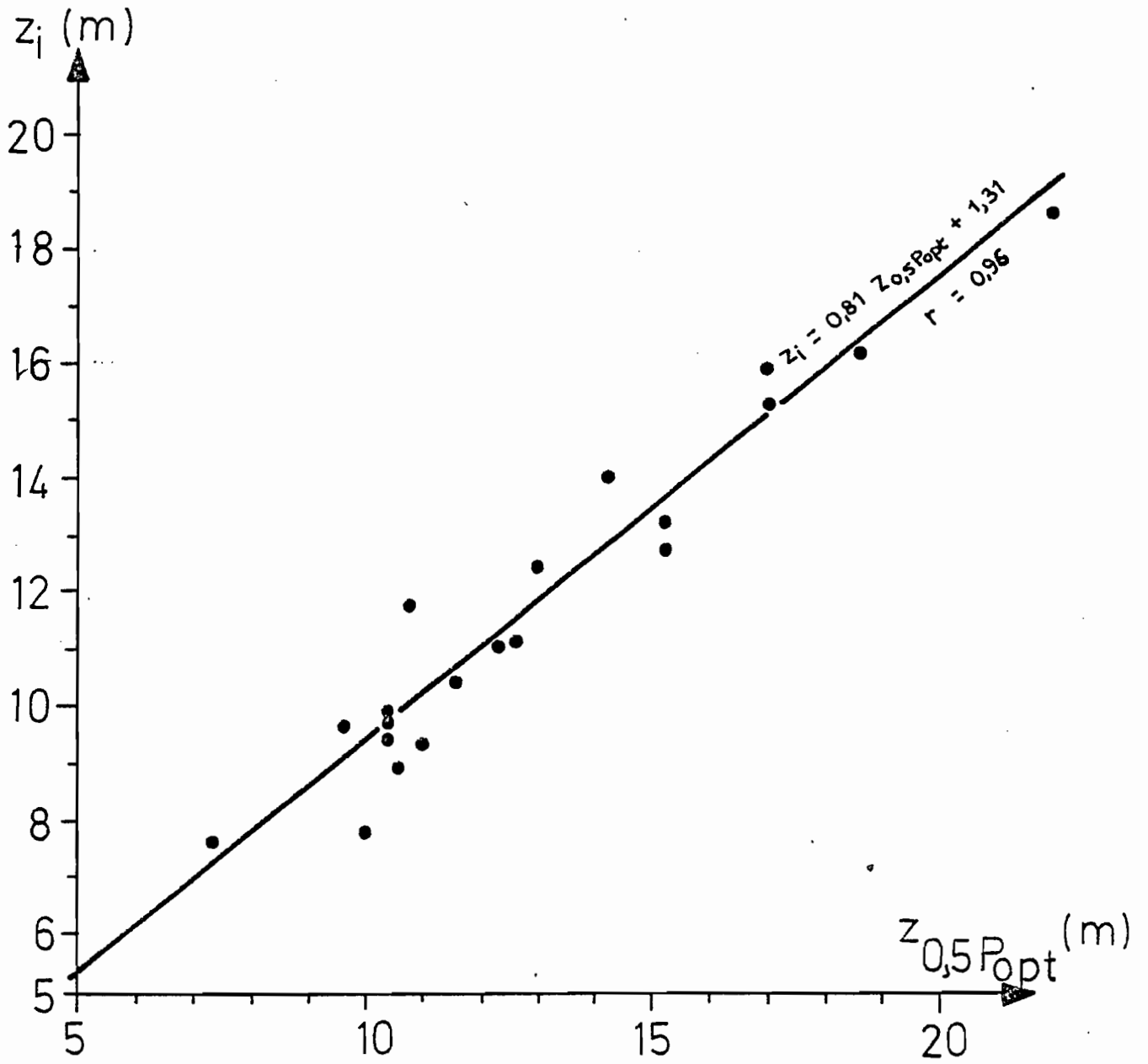


Figure 47 - Relation entre z_i et $z_{0,5P_{opt}}$ à Chua.

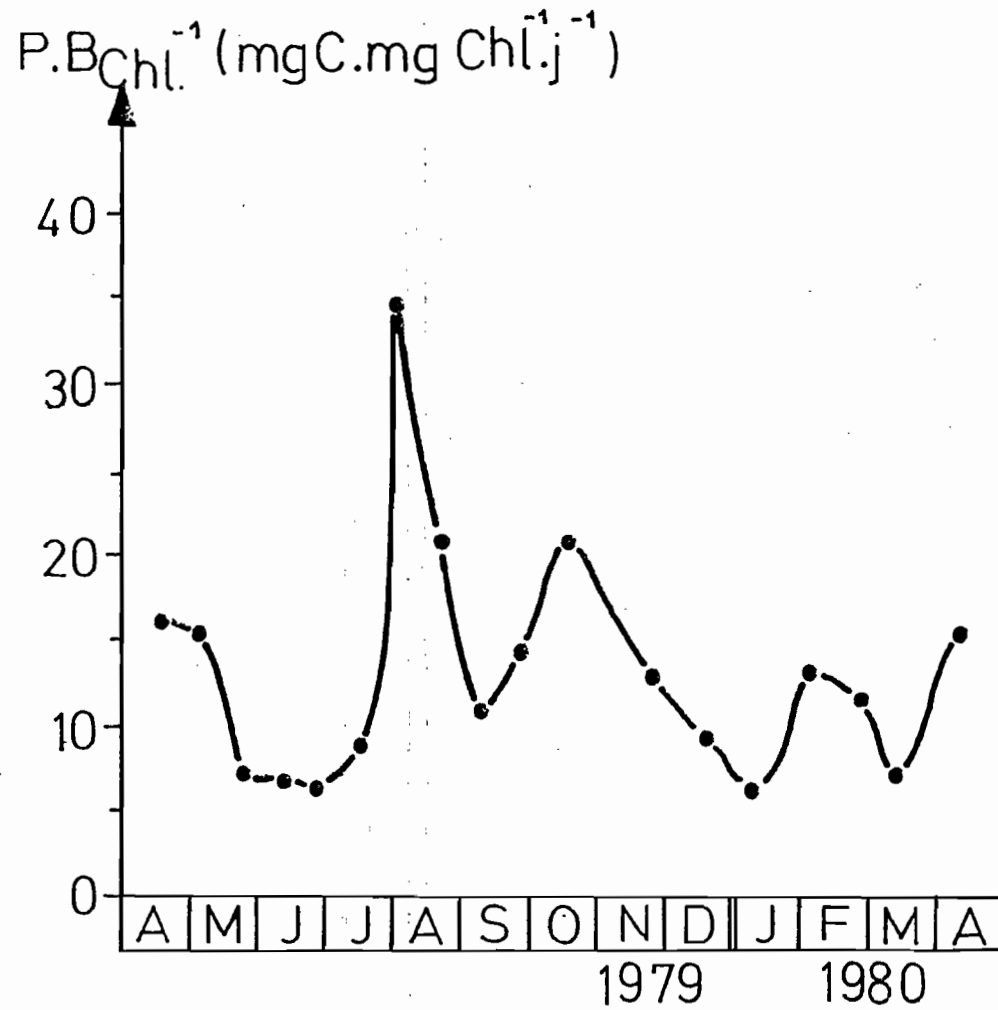


Figure 48 - Evolution du taux de production journalier $P.B_{chl}^{-1}$ au cours de l'année à Chua.

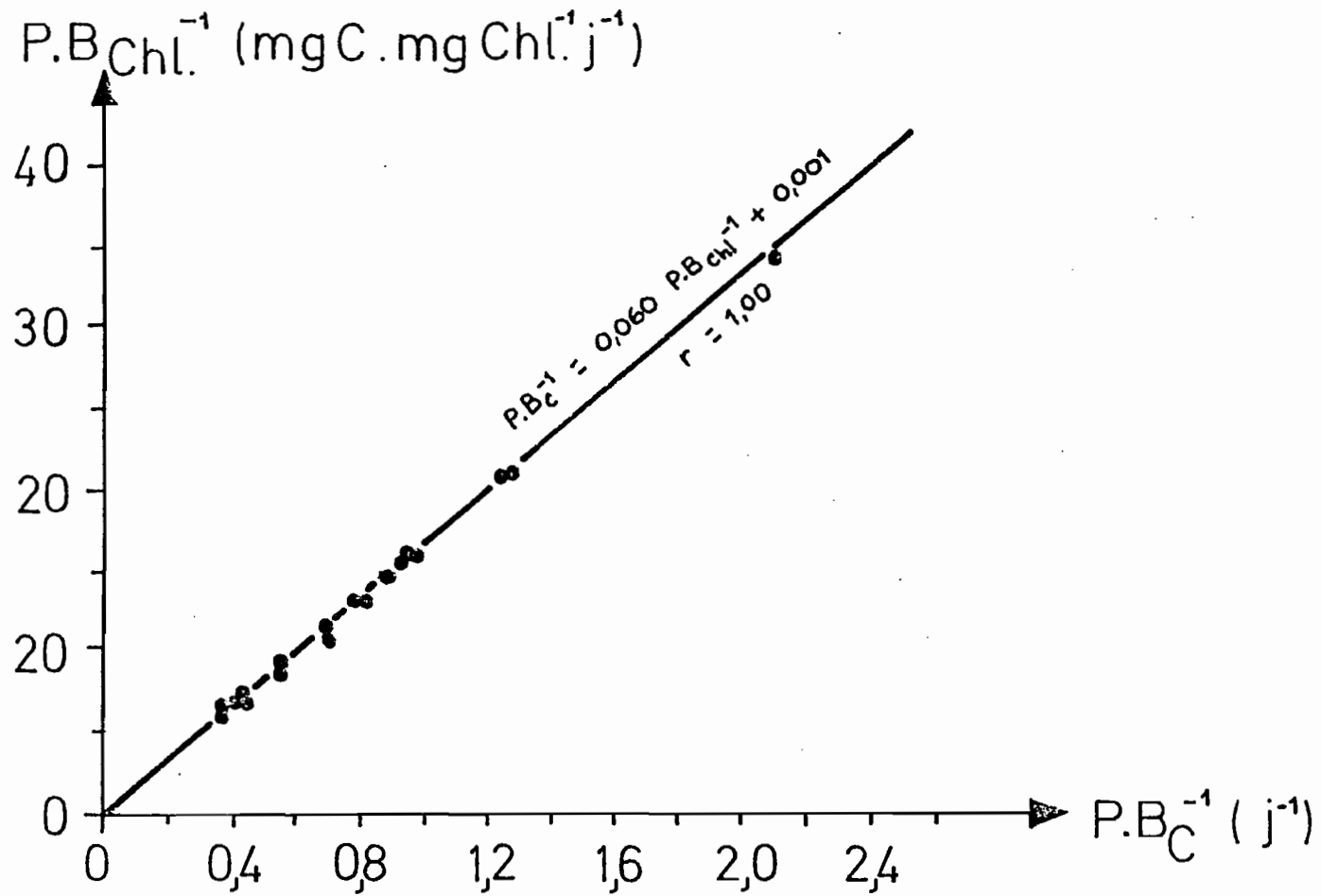


Figure 49 - Relation entre $P.B_C^{-1}$ et $P.B_{chl}^{-1}$ à Chúa.

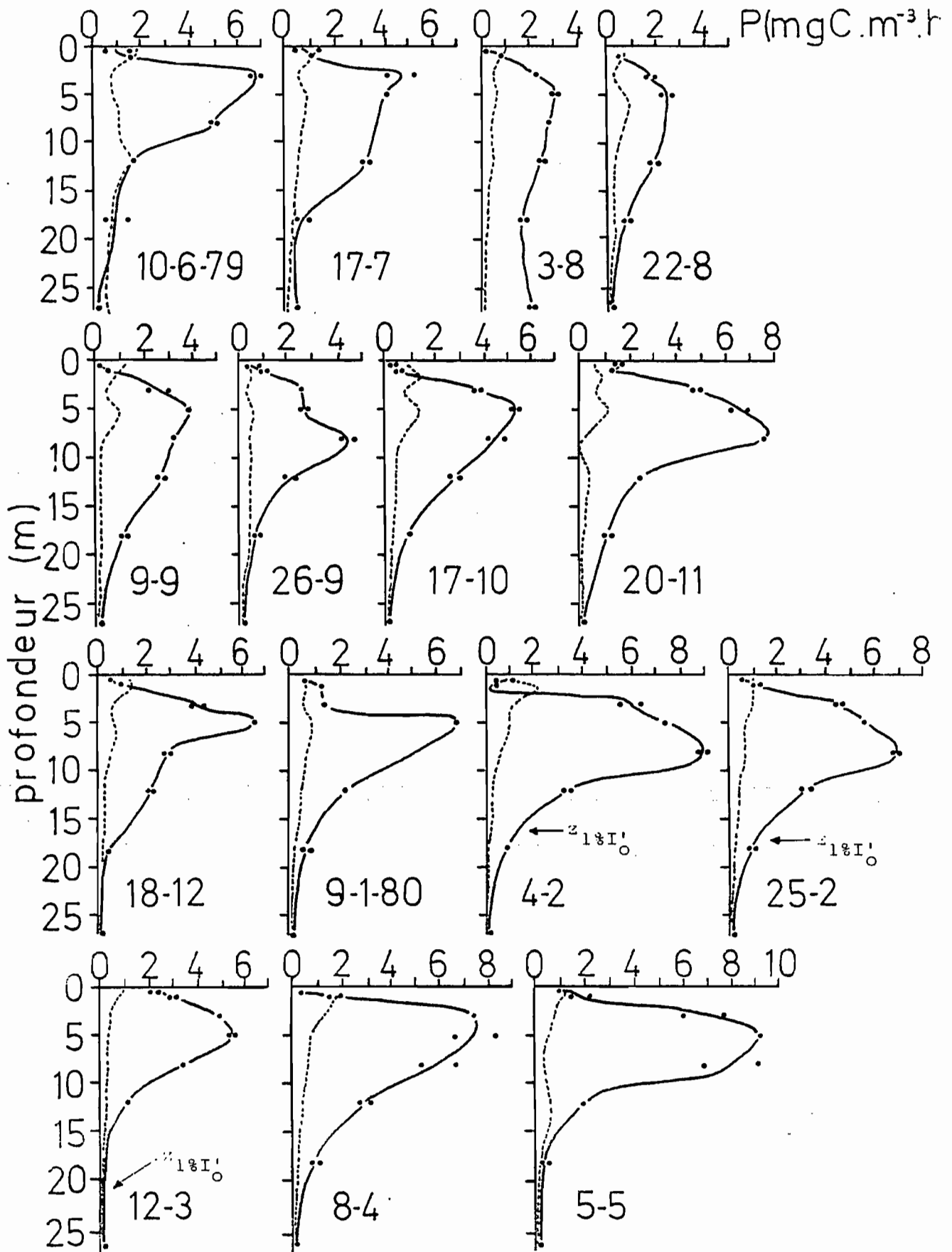


Figure 50 - Assimilation de carbone à l'obscurité (....) et assimilation photosynthétique nette (-----) à Chua, en $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$