Institutional Repository - Research Portal
Dépôt Institutionnel - Portail de la Recherche
researchportal.unamur.be
University of Namur

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES DES ORGANISMES ET ÉCOLOGIE

Broutage du picoplancton par le protozooplancton au sein de deux grands lacs tropicaux (Rift est africain)

Lecomte, Mélanie

Award date:
2007

Link to publication

General rights
Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy
If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Download date: 02. May. 2026

FACULTES UNIVERSITAIRES NOTRE-DAME DE LA PAIX
NAMUR

Faculté des Sciences

BROUTAGE DU PICOPLANCTON PAR LE PROTOZOOPLANCTON AU SEIN DE DEUX GRANDS LACS TROPICAUX (RIFT EST AFRICAIN)

Mémoire présenté pour l'obtention du grade de

licencié en Sciences biologiques

Mélanie LECOMTE

Août 2007

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix
FACULTE DES SCIENCES
Secrétariat du Département de Biologie
Rue de Bruxelles 61 - 5000 NAMUR
Téléphone: + 32(0)81.72.44.18 - Téléfax: + 32(0)81.72.44.20
E-mail: joelle.jonet@fundp.ac.be - http://www.fundp.ac.be/fundp.html

Broutage du picoplancton par le protozooplancton au sein de deux grands lacs tropicaux (Rift Est Africain)

LECOMTE Mélanie

Résumé

Dans le cadre de l'étude du réseau trophique microbien au Lac Tanganyika, nous avons réalisé des mesures d'abondance et de biomasse du picoplancton et du protozooplancton, ainsi que des expériences de broutage. Les échantillonnages et les expériences ont été effectués dans le bassin Sud du lac, à Mpulungu (Zambie), entre le 24 février et le 9 mars 2007. Cette étude s'est donc déroulée durant la saison des pluies, caractérisée par une stratification stable de la colonne d'eau, une zone euphotique profonde et des concentrations faibles en nutriments. Une étude similaire a été réalisée en parallèle au Lac Kivu, dans le cadre d'une mission du projet de recherche FRFC CAKI. Notre étude s'est intéressée plus particulièrement au broutage des picocyanobactéries (*Synhechococcus)* et des bactéries hétérotrophes par les flagellés et les ciliés (*Strombidium* et *Vorticella*). Les expériences de broutage réalisées grâce à la technique de l'inhibiteur sélectif et à celle de l'ingestion de proies fluorescentes ont montré une tendance des protozoaires à brouter préférentiellement les *Synechococcus.* Le calcul des taux de filtration spécifiques nous a également permis de montrer que le broutage exercé par les flagellés, dominants en abondance, a un impact plus important sur les populations de *Synechococcus* et de bactéries hétérotrophes que les ciliés.

Les taux de disparition par broutage obtenus au lac Tanganyika étaient de 0,21 j^{-1} pour les picocyanobactéries et de 0,165 j^{-1} pour les bactéries, ce qui est bien dans la gamme de résultats obtenus antérieurement. Au lac Kivu, les taux de disparition des mêmes microorganismes étaient respectivement de 1,17 j^{-1} et 0,8 j^{-1}. Ces derniers résultats sont cependant préliminaires et demandent à être validés par une étude approfondie du réseau trophique microbien dans ce lac.

Mémoire de licence en Sciences biologiques
Août 2007
Promoteur: Pr. J.-P. Descy

Par ces quelques lignes, je souhaite remercier toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué à la réalisation de ce mémoire…

Tout d'abord, je voudrais remercier le Pr. Jean-Pierre Descy de m'avoir accueillie au sein de son unité de recherche et de m'avoir ainsi permis de découvrir le magnifique lac Tanganyika dont il nous avait parlé avec tant de passion durant les cours de licence.

Un grand merci également à Anne-Laure et Stephane pour leur aide, leurs explications, leurs précieux conseils, leur soutien et leur disponibilité durant toute la durée de ce mémoire.

Anne-Laure, merci pour ce magnifique voyage à Mpulungu, paradis que tu nous as fait partager… Merci pour toute l'énergie que tu as mise dans l'organisation de cette aventure afin que tout se passe pour le mieux (ce qui fût le cas !!) et pour tout les « happy cake » ; je n'oublierai pas le jour de mes 23 printemps…

Merci à tous les membres de l'URBO et plus particulièrement à François Darchambeau et Bruno Leporcq pour les expériences réalisées au lac Kivu et pour les données que vous m'avez fournies. Merci également à Hugo Sarmento pour ses réponses à nos questions sur la cytométrie de flux.

Comment clore ce travail sans penser à toutes les personnes rencontrées en Zambie … Je voudrais remercier toute l'équipe des pêcheries de Mpulungu pour son accueil mais aussi pour son aide précieuse lors de nos sorties sur le lac.

Merci à Charity et Dinesh pour leur accueil chaleureux, tous les bons petits plats et leur grand dévouement, à Marino pour les moments de détentes passés ensemble et pour les cours de Bemba, à Tony (« la grande frite qui **ha**bite dans l'arbre ») pour sa joie de vivre communicative, les soirées guitares, les fous-rires et les parties de « twenty-one » améliorées. Je n'oublie pas non plus John, Renée, Shoen, Elise, Craig, Kina, Félix, … toujours de bonne humeur et toujours prêts pour un souper ou une petite soirée improvisée.

Un MERCI particulier à tous les URBO's de cette 2ème licence 2007 pour les moments passés ensemble (aussi bien aux facs qu'en dehors), les pauses en URBO 207, les bunkers, les petits soupers, les verres en terrasses et surtout pour votre bonne humeur et vos encouragements lorsque je n'avais plus du tout l'envie d'aller dire bonjour à mon ami le microscope à épifluorescence dans son appartement tout noir (que je remercie au passage pour ses nombreuses longues heures de travail !)

Merci à Sof-Sof (« hoo, it's a very good friend of mine ! » ☺) avec qui j'ai pu partager pas mal de fous-rire mais qui était là aussi lors de petits coups de blues pour me remonter le moral.

Merci aussi à toutes les deuxièmes licences pour ces années d'études passées ensemble et plus particulièrement à Doro, Gwen et Kiki. Merci également à Nath pour son soutien, sa bonne humeur et ses corrections.

Je ne peux pas terminer cette page sans remercier très chaleureusement mes parents qui m'ont toujours soutenue et aidée dans mes choix. Merci pour les mots justes que vous avez toujours trouvés durant les moments de panique lors des sessions d'examens ou durant mes moments de doutes quant à ma réussite. Merci à mes quatre grands-parents pour leur soutien et leur accueil « en kot » durant les examens. Simplement, merci à toute ma famille.

Enfin, je voudrais remercier Sandra et Annick d'avoir toujours été là quand j'avais besoin d'elles, de m'avoir écoutée lorsque le moral était au plus bas, de m'avoir encouragée, … Je serai toujours là pour vous donner cette amitié en retour.

Natotella saana !

Table des matières

Introduction

Généralités 1
1. Situation et importance du lac Tanganyika 1
2. Physico-chimie 2
2.1. Caractéristiques physico-chimiques de base 2
2.1.1. La transparence de l'eau 2
2.1.2. L'oxygène dissous 2
2.1.3. La température et la stratification 2
2.1.4. Le pH et la conductivité 4
2.1.5. Composition ionique 4
2.1.6. Les nutriments 4
2.1.6.1. L'azote 5
2.1.6.2. Le phosphore 6
2.1.6.3. La silice 6
2.2. Hydrodynamique : les phénomènes d'upwelling 7

Le réseau trophique pélagique 8
3. Les communautés planctoniques 8
3.1. Le phytoplancton et l'importance des picocyanobactéries 8
3.1.1. Composition en espèces au lac Tanganyika 10
3.1.2. Distribution des groupes algaux 10
3.1.3. Biomasse algale 11
3.2. Le bactérioplancton 11
3.3. Le protozooplancton 13
3.3.1. Les protozoaires 13
3.4. Le réseau trophique 14
4. La boucle microbienne 15
5. Le broutage du picophytoplancton par le protozooplancton 16

Objectifs du travail 19

Matériel et méthodes

1. Site de prélèvement et stratégie d'échantillonnage 20
2. Analyse physico-chimique 20
2.1. Température et oxygène 20
2.2. pH et conductivité 20
2.3. Transparence de l'eau 21
2.4. Alcalinité 21
2.5. Nutriments 21
2.5.1. Azote 22
2.5.2. Phosphore-orthophosphates 22
2.5.3. Silice 23
2.5.4. CNP (Carbone-Azote-Phosphore) 23
3. Etude des communautés planctoniques 23
3.1. Phytoplancton 23
3.1.1. Chlorophylle a totale 23
3.1.2. Chlorophylle a fractionnée 23
3.1.3. Dosage de pigments chlorophylliens et caroténoïdes en HPLC 24
3.1.4. Abondance et biomasse des picocyanobactéries 25
3.1.4.1. Cytométrie de flux 25
3.1.4.2. Microscopie à épifluorescence 25
3.2. Bactérioplancton : abondance et biomasse 27
3.2.1. Cytométrie de flux 27
3.2.2. Microscopie à épifluorescence 27
3.3. Protozooplancton 28
3.3.1. Type et abondance 28
3.3.2. Broutage 28
3.3.2.1. SIT (Technique de l'Inhibiteur Sélectif) 28
3.3.2.2. Proies fluorescentes 29

Résultats et discussion

1. Analyse physico-chimique 31
1.1. La température et la stratification 31
1.2. L'oxygène dissous 32
1.3. Le pH et la conductivité 33
1.4. La transparence de l'eau, la zone euphotique et la zone de mélange 34
1.5. Les nutriments 35
1.5.1. Nitrites, nitrates et ammonium 35
1.5.2. Orthophosphates 36
1.5.3. Silice 37
1.6. Composition élémentaire du seston 38
2. Le phytoplancton 38
2.1. Composition algale 38
2.2. Biomasse totale 40
2.3. Biomasse fractionnée et importance des picocyanobactéries 40
2.4. Abondance, biomasse et biovolume des picocyanobactéries 41
2.5. Abondance, biomasse et biovolume du bactérioplancton 43
3. Le protozooplancton 46
3.1. Abondance et biomasse des flagellés 46
3.2. Abondance et biomasse des ciliés 47
4. Le broutage 48
4.1. Selective inhibitor technique (SIT) 48
4.2. Ingestion de proies fluorescentes (FLA, FLB) 50

Discussion générale, conclusion et perspectives

Discussion générale 53

Conclusion et perspectives 57

Bibliographie 58

Introduction

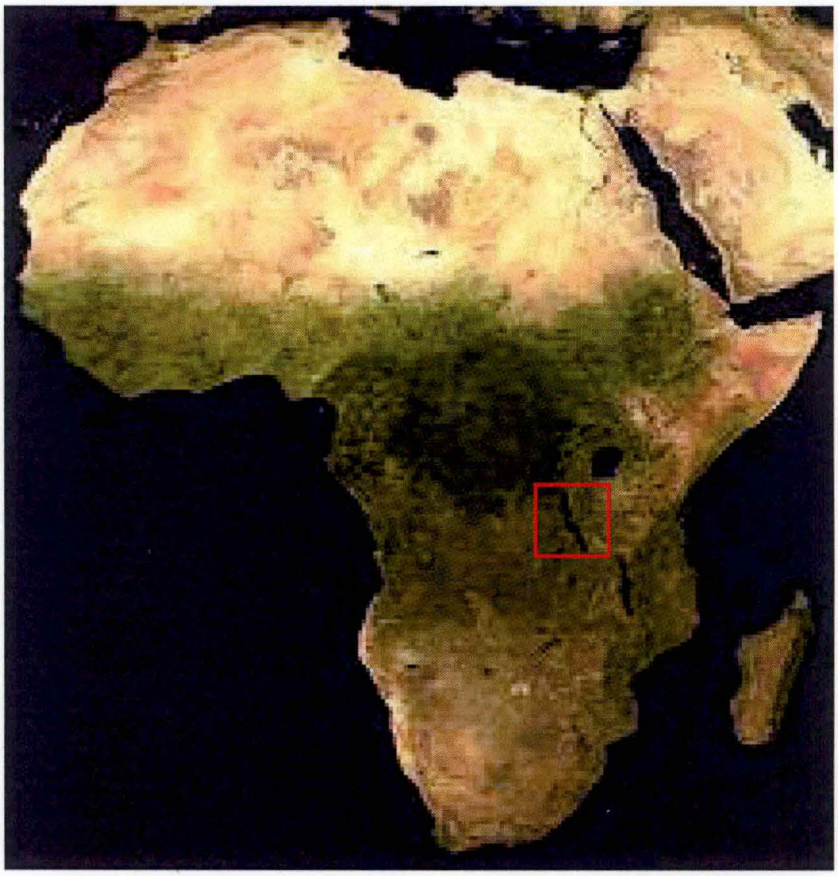


Fig. 1a *: Carte du continent africain et situation du lac tanganyika*

Généralités

1. Situation et importance du lac Tanganyika

Les lacs du Rift Est Africain sont parmi les écosystèmes les plus fascinants au monde, bien connus pour leur biodiversité étonnante et leur faune endémique (Lowe-McConnell, 2003). Parmi eux, le lac Tanganyika *(Fig. 1a ; 1b)* a attiré les scientifiques depuis des décennies (Coulter, 1991) et un grand nombre d'études limnologiques y ont déjà été réalisées (Hecky *et al.*, 1981). Cette étendue d'eau douce, formée au cours du Miocène, est la plus grande de la vallée du Rift de l'Afrique orientale et la deuxième plus profonde du monde après le lac Baïkal (Falkner *et al.* 1991).

Le lac Tanganyika est un lac méromictique d'une superficie de 32600 kilomètres carrés qui se divise en deux bassins profonds : le bassin Nord et le bassin Sud, d'une profondeur maximale respective de 1310 et 1470 mètres et séparés l'un de l'autre par un seuil de 600 mètres de profondeur (Coulter, 1991). Le lac est long de 650 kilomètres et possède une largeur moyenne de 50 kilomètres (Edmond *et al.*, 1993).

La surface du lac est approximativement située à 800 mètres au-dessus du niveau de la mer et les chaînes de montagnes qui constituent sa topographie peuvent atteindre 2000 voire 3000 mètres d'altitude à l'extrémité Nord (Degens *et al.*, 1971 ; Edmond *et al.*, 1993). C'est également à cette extrémité que la vallée du Rift est occupée par la plaine inondable de la rivière Ruzizi qui draine le lac Kivu avant de devenir, tout comme la rivière Malagarasi à l'Est, un affluent du lac Tanganyika (Edmond *et al.*, 1993 ; Coulter, 1991). L'eau du lac Tanganyika est drainée vers le fleuve Congo par la rivière Lukuga qui représente 6 % des pertes en eau contre plus de 90 % de pertes dues à l'évaporation (Degens *et al.*, 1971 ; Coulter, 1991)

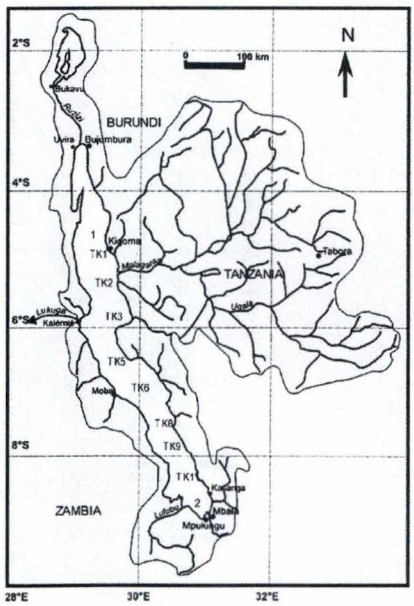


***Fig. 1b** : Carte du lac Tanganyika (Pirlot et al., 2005)*

Hecky (1978), Hecky & Kling (1981) et Hecky (1991) ont été les premiers à évaluer l'abondance des bactéries et des protozoaires dans le lac Tanganyika. Grâce à leurs études, ils ont pu mettre en évidence, malgré le caractère oligotrophe du lac, la remarquable efficacité du transfert de carbone de la production primaire aux poissons avec un rendement approchant celui des systèmes marins les plus productifs. Diverses explications et hypothèses ont été émises pour expliquer ce paradoxe. L'une d'elles, proposée par Hecky & Kling (1981), était que la production du plancton hétérotrophe, qui se fait sur l'ensemble du mixolimnion, pourrait compléter la production autotrophe dans le transfert de carbone et de nutriments vers les grands consommateurs. Un taux élevé de croissance du phytoplancton, associé à une biomasse algale faible, est une autre explication avancée par ces auteurs.
Le fonctionnement trophique du lac Tanganyika, qui évoque celui des milieux océaniques, est donc d'un grand intérêt scientifique. Il faut aussi souligner le rôle économique et alimentaire important des pêcheries du lac Tanganyika pour les pays avoisinants : la République Démocratique du Congo, le Burundi, la Tanzanie et la Zambie (Sarvala *et al.*, 1999 ; Naithani *et al.*, 2003).

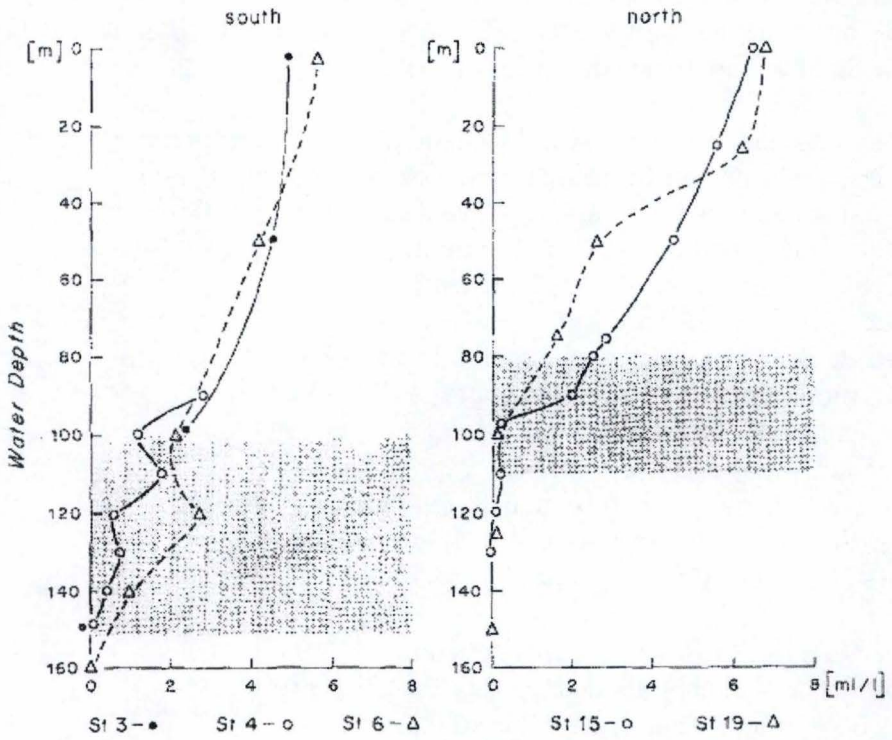


***Fig. 2** : Oxygène dissous dans le bassin Sud et dans le bassin Nord du lac Tanganyika (Degens et al., 1971)*

2. Physico-chimie

2.1. Caractéristiques physico-chimiques de base

2.1.1. La transparence de l'eau

La transparence de l'eau est une caractéristique capable d'influencer la production primaire de manière importante. En effet, l'eau du lac Tanganyika possède une transparence particulièrement élevée et définit donc une zone euphotique importante. La profondeur de cette zone, dans laquelle peuvent se développer les organismes photosynthétiques, est définie comme étant la profondeur à laquelle seul 1 % de la lumière incidente peut pénétrer (Wetzel & Likens, 1991). Néanmoins, la zone euphotique peut varier en fonction de l'éclairement et sa profondeur dépend de l'extinction lumineuse verticale.
Pour le lac Tanganyika, cette zone se situe généralement entre 40 et 50 mètres dans l'entièreté du lac durant les différentes saisons. Cependant, cette dernière est plus profonde au nord qu'au sud (Sarvala *et al.*, 1999).

2.1.2. L'oxygène dissous

Grâce aux échanges gazeux entre les eaux de surface et l'atmosphère ainsi qu'aux processus photosynthétique et respiratoire, les eaux superficielles du lac Tanganyika sont saturées en oxygène dissous. Néanmoins, un déclin rapide de sa concentration peut être observé en fonction de la profondeur.
La zone de transition entre les eaux oxygénées et les eaux non-oxygénées, appelée oxycline, se situe à une profondeur de 150 mètres et est particulièrement bien définie dans le bassin Nord. Dans ce bassin, la concentration en oxygène diminue de façon régulière, contrairement au bassin Sud dans lequel une forte baisse de concentration est observée sous la zone de mélange (Edmond *et al.*, 1993). Etant donné que l'oxygène dissous disparaît avec la profondeur en laissant place à des conditions réductrices, l'eau plus profonde du lac est une zone inhabitable pour les poissons ou le plancton (Degens *et al.*, 1971) (*Fig. 2*).

2.1.3. La température et la stratification

L'étude des températures de surface dans les lacs d'Afrique de l'Est montre clairement une réduction dans l'amplitude des variations de température vers l'équateur tandis que l'influence des alizés est visible dans les lacs de l'hémisphère Sud (Talling, 1969).

La température des eaux de surface du lac Tanganyika varie entre 23,75°C et 28°C. Pourtant, malgré ces petites différences de température, une stratification thermique peut être observée durant une grande partie de l'année (Coulter, 1991).

En effet, l'eau possède un bon nombre de propriétés intéressantes et, notamment, celle de changer de densité en fonction de la température (*Fig. 3*).

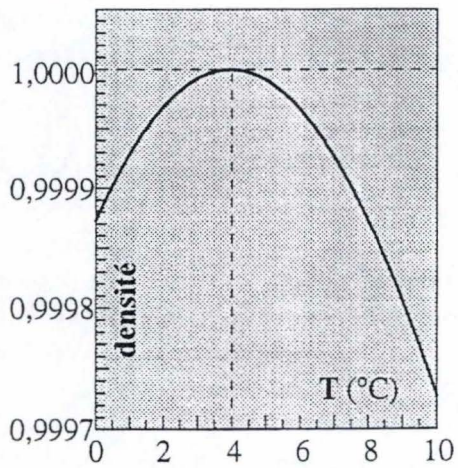


***Fig. 3** : Densité de l'eau en fonction de la température (Griffé, 1998)*

Au vu de cette caractéristique particulière de l'eau et du fait que des masses d'eau de densités différentes ne peuvent se mélanger, on observe, dans un lac dont la température n'est pas uniforme, une stratification de la colonne d'eau. Cette stratification donne lieu à trois zones distinctes qui sont caractérisées par des propriétés différentes (températures, concentrations en nutriments, pH, oxygène, ...).
L'épilimnion correspond à la zone superficielle du lac et possède une eau riche en oxygène, bien éclairée et moins dense.
Le métalimnion, quant à lui, correspond à la zone intermédiaire au niveau de laquelle la température décroît relativement rapidement. Le gradient décroissant de cette zone de température est appelé thermocline.
Enfin, l'hypolimnion correspond à la zone profonde du lac, peu oxygénée et plus froide mais où la température redevient plus stable.

Le lac Tanganyika étant un lac méromictique, une autre subdivision en deux parties peut également y être observée. La première partie, appelée mixolimnion, correspond à la partie supérieure du lac, soumise aux phénomènes de mélange des masses d'eau. Celle-ci présente des changements de stratification dus aux mélanges saisonniers. La deuxième partie, appelée monimolimnion, correspond à la partie inférieure du lac. Cette dernière partie étant non-oxygénée, ces deux couches sont séparées par la présence d'une oxycline (limite séparant les eaux superficielles bien oxygénées des eaux profondes anoxiques) située aux environs de 150 mètres de profondeur, soit 100 mètres dans le bassin Nord et 200 mètres dans le bassin Sud (Coulter, 1991 ; Edmond *et al.*, 1993 ; Naithani *et al.*, 2003).
Etant donné que le mélange des eaux dans le lac Tanganyika ne dépasse jamais cette oxycline, il ne se mélange jamais verticalement au-delà de cette limite. Ceci a pour conséquence que toute la production auto- et hétérotrophe du lac s'installe dans le mixolimnion superficiel au sommet d'un monimolimnion atteignant parfois 1400 mètres de profondeur (Pirlot *et al.*, 2005).

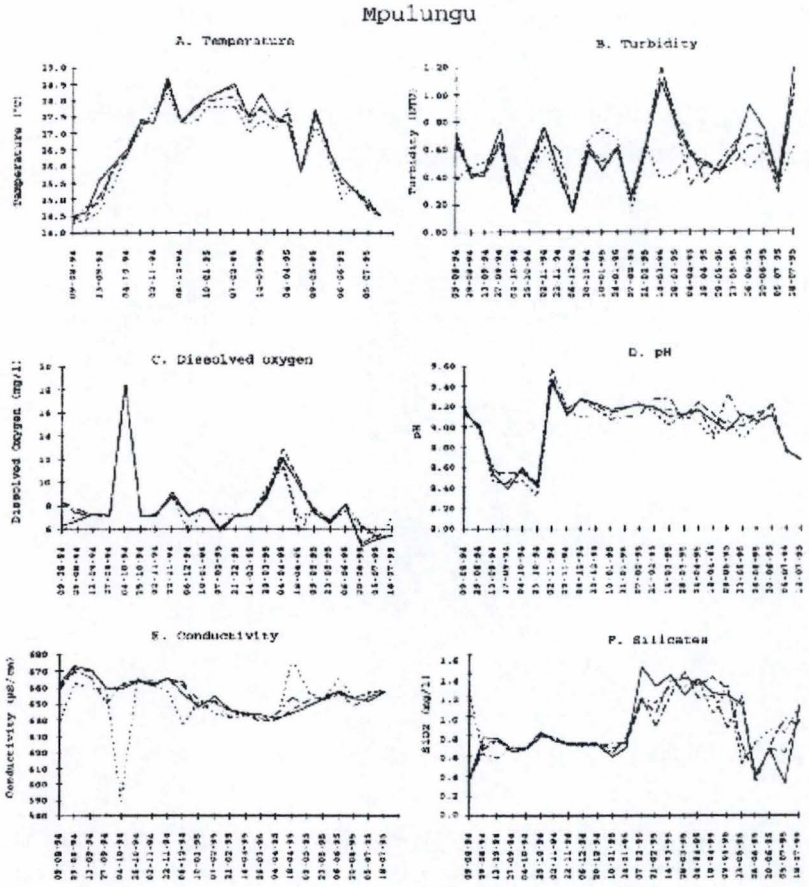


Fig. 4 : Profils de la température, de la turbidité, de l'oxygène dissous, du pH, de la conductivité et des silicates a Mpulungu de Août 1994 à Juillet 1995 (Plisnier et al., 1996)

TABLE 13-14 General Trophic Classification of Lakes and Reservoirs in Relation to Phosphorus Nitrogen

PARAMETER (ANNUAL MEAN VALUES)	OLIGOTROPHIC	MESOTROPHIC	EUTROPHIC	HYPEREUTROI
Total phosphorus (mg m^{-3})				
Mean	8.0	26.7	84.4	-
Range	3.0-17.7	10.9-95.6	16-386	750-1200
N	21	19	71	2
Total nitrogen (mg m^{-3})				
Mean	661	753	1875	-
Range	307-1630	361-1387	393-6100	-
N	11	8	37	-
Chlorophyll *a* (mg m^{-3}) of phytoplankton				
Mean	1.7	4.7	14.3	-
Range	0.3-4.5	3-11	3-78	100-150
N	22	16	70	2
Chlorophyll *a* peaks (mg m^{-3}) ("worst case")				
Mean	4.2	16.1	42.6	-
Range	1.3-10.6	4.9-49.5	9.5-275	-
N	16	12	46	-
Secchi Transparency Depth (m)				
Mean	9.9	4.2	2.45	-
Range	5.4-28.3	1.5-8.1	0.8-7.0	0.4-0.5
N	13	20	70	2

Tab. 1 : Statut trophique des lacs selon les concentrations en phosphore, en azote et en chlorophylle a (Wetzel, 1983)

C'est seulement durant la saison sèche (entre juin et septembre), lorsque la température de l'air dans la région des grands lacs africains est plus faible et que les vents soufflent plus intensément, que la stratification est rompue et que des mélanges verticaux profonds apparaissent (Coulter, 1991).

2.1.4. Le pH et la conductivité

Les eaux du lac Tanganyika sont alcalines et possèdent en surface un pH qui atteint en moyenne une valeur de 9,1 selon Edmond *et al.* (2003). Au fur et à mesure de la descente vers les eaux plus profondes, cette valeur de pH diminue. Cette diminution d'alcalinité, due à une augmentation du CO_2 suite à l'activité des bactéries hétérotrophes, peut, lors du mélange des eaux durant les phénomènes d'upwelling, entraîner une diminution de pH dans les eaux plus superficielles (Plisnier *et al.*, 1996).

En ce qui concerne la conductivité, celle-ci varie généralement entre le bassin Nord et le bassin Sud avec des valeurs moyennes respectives de 662 $\mu S.cm^{-1}$ et 659 $\mu S.cm^{-1}$. Une différence peut également être observée entre la conductivité des eaux de surface dont la conductivité moyenne est de 660 $\mu S.cm^{-1}$ et la conductivité des eaux plus profondes qui est de 690 $\mu S.cm^{-1}$ à 300 mètres de profondeur (Plisnier *et al.*, 1996) (*Fig. 4*).

2.1.5. Composition ionique

L'alcalinité totale des eaux du lac est généralement considérée comme étant due à la présence de bicarbonates et de carbonates là où la contribution des autres anions est souvent considérée comme négligeable (Talling & Talling, 1965). C'est pour cette raison que Kilham et Hecky (1973) ont classifié le lac Tanganyika comme appartenant au type sodium-potassium-magnesium bicarbonates incluant également les lacs Albert, Edouard et Kivu. De plus, Beauchamp (1939) avait également noté que les eaux du lac contenaient peu de NaCl mais qu'elles étaient riches en $NaHCO_3$ venant de roches volcaniques.

2.1.6. Les nutriments

Généralement, les principaux éléments nutritifs essentiels (organiques ou inorganiques) possédant un apport bénéfique et étant requis pour la croissance algale sont le carbone, le phosphore, l'azote et la silice. Ces nutriments peuvent limiter la production algale dans les pays tropicaux malgré la température élevée qui permet un recyclage rapide des nutriments (Beadle *et al.*, 1981).
Les substances nutritives les plus limitantes dans les lacs africains sont probablement l'azote (Talling & Talling, 1965) et le phosphore (Kalff, 1983). La silice, quant à elle, peut limiter la croissance des diatomées (Hecky & Kilham, 1988). Il est ainsi évident de constater qu'aucun nutriment seul ne semble contrôler continuellement la croissance algale de ces grands lacs. De plus, l'analyse des nutriments est utile à la détermination du statut trophique.
En effet, certains auteurs se basent, entre autres, sur les concentrations en nutriments pour tenter de déterminer le statut trophique d'un lac (Wetzel, 1983) (*Tab. 1*).

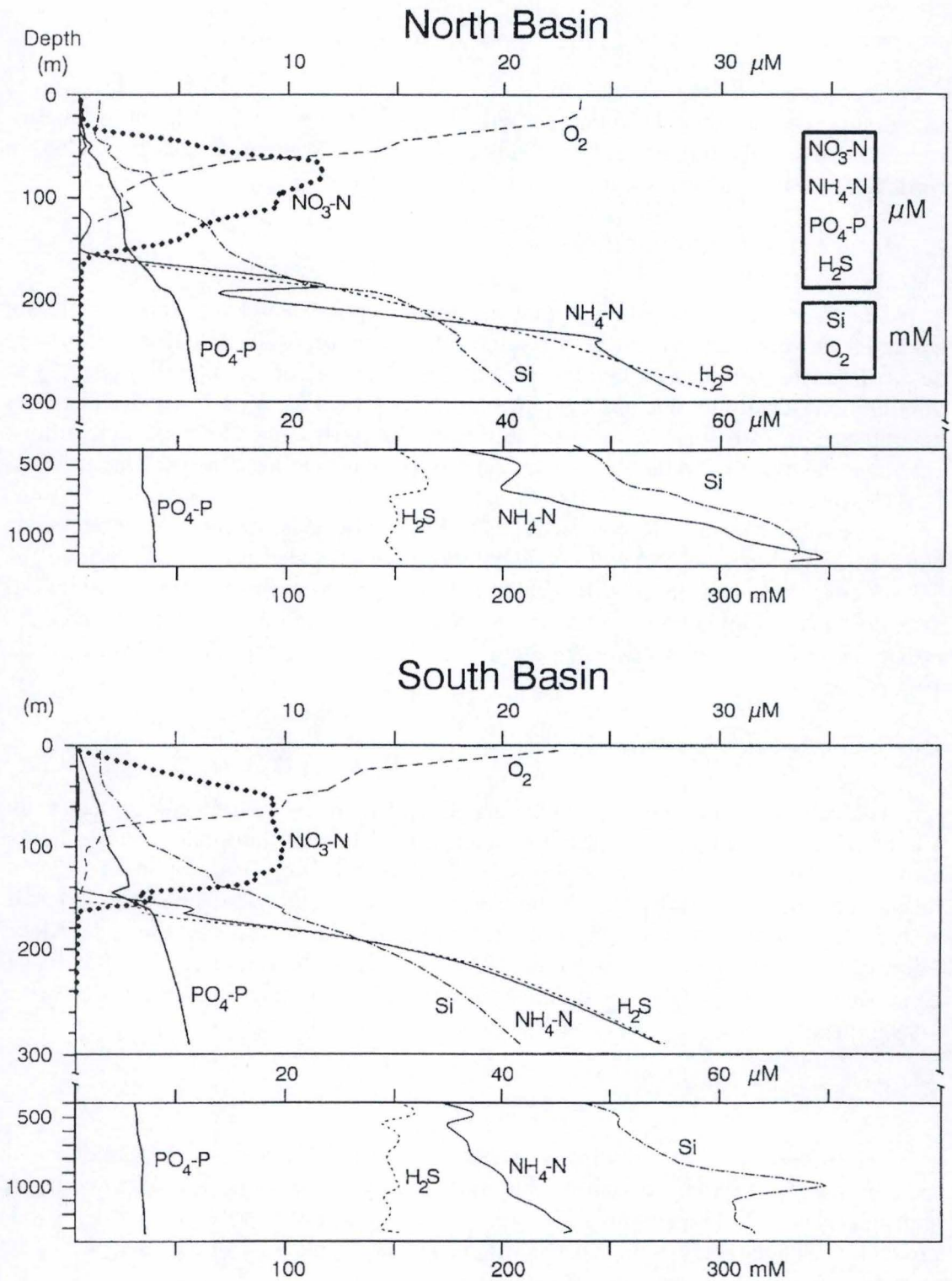


***Fig. 5** : Distribution des différents nutriments dans les bassins Nord et Sud du lac Tanganyika (Coulter, 1991)*

Dans le lac Tanganyika, de type oligotrophe, les eaux de surface sont généralement pauvres en nutriments (*Fig. 5*). De plus, ce lac étant de type méromictique, les eaux du monimolimnion, pourtant riches en nutriments, sont incapables de réalimenter les couches supérieures. La stratification peut donc être une barrière au transport des nutriments vers la surface mais également au transport de la chaleur, de l'oxygène et des cellules algales (Hecky & Kling, 1987).

Durant la saison des pluies, le mixolimnion du lac Tanganyika est stratifié. La sédimentation peut donc être une cause de pertes de nutriments dans cette zone. Une accumulation des nutriments dans les zones inférieures, métalimnion et hypolimnion, peut alors être observée. Durant la saison sèche, ce sont les phénomènes de mélange et d'upwelling qui permettent la remontée des nutriments des eaux profondes vers les couches supérieures. La concentration en nutriments dans la colonne d'eau dépend donc de l'hydrodynamisme du lac.

2.1.6.1. L'azote

Généralement, le cycle de l'azote dans le lac Tanganyika se limite aux 150 premiers mètres de la colonne d'eau. Dans l'épilimnion, les concentrations en azote sont faibles et peuvent même passer sous le seuil de détection à la base de la zone oxique (Edmond *et al.*, 1993). Ces faibles concentrations sont à mettre en relation avec l'assimilation rapide de ce nutriment par les producteurs primaires.
Néanmoins, un phénomène de mélange peu profond réintroduit du NO_3^- au niveau de la zone euphotique, sur une profondeur d'une trentaine de mètres (Hecky *et al.*, 1978 *in* Edmond *et al.*, 1993) tandis que des événements de mélanges plus profonds, tels que les phénomènes d'upwelling, apporteront du NH_4^+ vers les eaux superficielles.

Dans les eaux anoxiques profondes de l'hypolimnion, l'ammoniaque est la forme dominante d'azote inorganique (Hecky *et al.*, 1996 *in* Coulter, 1991). En effet, au-delà de 300 mètres, la concentration en ammoniaque, provenant essentiellement de la décomposition bactérienne hétérotrophe, augmente avec la profondeur et l'ammoniaque est souvent confinée dans l'hypolimnion (Wetzel, 1983).
Au niveau de l'oxycline, une dénitrification est observée. En effet, des bactéries dénitrifiantes qui utilisent les nitrates comme accepteurs finaux d'électrons, réduisent ces derniers en nitrites puis en oxyde d'azote et enfin en diazote. Cette importante dénitrification réduit considérablement les quantités d'azote disponibles dans le mixolimnion (Edmond *et al.*, 1993)

Bien que les échanges gazeux atmosphériques et la fixation du diazote par des bactéries ou des cyanobactéries filamenteuses à hétérocystes (*Anabaena,* par exemple) constituent une source importante d'azote dans le lac Tanganyika (Hecky, 1991), la productivité du lac repose principalement sur l'apport interne en nutriments et donc sur son hydrodynamisme.

2.1.6.2. Le phosphore

Contrairement à l'azote qui peut être présent sous plusieurs formes dans les systèmes lacustres, les seules formes significatives de phosphore inorganique utilisées par les producteurs primaires sont les orthophosphates : $H_2PO_4^-$, HPO_4^{--}, PO_4^{---} (Wetzel, 1983).
Suite à l'assimilation de ces orthophosphates par les organismes photosynthétiques, les concentrations de ces derniers sont relativement faibles dans l'épilimnion. Néanmoins, elles augmentent régulièrement sous la zone de mélange, suite au recyclage des biomasses mortes par les bactéries hétérotrophes et à l'absence d'assimilation par le phytoplancton.

L'hydrodynamisme du lac joue un rôle important dans l'apport de phosphore dans les eaux de surface, d'une part, grâce aux épisodes de mélange profond qui surviennent en saison sèche et, d'autre part, suite aux upwellings qui transportent en surface des eaux profondes riches en phosphore. Suite à cela, les concentrations en phosphore dissous total augmentent dans ces eaux (Plisnier *et al.*, 1996). Il faut également signaler que les vagues internes activent les échanges par diffusion entre les eaux profondes et les eaux de surface, favorisant des apports relativement réguliers de nutriments (Plisnier & Coenen, 2001).

2.1.6.3. La silice

Ce nutriment est principalement utilisé par les diatomées. En effet, ce dernier intervient dans l'élaboration du frustule de ces algues. C'est suite à son assimilation par les diatomées que l'on peut observer une diminution de sa concentration au niveau des eaux de surface.
Dans les 100 premiers mètres, une augmentation de la concentration en silice peut être observée et serait due à la redissolution des restes biologiques d'organismes morts qui sédimentent (Edmond *et al.*, 1993 ; Plisnier *et al.*, 1996).

Néanmoins, la tendance actuelle au réchauffement des eaux superficielles du lac Tanganyika (Plisnier, 2000 ; O'Reilly *et al.*, 2003) a clairement influencé le cycle de la silice dans ce lac. En effet, des études récentes montrent une augmentation de ce nutriment dans les eaux de surface (Verburg *et al.*, 2003). Alleman *et al.*, (2005) ont confirmé cette évolution en obtenant des valeurs de concentration qui sont parmi les plus hautes jamais rapportées (32 ± 8 µmol L^{-1}).

Une augmentation significative avait également été observée entre la période de 1938-1975 ($9,5 \pm 4,6$ µmol L^{-1}) et l'année 2000 ($27,3 \pm 2$µmol L^{-1}).

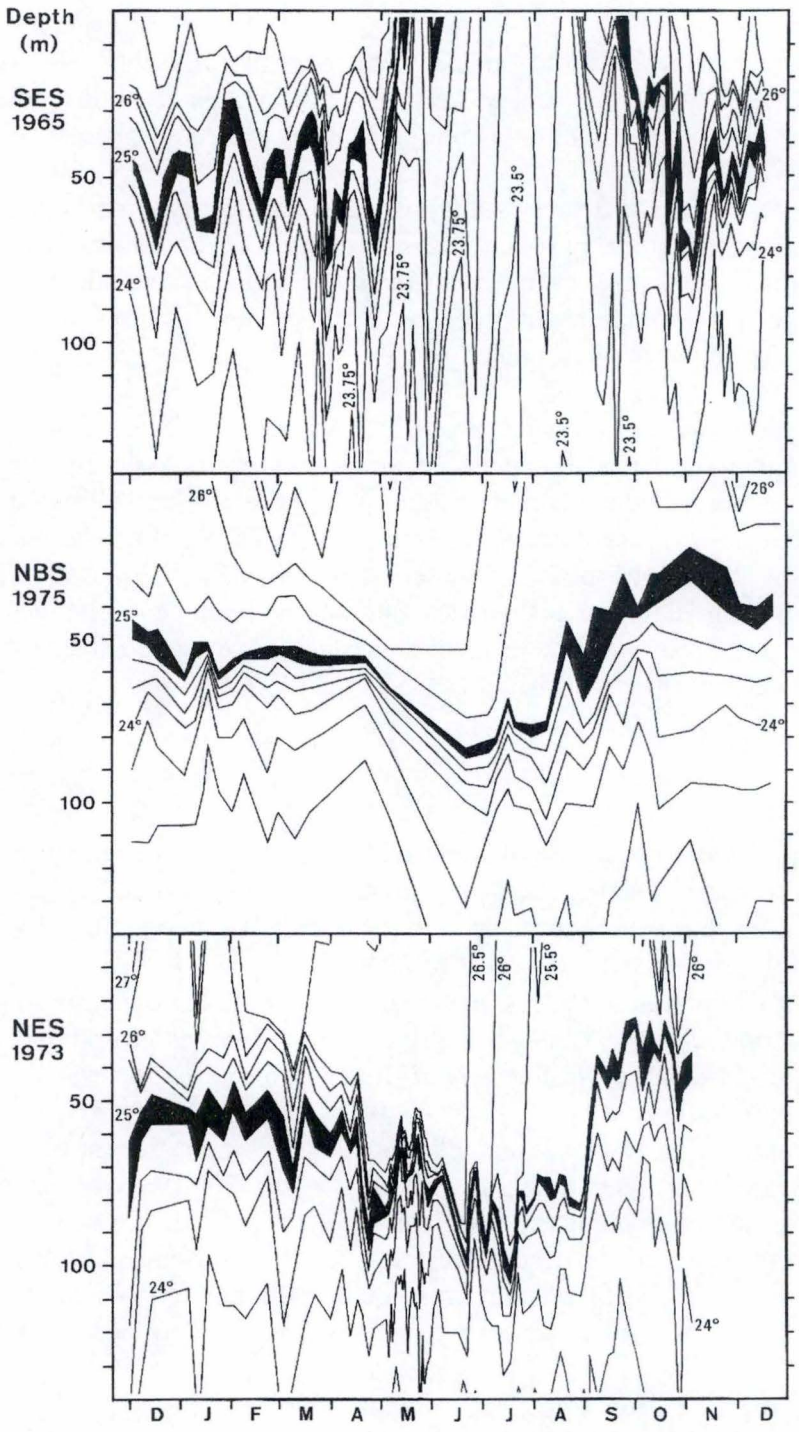


Fig. 6 : Distribution des températures de l'eau du lac Tanganyika, au Sud (SES) et au Nord (NBS, NES) en fonction du temps et de la profondeur (Coulter, 1991)

2.2. Hydrodynamique : les phénomènes d'upwelling

Les phénomènes caractérisés par le terme d'upwelling correspondent à la remontée des eaux froides profondes, riches en nutriments, vers les eaux de surface du lac (*Fig. 6*).

En Afrique de l'Est, deux saisons distinctes peuvent être observées. La saison sèche, caractérisée par des vents du Sud-Est relativement constants (7 à 9 $m.s^{-1}$) et un climat sec et assez froid, s'étend de mai à septembre. La saison des pluies, quant à elle, s'étend sur le reste de l'année et se caractérise plutôt par un climat plus chaud et des vents plus faibles soufflants du Nord-Est (Naithani *et al.*, 2003)

Lorsque les alizés du Sud-Est, dont la direction correspond à l'axe principal du lac Tanganyika, soufflent durant la saison sèche en poussant les eaux de surface vers le nord du lac, une inclinaison de la thermocline est observée (Naithani *et al.*, 2003 ; Coulter, 1991). Celle-ci se comporte comme une membrane qui, poussée vers les profondeurs par le poids de l'accumulation des eaux de surface dans le Nord, remonte vers les eaux de surface au niveau de la partie Sud du lac.

De plus, afin de se rétablir après la fin de la saison sèche, celle-ci continue à osciller durant une grande partie du reste de l'année (*Fig. 7*).

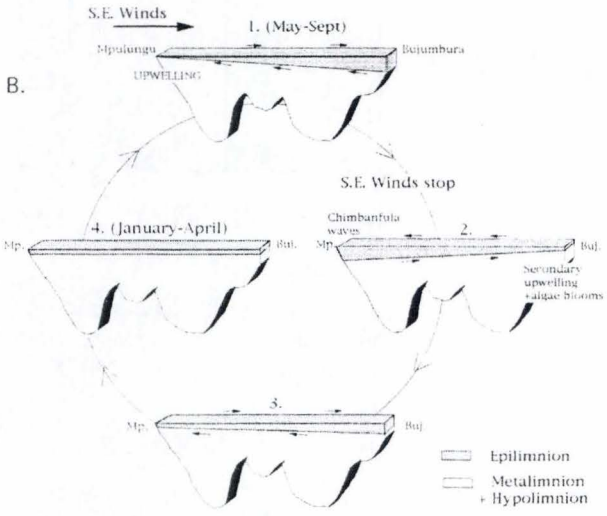


***Fig.** 7 : Schéma explicatif de l'inclinaison de la thermocline (d'après Plisnier et al., 1999)*

Suite à ce phénomène d'upwelling, un mélange vertical plus profond apparaît au sud du lac (Coulter, 1991 ; Plisnier *et al.*, 1999) provoquant, suite à la remontée des eaux de l'hypolimnion, une déstabilisation de la stratification.
En octobre, avec le retour de la saison des pluies, les oscillations de la thermocline et les mouvements de l'eau génèrent des vagues internes (Plisnier & Coenen, 2001). Tous ces mouvements d'eau favorisent l'apport de nutriments provenant de la zone située sous la thermocline (Coulter, 1991). De plus, une zone de mélange profonde favorise le recyclage efficace des nutriments dans les grands lacs tropicaux (Hecky & Kling, 1987 ; Kilham & Kilham, 1990).

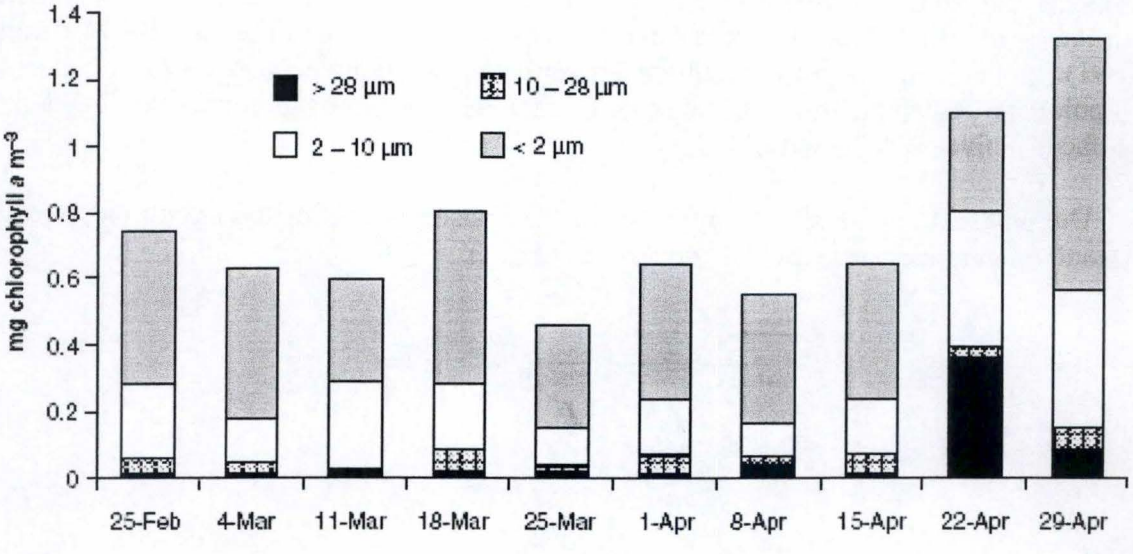


Fig. 8 *: Classes de tailles du phytoplancton à Mpulungu, en saison des pluies 2003. La fraction picoplanctonique (<2µm) contient uniquement des pigments cyanobactériens (type 1 ou composition pigmentaire de type Synechococcus) (Descy et al., 2005).*

Le réseau trophique pélagique

3. *Les communautés planctoniques*

3.1. Le phytoplancton et l'importance des picocyanobactéries

En eau douce, le phytoplancton au sens large comprend tous les organismes végétaux photo-autotrophes se trouvant en suspension (algues, bactéries). Cependant, lorsque l'on parle de phytoplancton, on le restreint généralement aux algues et aux cyanobactéries.
Le phytoplancton possède une grande importance écologique. En effet, situé à la base du réseau trophique, celui-ci génère le carbone organique de la zone pélagique. C'est ce que l'on nomme la production primaire.
Au niveau des eaux douces, le phytoplancton est présent dans tous les milieux lentiques ainsi que dans les grands cours d'eau.
Il se compose de diverses classes d'algues telles que les Chlorophytes, les Chrysophycées, les diatomées, ... auxquelles on ajoute également les cyanobactéries.

Jusqu'il y a peu, on limitait encore le phytoplancton du lac Tanganyika aux algues et aux grandes cyanobactéries de taille supérieure à 2 µm. Or, l'apparition des techniques nouvelles de microscopie ont démontré l'existence de phytoplancton de taille inférieure à 2 µm (Vanucci *et al.*, 1998), particulièrement abondant au lac Tanganyika.
Le picoplancton a ainsi été défini par Sieburth *et al.* (1978) comme étant l'ensemble des organismes ayant une taille inférieure à 2 µm et qui inclut les bactéries hétérotrophes ainsi que le picophytoplancton, fraction autotrophe du picoplancton.

En 2005, Descy *et al.* ont montré que la fraction inférieure à 2 µm contribuait à environ 50 % de la biomasse totale en chlorophylle *a* et que cette fraction était composée de cyanobactéries « T1 ». La fraction située entre 2 et 10 µm contenait aussi des cyanobactéries « T1 », mélangées avec de petites Chlorophytes (*Fig. 8*).
Par ailleurs, cette même étude a démontré que ce sont les cyanobactéries de type pigmentaire « T1 » (correspondant surtout aux picocyanobactéries montrant le pigment typique de *Synechococcus* de Jeffrey, Mantoura & Wright (1997)) qui dominaient au sud du lac en 2002 et 2003, avec de petites variations dans le temps. Les cyanobactéries de type pigmentaire « T2 » (correspondant plutôt à des taxa filamenteux avec hétérocystes tels que *Anabaena* et *Anabaenopsis*) avaient, quant à elles, un développement semblable au Nord et au Sud du lac. Elles apparaissent principalement à la fin de la saison sèche pour de courtes périodes (quelques jours à quelques semaines) et forment des blooms de surface en condition de stratification stable.

Actuellement, nous savons que l'abondance relative du picoplancton est généralement plus importante en milieu oligotrophe (Hall *et al.*, 1990 ; Veldhuis *et al.*, 2005).
Ce picoplancton est souvent composé de cyanobactéries coccoïdes (telles que les *Synechococcus*) ; il se développe principalement dans des eaux pauvres en nutriments (grands lacs oligotrophes, mers, océans). Les températures élevées des mers tropicales seraient favorables au développement du picophytoplancton (Agawin *et al.*, 2000).

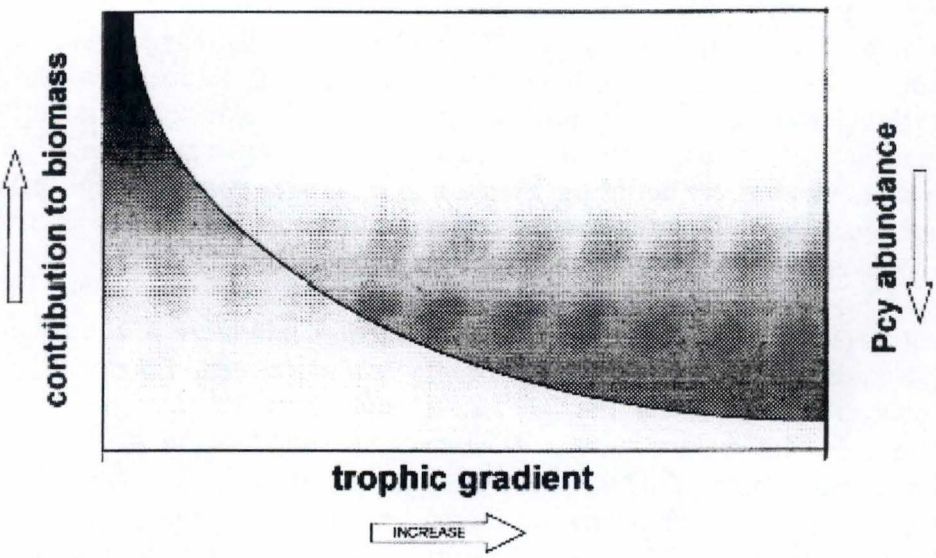


***Fig. 9** : Projet schématique des aires d'occurrences du nombre de picocyanobactéries et de leur contribution relative à la biomasse planctonique (Chlorophylle a) le long d'un gradient trophique (Tiré de Stockner et al. 2000, modifié par Callieri et al., 2000).*

Dans le picoplancton marin et océanique, on rencontre aussi des Prochlorophytes (telles que les *Prochlorococcus*), qui sont des procaryotes possédant de la chlorophylle *a*, une chlorophylle *b* particulière (la divinyl-chlorophylle *b*) et qui ne possèdent pas de phycobilines.
La microscopie à épifluorescence et la cytométrie de flux ont confirmé que les cyanobactéries de type *Synechococcus* étaient abondantes et constituaient la plupart de la fraction de petite taille du phytoplancton (Descy *et al.*, 2005).
Certaines études se sont intéressées à cette importante abondance et se sont penchées sur l'avantage d'un rapport surface :volume élevé des cellules qui permettrait une meilleure assimilation des nutriments en faible concentration. Ces même études ont également considéré les relations entre l'intensité lumineuse ou le statut trophique du milieu et cette abondance (Hall *et al.*, 1990 ; Veldhuis *et al.*, 2005).

Un des avantages de la petite taille cellulaire dans les environnements appauvris en nutriments est d'être moins limité par la diffusion moléculaire de ceux-ci (Chisholm, 1992 *in* Callieri *et al.*, 2000). Les petites cellules peuvent, en effet, prendre avantage de leur grand rapport surface :volume (Raven, 1986 *in* Callieri *et al.*, 2000). De plus, chez les picocyanobactéries, la structure procaryote leur permet un plus faible coût énergétique pour le métabolisme de maintien. Ces facteurs ont été proposés comme la raison majeure de leur succès dans des conditions oligotrophes (Weisse, 1993 *in* Callieri *et al.*, 2000).

Néanmoins, des études examinant un large gradient trophique ont été réalisées. Vörös *et al.* (1998) affirmaient que la relation entre l'abondance des cyanobactéries, leur contribution à la biomasse phytoplanctonique totale et le statut trophique des lacs ne pouvait pas être totalement expliquée avec un modèle simple.

En utilisant les données de Vörös *et al.* (1998), les scientifiques ont essayé d'indiquer une tendance générale dans un modèle graphique, illustrant les aires d'occurrences possibles de picocyanobactéries et leur contribution à la biomasse phytoplanctonique totale (chlorophylle *a*) à l'intérieur d'un large gradient trophique (*Fig. 9*).

Le nouveau concept est qu'il n'y a pas de relation linéaire qui conduit à la présence et l'importance des picocyanobactéries dans les lacs. Dans certains lacs oligotrophes, si les conditions telles que le climat lumineux, l'impact du broutage et la compétition sont favorables, les picocyanobactéries peuvent être plus compétitives que toutes les autres algues autotrophes (Callieri *et al.*, 2000).
Le succès des picocyanobactéries dans les lacs oligotrophes doit donc être vu préférentiellement comme un fait plutôt que comme une fiction mais seul le statut trophique est une condition *sine qua non* pour que les picocyanobactéries prévalent dans la communauté phytoplanctonique (Callieri *et al.*, 2000).

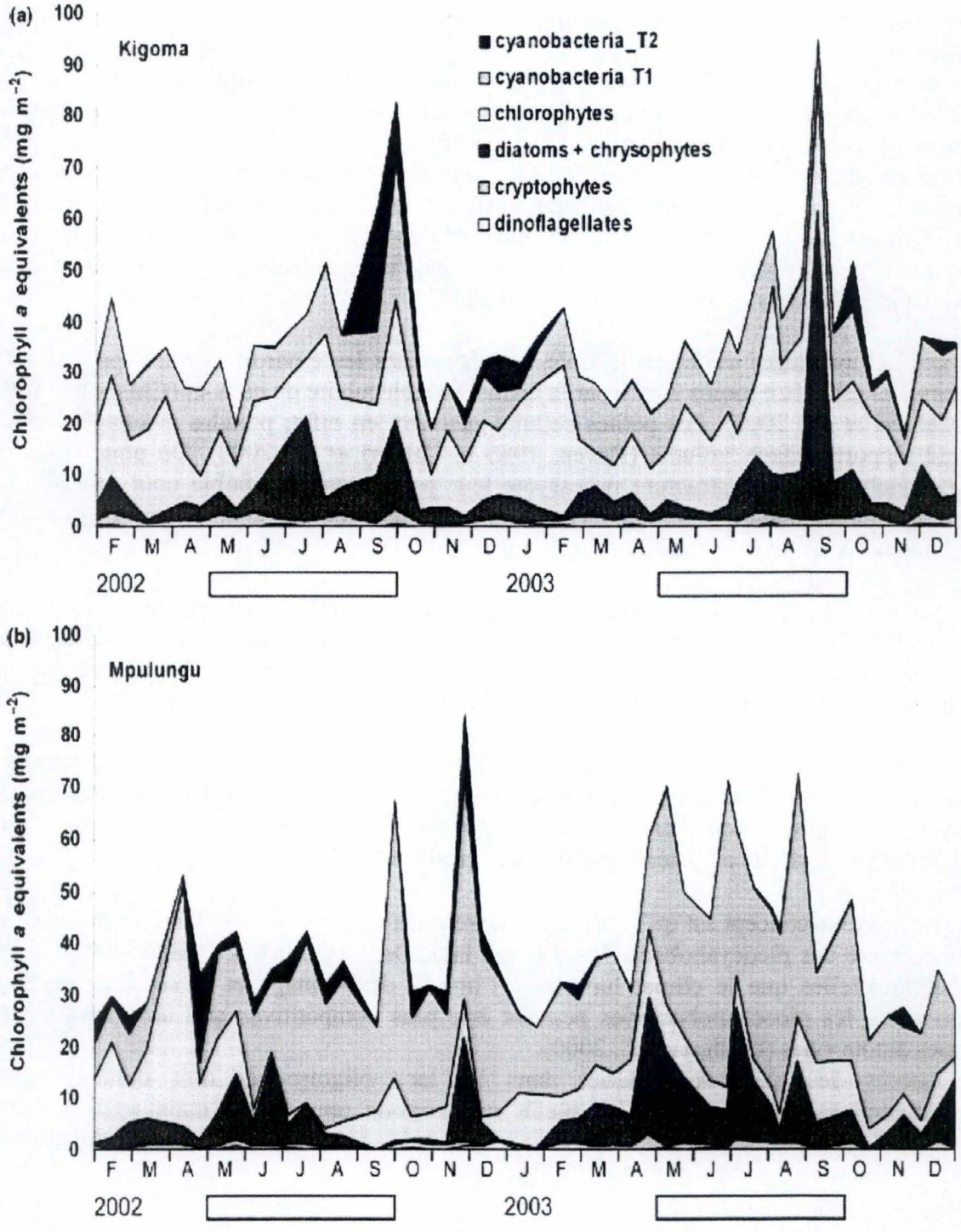


Fig. 10 : Variation de la biomasse des groupes phytoplanctoniques (mg chlorophylle a m^{-2}) dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau dans le lac Tanganyika en 2002 et 2003 à kigoma (Tanzanie) et Mpulungu (Zambie) (Descy et al., 2005).

3.1.1. Composition en espèces au lac Tanganyika

Le phytoplancton des grands lacs africains se caractérise par la dominance des Cyanophytes et des Chlorophytes ainsi que par la présence de diatomées. Une des particularités du lac Tanganyika étant la présence de Chrysophycées en quantité importante. En effet, une telle biomasse de Chrysophycées n'est observée dans aucun autre lac tropical (Hecky, 1991).

Dans ce lac, lorsque la biomasse est maximale, le nanoplancton partage la dominance avec les cyanobactéries du genre *Anabaena* et les diatomées du genre *Nitzshia* (Hecky & Kling, 1981). Les Cryptophycées sont toujours présentes mais sont d'importance secondaire. Des différences dans la composition en espèces ont été observées au niveau de la population de cyanobactéries du lac Tanganyika. En effet, les *Chroococcus spp.* sont dominantes dans le bassin Nord et les *Anabaena cf. « flos-aquae »* dans le bassin Sud (Crul, 1998).

De plus, la succession algale est caractérisée par un contraste marqué entre les deux saisons principales. Un assemblage Chlorophytes-Chroococcales est caractéristique de la saison des pluies (octobre à avril), période où il y a beaucoup de lumière et où la disponibilité en nutriments est faible dans l'épilimnion peu profond. Durant la saison sèche (mai à septembre), quand le mélange profond s'effectue, peu de lumière et une disponibilité plus grande en nutriments sélectionnent la dominance des diatomées. Les blooms superficiels de cyanobactéries filamenteuses peuvent se développer à la fin de la saison sèche, quand la colonne d'eau se restratifie.

3.1.2. Distribution des groupes algaux

Les cycles saisonniers du phytoplancton dans les grands lacs africains correspondent relativement bien au cycle de stratification. Les conditions de stratification dans le lac favorisent les Cyanophytes et les Chlorophytes tandis que la période de mélange favorise les diatomées et les Chrysophytes (Hecky & Kling, 1987 ; Descy et *al.*, 2005).
Comme montré par les travaux précédents réalisés par Hecky et Kling (1987), une étude réalisée durant 2 ans (2002, 2003) par Descy *et al.* (2005), a montré que les Chlorophytes, les cyanobactéries « T1 » et les diatomées représentaient les groupes algaux les plus importants (*Fig. 10*).

De plus, des différences claires dans la composition algale sont apparues entre le bassin Nord et le bassin Sud : les Chlorophytes dominaient au Nord (43 % de biomasse de chlorophylle *a* contre 20 % au Sud), tandis que les cyanobactéries « T1 » dominaient au Sud (56 % à Mpulungu contre 31 % à Kigoma), avec de petites variations dans le temps.

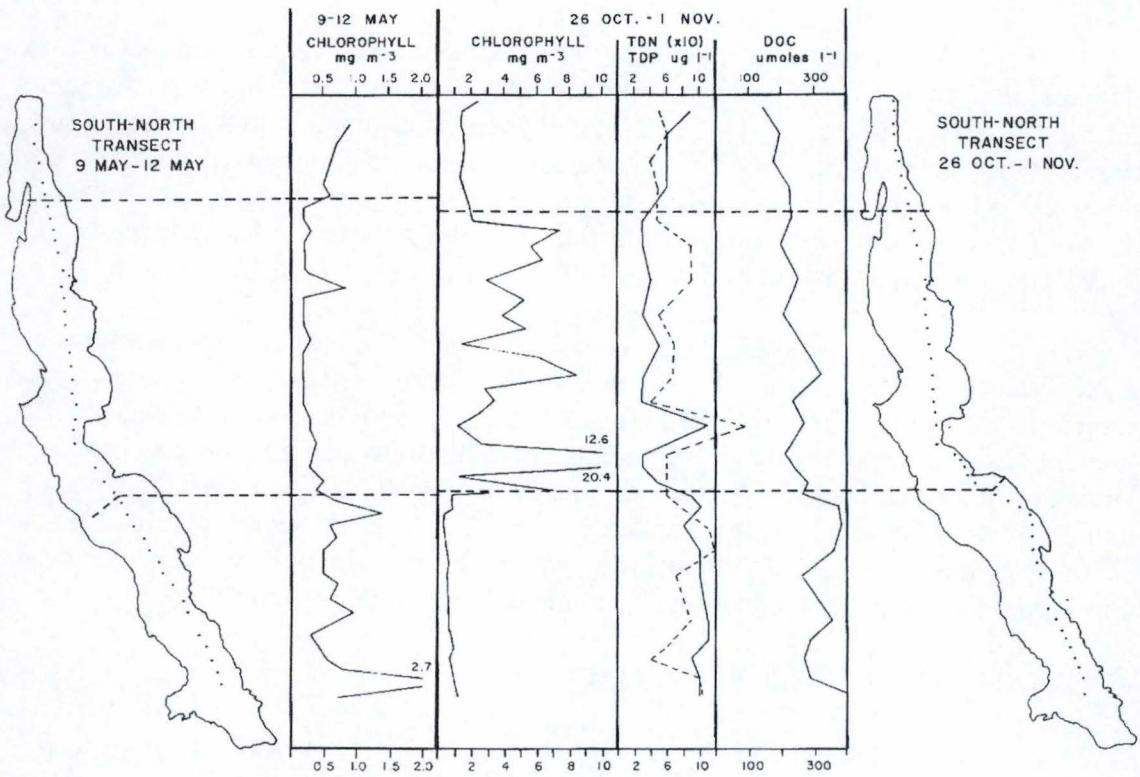


***Fig. 11** : Distribution horizontale de la chlorophylle a dans les eaux de surface du lac Tanganyika en 1975 (Hecky & Kling, 1981)*

3.1.3. Biomasse algale

La biomasse algale est la quantité de matière organique algale présente à un moment donné dans un échantillon d'eau. Dans un lac, elle varie typiquement avec la profondeur : elle est homogène dans la zone de mélange et décroît au-delà de celle-ci. Dans la zone de mélange supérieure des grands lacs africains, elle varie considérablement durant l'année.

Les biomasses algales moyennes estimées en octobre 1975 (*Fig. 11*) étaient de 1,1 $\mu g.L^{-1}$ dans le Nord et 0,7 $\mu g.L^{-1}$ dans le Sud (Hecky & Kling, 1981).
En 1999, Sarvala *et al.* obtenaient des valeurs proches de 1 mg chl *a* m^{-3}. Néanmoins, des biomasses importantes (plusieurs dizaines de mg chl *a* m^{-3}) peuvent être observées lors de blooms locaux.

3.2. Le bactérioplancton

Le bactérioplancton correspond à la communauté de bactéries présente dans le plancton. Beaucoup d'espèces sont hétérotrophes, c'est-à-dire qu'elles obtiennent leur énergie en consommant la matière organique produite par d'autres organismes. D'autres sont autotrophes car elles acquièrent leur énergie par photosynthèse ou chimiosynthèse. Les formes photosynthétiques sont le plus souvent des cyanobactéries qui constituent la plus grande partie du picophytoplancton, et incluent notamment le genre *Synechococcus.* Le bactérioplancton joue aussi un rôle dans des cycles écologiques comme la fixation de l'azote, la nitrification, la dénitrification et la méthanogenèse.

Il faut savoir que, dans les écosystèmes aquatiques, de nombreuses variables sont capables d'influencer la croissance et l'abondance du bactérioplancton et plus particulièrement des bactéries hétérotrophes. Parmi ces diverses variables, on retrouve la photosynthèse du phytoplancton (Chrzanowski & Hubbard, 1989) et l'excrétion de matières organiques dissoutes qui lui est associée. En effet, plusieurs études insistent sur l'importance de ce phénomène d'excrétion de matières organiques comme substrat pour la production bactérienne et attribuent même les variations journalières de sa croissance aux variations journalières de cette excrétion par les algues (Sondergaard & Riemann, 1985 ; Cole *et al.*, 1988). Outre cet exemple d'effet positif sur la croissance des bactéries hétérotrophes, il existe également des variables capables d'engendrer une diminution de leur abondance tel que le broutage par le microzooplancton.

En 2002, dans le lac Tanganyika, l'abondance des bactéries (dont 81% étaient de forme coccoïde) étaient de l'ordre de $2{,}28\text{-}5{,}30.10^{6}$ cellules mL^{-1}. Durant la saison sèche, dans le bassin Sud, la biomasse bactérienne atteignait un maximum de 2,27 g C m^{-2} tandis que la biomasse du phytoplancton était de 3,75 g C m^{-2} sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau (Pirlot *et al.*, 2006).

En 2005, une étude réalisée par De Wever *et al.* sur la composition de la communauté bactérienne du lac Tanganyika montrait qu'il existait différents groupes de bactéries telles que les *Cyanobactéries*, les *Actinobactéries*, les *Nitrospirae*, ...
Les hétérogénéités verticale et longitudinale de la composition de cette communauté ont été expliquées. En effet, la transition de l'épilimnion vers l'hypolimnion est à associer à la transition entre les conditions oxique et anoxique du lac. Comme les bactéries requièrent des voies métaboliques différentes pour survivre en condition oxique ou anoxique, une différence dans la concentration en oxygène peut expliquer une différence dans la composition bactérienne entre l'épilimnion et l'hypolimnion. De plus, la concentration en nutriments peut également jouer un rôle dans cette différence de composition verticale.
En ce qui concerne l'hétérogénéité longitudinale, elle a été observée dans l'épilimnion entre le nord et le sud du lac. En effet, lors du phénomène d'upwelling, la remontée des eaux riches en nutriments résulte en une augmentation de la biomasse phytoplanctonique mais aussi en l'apparition d'un gradient longitudinal dans la composition bactérienne.

La biomasse bactérienne, non confinée à la zone euphotique, s'étend sur toute la zone oxique et elle pourrait, de cette manière, élargir la base de la pyramide trophique (*Fig. 12*).

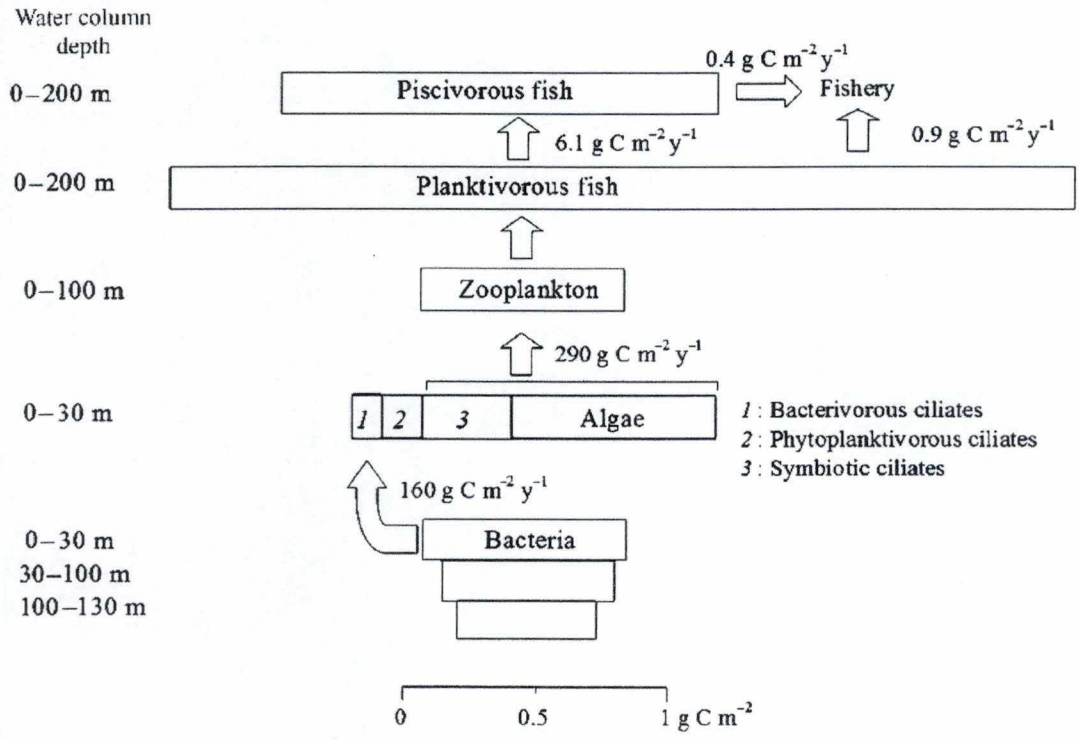


***Fig. 12** : Structure trophique du lac Tanganyika (Pirlot et al., 2005, modifié d'après Hecky et al., 1981).*

Van Meel (1954) avait déjà mentionné un nombre important de bactéries et de ciliés dans ces échantillons planctoniques et envisageait qu'une forte production en protistes hétérotrophes était canalisée vers les poissons pélagiques via le broutage par les copépodes.
A cette époque, les études qui ont été réalisées ont accordé peu d'attention à la boucle microbienne sauf pour quelques mesures de la production bactérienne. Cependant, les études qui suivirent étaient basées sur les analyses d'isotopes stables dans divers réseaux trophiques et suggéraient une contribution microbienne dans le régime alimentaire du grand zooplancton (Sarvala *et al.*, 1999).

3.3. Le protozooplancton

Au niveau des communautés zooplanctoniques, le lac Tanganyika voit ses eaux peuplées de protozoaires, de crustacés, de cnidaires ainsi que de larves de poissons mais ces différents taxa comptent relativement peu d'espèces dans l'écosystème pélagique.
La communauté zooplanctonique peut, tout comme le phytoplancton, être divisée en différentes classes de taille. Le microzooplancton est principalement composé de protozoaires, de rotifères et de nauplii ; le mésozooplancton comprend, quant à lui, les copépodes tandis que le macrozooplancton est composé de décapodes, de cnidaires et de larves de poissons.

La communauté zooplanctonique du lac Tanganyika montre généralement un maximum d'abondance plus haute durant la période de juillet à octobre que durant la période de décembre à février (Rufli & Chapman, 1976 ; Rufli, 1976 ; Kurki & Vuorinen, 1994). Sa biomasse moyenne a été estimée par Burgis (1984) à 480 $mg.m^{-2}$. Néanmoins, cette valeur a été contestée par Kurki *et al.* (1999). En effet, celui-ci affirme que ces résultats sous-estiment la proportion de cyclopoïdes de la communauté zooplanctonique. Cette sous-estimation serait, selon lui, due au fait que les dispositifs de prélèvements utilisés laissaient passer les plus petits cyclopoïdes.

De plus, une des particularités de la communauté pélagique zooplanctonique réside en la proéminence des protozoaires (Hecky, 1991).

3.3.1. Les protozoaires

Au sein des protozoaires, nous pouvons distinguer deux groupes : les ciliés et les flagellés. Parmi les ciliés du lac Tanganyika, dont l'abondance, estimée par Pirlot et ses collaborateurs (2005) n'excédait pas $3{,}25.10^{3}\ L^{-1}$ en 2002, le genre *Strombidium* contribue à une grande part de leur biomasse (estimée entre 0,30 et 0,44 g $C.m^{-2}$ la même année).

Ce genre, présent toute l'année, domine généralement la population de protozoaires et atteint une densité maximum durant la saison sèche. De plus, il forme souvent une symbiose avec des algues vertes qui lui confèrent un avantage important le rendant souvent dominant, au point de vue biomasse, durant la période de stratification (Hecky & Kling, 1981). En 2002, Pirlot *et al.* ont également affirmé que ce genre de ciliés n'était présent qu'au niveau de la zone euphotique. Les espèces de Tintinnidae et le cilié *Vorticella* sont, quant à eux, saisonniers.
En général, les Tintinnidae sont seulement présents lorsque la diatomée *Nitzschia* est dominante et *Vorticella* est abondant lorsque le phytoplancton atteint son pic maximum début novembre (Hecky & Kling, 1981).
Les petits scuticociliés (*Urotricha* et *Uronema*) et *Strombidium* sont bactériophages et semblent être des composants majeurs de la boucle microbienne (Coulter, 1991).

En ce qui concerne les flagellés, leur abondance dans la zone de mélange variait entre 0,30 et $1,83.10^{6}$ L^{-1} en 2002. En effet, les nanoflagellés hétérotrophes (HNF) constituaient, cette année là, 99 % de l'abondance des protozoaires du lac Tanganyika. La communauté des flagellés, tout comme celle des bactéries, consistait en de nombreuses cellules très petites (Pirlot *et al.*, 2005).
Les flagellés constituaient souvent la partie planctonique principale avec une biomasse de 0,46 à 1,0 g $C.m^{-2}$ (Pirlot *et al.*, 2006).
De plus, pour cette même année, les microorganismes hétérotrophes (bactéries, flagellés et ciliés) représentaient une grande partie du plancton.

Ces divers résultats appuient l'hypothèse que le réseau trophique microbien (ou boucle microbienne) peut contribuer à la haute productivité du lac Tanganyika.

3.4. Le réseau trophique

Auparavant, la chaîne trophique des systèmes lacustres était représentée de manière linéaire. En effet, celle-ci se présentait de la manière suivante : à la base de la chaîne, le phytoplancton fixe le carbone grâce à l'absorption de l'énergie lumineuse et sert ensuite de proie au zooplancton qui lui-même sert de nourriture aux poissons planctonivores puis aux poissons piscivores.
Dans ce type de représentation, les bactéries n'étaient encore considérées que comme des minéraliseurs. Les populations de picoplancton hétérotrophe (bactéries), importantes au niveau des cycles biogéochimiques dans les lacs, étaient trouvées principalement dans les habitats où la dégradation organique était active (Wood, 1965).

Pourtant, en 1954, Van Meel suggérait déjà que la communauté bactérienne pouvait éventuellement jouer un rôle important dans la chaîne trophique du lac. D'après lui, la production bactérienne permettrait de résoudre le paradoxe d'une haute transparence de l'eau, d'une faible quantité d'algues et d'un zooplancton abondant.

Actuellement, cette chaîne trophique est revue différemment. En effet, la technique de microscopie à épifluorescence a permis de montrer que les bactéries hétérotrophes sont un composant ubiquiste et abondant des communautés planctoniques (Stockner & Porter, 1988). De plus, une bonne partie de la production bactérienne est consommée par le protozooplancton, qui peut à son tour entrer dans le régime alimentaire du mésozooplancton.

Ainsi, pour expliquer la forte productivité du lac Tanganyika, Hecky *et al.* (1981), ont suggéré que la production bactérienne était exploitée par un réseau trophique microbien composé de protozoaires et qu'elle contribuait ainsi à la production du zooplancton et des poissons.

Depuis un certain temps, nous savons que le phytoplancton, outre le fait de réaliser la photosynthèse, libère des composés organiques : c'est le phénomène d'excrétion. Il correspond à une perte de carbone assimilé sous forme de composés organiques dissous que les cellules algales excrètent activement. On l'appelle aussi production dissoute ou production extracellulaire, par opposition à la production particulaire qui correspond au carbone organique incorporé à la biomasse.
Le pourcentage de production extracellulaire varie de 0,1 à 80 % de la production primaire totale. Dans des populations en croissance, il est généralement inférieur à 5 %. De plus, ce pourcentage est favorisé lorsque la quantité de nutriments est limitée. Pour cette raison, le pourcentage de production extracellulaire serait donc important dans les milieux oligotrophes en cas de forte carence en éléments nutritifs.
Les produits excrétés sont en majeure partie réassimilés par des bactéries hétérotrophes ; ce qui constitue le point de départ de la « boucle microbienne ».

4. La boucle microbienne

Les processus microbiens et les voies des flux d'énergie qui sont, soit impliqués dans le retour de la matière organique dissoute (DOM) provenant de l'excrétion phytoplanctonique, soit liés à la chaîne alimentaire classique ou conventionnelle (phytoplancton → zooplancton → poissons) ont été rassemblés sous le nom de boucle microbienne (Azam *et al.*,1983).

Les composants clés de la boucle microbienne incluent le pico- et le nanoplancton hétérotrophe et autotrophe, les microflagellés, les ciliés et le microzooplancton. Cette boucle microbienne engendre des conséquences importantes. En effet, puisque la plupart des membres de cette communauté microbienne ne sédimentent pas réellement à partir de la zone euphotique, le carbone excrété à partir de la communauté microbienne métaboliquement active est recyclé à l'intérieur de la zone pélagique et est potentiellement disponible pour les plus grands consommateurs (Carpenter, 1988).

Une autre conséquence importante de la boucle microbienne réside en la capacité qu'ont les bactéries à assimiler l'azote et le phosphore dissous à des concentrations extrêmement faibles, empêchant ainsi les principales substances nutritives limitées de sortir de l'épilimnion et minimisant les pertes dans l'hypolimnion et les sédiments (Carpenter, 1988).

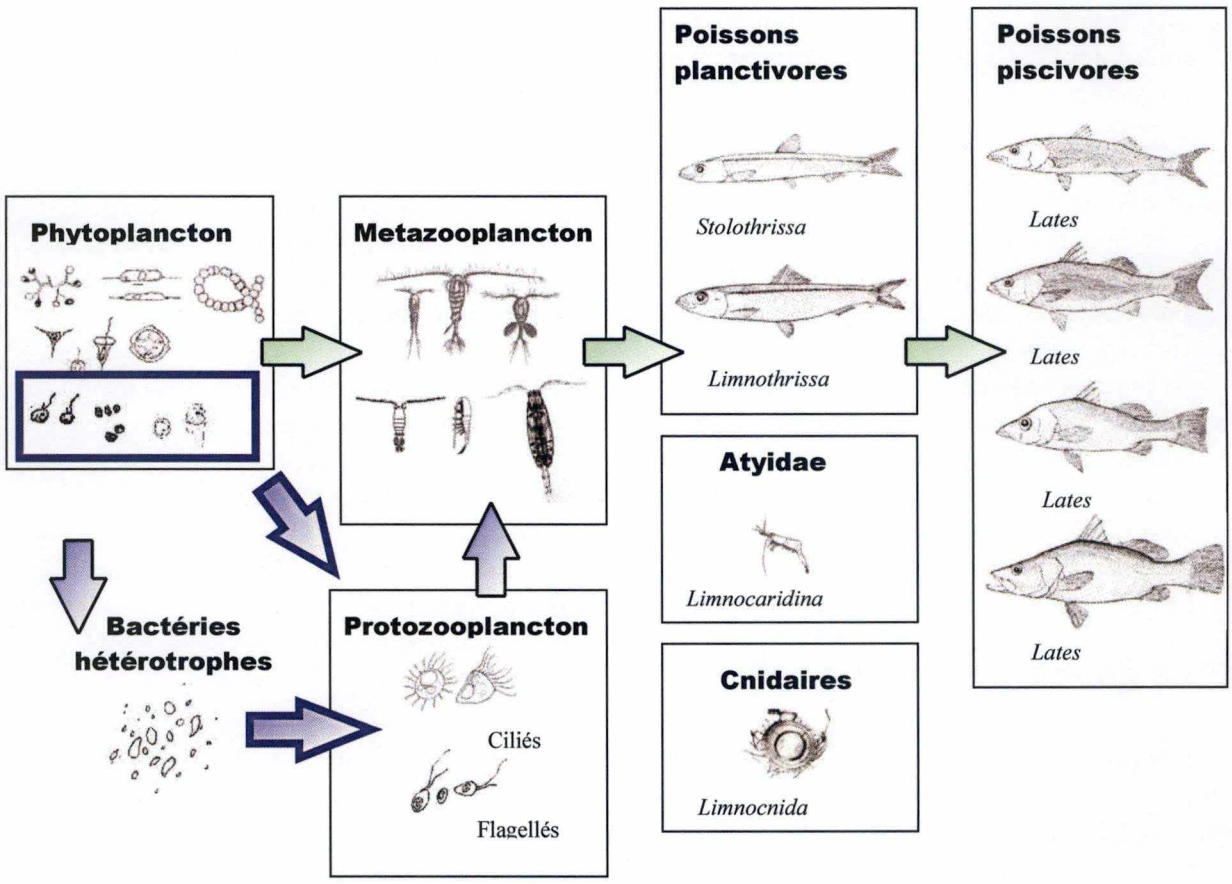


***Fig. 13** : Structure trophique hypothétique dans la zone pélagique du lac Tanganyika. (Flèches vertes : chaîne trophique classique ; flèches bleues : boucle microbienne (Pirlot, d'après Hecky & Fee, 1981)*

Etant donné que les bactéries ont la capacité d'être plus compétitives que le phytoplancton pour le phosphore lorsque sa concentration est faible (Currie & Kalff, 1984), il existe un développement potentiel d'un grand réservoir de carbone, de phosphore et d'autres substances nutritives, situé dans la biomasse bactérienne.
Cependant suite à la prédation active par les flagellés, les ciliés, le microzooplancton et quelques cladocères, les substances nutritives et la matière organique dissoute sont réutilisées par ces organismes hétérotrophes du réseau trophique et une partie du carbone est recyclé dans la chaîne alimentaire conventionnelle linéaire.
La reminéralisation des substances nutritives dans ce nouveau « modèle » est maintenant plutôt considérée comme étant le résultat de la prédation et de l'excrétion que comme étant due à la décomposition directe par les bactéries dans la zone pélagique (Goldman & Caron, 1985) (*Fig. 13*).

Selon Azam *et al.* (1983), les flux de carbone et ceux des nutriments à l'intérieur de la communauté bactérienne sont étroitement couplés et le comportement dynamique de la boucle microbienne est le résultat de 3 processus : le commensalisme (production de matières organiques dissoutes par le phytoplancton et utilisation par les bactéries), la compétition (pour les nutriments entre les bactéries et le phytoplancton, influencée par la disponibilité du substrat) et la prédation (par les flagellés, les ciliés et le microzooplancton).

Grâce au caractère potentiel de ces processus à faciliter la croissance et la production de tous les composants de la communauté pélagique, on peut se demander pourquoi les processus de la boucle microbienne jouent un rôle si important dans les systèmes aquatiques, spécialement dans les systèmes oligotrophes. Dans de tels écosystèmes, presque dépourvus en nutriments, la rétention des matières organiques dissoutes et le recyclage des nutriments peu abondants dans la zone euphotique sont cruciaux pour supporter la productivité de l'écosystème (Carpenter, 1988).

Le lac Tanganyika étant un milieu oligotrophe, il se prête particulièrement bien à la notion de boucle microbienne. Dans un système tel que celui-ci, l'excrétion par le phytoplancton est souvent importante et stimule la production bactérienne. Petit *et al.* (1999) ont montré que la quantité de carbone organique dissous libérée par le phytoplancton contribue souvent à plus de 50 % de la demande bactérienne en carbone.

5. Le broutage du picophytoplancton par le protozooplancton

Comme nous l'avons vu précédemment, la prédation des flagellés et des ciliés sur les bactéries joue un rôle important dans la dynamique de la boucle microbienne. A l'image de cette relation de prédation, le phénomène de broutage (processus crucial impliqué dans la dynamique des écosystèmes pélagiques et faisant le lien entre le phytoplancton et le zooplancton (Sautour *et al.*, 2000) existant entre le microzooplancton (flagellés et ciliés) et le picophytoplancton joue également un rôle important au niveau du transfert de carbone vers les niveaux trophiques supérieurs.

En effet, les petits flagellés sont actuellement considérés comme étant les principaux brouteurs aussi bien des bactéries que des algues picoplanctoniques (Fenchel, 1986 ; Goldman & Caron, 1985 ; Bird & Kalff, 1986). Quelques flagellés apparaissent comme étant des organismes hétérotrophes stricts alors que d'autres tendent à être mixotrophes (Bird & Kalff, 1986 ; Porter, 1984 ; Sanders *et al.,* 1985). L'utilisation directe du picoplancton par les flagellés autotrophes et hétérotrophes fournit un lien important pour le transfert de carbone du picoplancton vers le nanoplancton (Sherr *et al.*, 1986 ; Stockner & Antia, 1986). De plus, il apparaît que la prédation par les flagellés peut être une première étape extrêmement importante dans le transfert du carbone picoplanctonique vers les grands métazoaires (Carpenter, 1988).
Avec leur croissance potentielle rapide, les ciliés peuvent également jouer un rôle important comme brouteurs des petits flagellés hétérotrophes mais aussi du pico- et du nanoplancton fournissant encore un autre lien vers les niveaux trophiques supérieurs (Carpenter, 1988)

Afin d'étudier l'impact du broutage par le microzooplancton sur le picophytoplancton, diverses méthodes ont été mises au point et rapportées dans la littérature. On retrouve notamment la méthode la technique de l'inhibiteur sélectif ou de l'ingestion de proies fluorescentes.

La technique de l'inhibiteur sélectif permet de réaliser une estimation des taux de broutage. Cependant, celle-ci ne peut être appliquée que dans le cas d'étude de l'impact de ce broutage sur les organismes procaryotes. En effet, les inhibiteurs communément utilisés pour ces expériences causent la suppression, soit des cellules eucaryotes (par ex. cycloheximide, colchicine) soit des cellules procaryotes (par ex. pénicilline, streptomycine, et chloramphénicol pour les bactéries ; kanamycine pour les cyanobactéries).
Cette technique fournit l'estimation totale du broutage par les « micro-brouteurs » (20-200µm) et les « nano-brouteurs » (2-20µm) sur les proies procaryotes (Cuevas *et al.*, 2006).

En plus de permettre le calcul des taux d'ingestion et des taux de filtration, la méthode de l'ingestion de proies fluorescentes permet également d'étudier plus en détails le régime alimentaire des flagellés et des ciliés. L'utilisation de cette méthode par Callieri et ses collaborateurs (2002) au lac Majeur (Italie) a également permis de montrer que le broutage est un facteur important parmi ceux qui déterminent la dynamique des cyanobactéries.
Il a également été observé que des variations mineures dans la taille des composants du picoplancton peuvent influencer le broutage (Dolan & Simek, 1999 *in* Callieri *et al.*, 2002).

Durant ces expériences, cette technique a également permis d'étudier l'ingestion et la digestion des brouteurs. La phase d'ingestion continue jusqu'à ce que la capacité de la vacuole à contenir de la nourriture soit saturée. Néanmoins, cette phase de saturation est courte et immédiatement suivie d'une phase de digestion.

Une étude récente réalisée par Stenuite *et al.* (2007) nous donne des informations sur les expériences de broutage réalisées au lac Tanganyika. Les estimations des taux de broutage des protistes (les flagellés hétérotrophes et les ciliés) sur les bactéries et les cyanobactéries ont été déterminées par ingestion de trois types de traceurs fluorescents (FLA, FLB et FMP) correspondant respectivement à des algues, des bactéries et des microparticules marquées.

Les résultats de ces expériences, réalisées durant la saison des pluies 2005, ont montré qu'en général, les grands protistes ont un taux de broutage plus élevé que les plus petits pour tous les types de traceurs considérés.
Par ailleurs, les flagellés hétérotrophes broutent préférentiellement les FLA et les FLB tandis qu'ils discriminent les proies artificielles (FMP). Par contre, une évidence claire de sélectivité par ces flagellés hétérotrophes entre les FLA et les FLB n'a pas été détectée.
Parmi les ciliés, *Strombidium* semble se nourrir indistinctement de chaque traceur, bien que les taux de clarification estimés avec les FLA étaient plus élevés qu'avec les FLB ; et *Vorticella* préfère, quant à elle, clairement les FLA aux FLB ou aux FMP.

Ces mesures réalisées au lac Tanganyika en 2005 ont également montré que *Synechococcus* contribuait à 90 % du carbone obtenu par les protistes par broutage du picoplancton. Les bactéries hétérotrophes pourraient donc représenter une petite portion de la biomasse totale picoplanctonique broutée par les protistes dans la couche de surface du lac Tanganyika durant la saison des pluies.
Au point de vue du protozooplancton, les changements dans la composition du picoplancton le long du profil vertical représentent aussi des différences dans le spectre de taille des proies et la qualité de la nourriture.

Les diverses estimations réalisées lors de cette étude suggéraient qu'une partie importante du carbone ingéré pourrait provenir de la plus petite fraction du plancton et, particulièrement dans la zone de mélange, des cyanobactéries puisqu'elles représentent en moyenne 50 % de la biomasse phytoplanctonique dans cette zone.
Les résultats obtenus ont permis de révéler un rôle potentiel important des hétérotrophes, et plus spécialement du bactérioplancton, dans le réseau trophique pélagique du lac Tanganyika.



***Fig. 14** : Situation géographique du lac Kivu*

Objectifs du travail

Comme nous l'avons vu précédemment, les premières évaluations de l'abondance des bactéries et des protozoaires dans le lac Tanganyika ont permis de mettre en évidence, malgré le caractère oligotrophe du lac, la remarquable efficacité du transfert de carbone de la production primaire aux poissons (Hecky, 1978, 1991 ; Hecky & Kling, 1981).

Néanmoins, si diverses explications et hypothèses ont été émises pour expliquer ce paradoxe, la compréhension du fonctionnement de l'écosystème pélagique de ce grand lac tropical ainsi que celle de la façon dont il peut être influencé par le changement climatique est encore fragmentaire.

Des études antérieures ont montré que, parmi les micro-organismes pélagiques, les picocyanobactéries sont extrêmement abondantes et que leur biomasse peut atteindre jusqu'à 90 % de la biomasse phytoplanctonique totale.
De plus, le plancton hétérotrophe est également très abondant dans le lac Tanganyika, avec des biomasses élevées de bactéries hétérotrophes (Pirlot *et al.*, 2005, 2006) et une production bactérienne approchant la production primaire. Cette production bactérienne est essentiellement exploitée par le microzooplancton et, en particulier, par des flagellés hétérotrophes (Pirlot *et al.*, soumis). Ces derniers servent de ressources alimentaires additionnelles pour les copépodes qui alimentent les niveaux trophiques supérieurs.

Cette boucle microbienne implique, néanmoins, d'importantes pertes d'énergie et ne représente qu'une faible fraction de la production bactérienne disponible pour les copépodes (Pirlot *et al.*, soumis). Par contre, le broutage direct du picophytoplancton par le protozooplancton augmenterait l'efficacité du transfert de carbone au travers du réseau trophique microbien. Une étude récente, montrant un broutage préférentiel des picocyanobactéries par le protozooplancton, tend à confirmer cette hypothèse (Stenuite *et al.*, 2007). Cependant, des recherches supplémentaires sur le broutage par le microzooplancton et sa sélectivité alimentaire sont nécessaires.

Lors de la réalisation de ce mémoire, notre objectif était donc, dans un premier temps, de poursuivre les mesures de biomasse et de production du picophytoplancton et de mettre ensuite en évidence son rôle dans l'alimentation du protozooplancton. Notre étude contribuera donc à l'évaluation du transfert de carbone via la boucle microbienne.

Des prélèvements nous permettant une certaine comparaison ont également été réalisés sur le lac Kivu (*Fig. 14*), autre grand lac oligotrophe de la vallée du Rift de l'Afrique de l'Est. Ces prélèvements, réalisés dans le cadre du projet FRFC CAKI (Cycle du carbone et des nutriments au lac Kivu) ont, de plus, été effectués durant la même période que celles de nos échantillonnages sur le lac Tanganyika.

Matériel et Méthodes

Matériel et méthodes

1. Site de prélèvement et stratégie d'échantillonnage

Afin de répondre à la problématique de notre étude, nous avons conservé le même site d'échantillonnage au bassin Sud du lac Tanganyika, au large de Mpulungu (Zambie), que celui choisi par les projets CLIMLAKE et CLIMFISH (08°43.98' S, 31°02.43' E). Les prélèvements d'eau et les mesures des paramètres physico-chimiques ont été réalisés à quatre reprises, entre le 24 février et le 9 mars 2007 à l'aide de bouteilles de Niskin de 5 L (Hydrobios ®) en milieu pélagique.

Ces divers échantillonnages ont été effectués tous les 10 mètres jusqu'à une profondeur de 60 mètres, ainsi qu'aux profondeurs de 80 et 100 mètres. Deux échantillons pélagiques, représentatifs de l'épilimnion et du métalimnion, ont également été réalisés par prélèvement et mélange des profondeurs de 0, 10, 20 et 30 mètres, et des profondeurs de 40 et 50 mètres, respectivement.

Pour chaque profondeur et en vue d'analyses ultérieures, les échantillons ont été traités de diverses manières : mesures physico-chimiques, dosage des nutriments, filtrations permettant d'estimer la biomasse et l'abondance relative des différentes classes d'algues ainsi que l'étude du protozooplanton, analyse des pigments en HPLC, incubation d'eau en présence de cycloheximide dans des bouteilles transparentes pour les expériences de broutage prévues par la technique de l'inhibiteur sélectif (SIT), prélèvement de l'eau pour les expériences de broutage prenant en compte les microorganismes fluorescents (FLA et FLB).

2. Analyse physico-chimique

2.1. Température et oxygène

Les mesures de température et d'oxygène ont été réalisées grâce à une sonde YSI modèle 58 permettant de connaître successivement la température (°C) avec une précision de ± 0,3°C, la concentration en oxygène dissous ($mg.L^{-1}$) avec une marge d'erreur de ± 0,03 $mg.L^{-1}$ et le pourcentage de saturation en oxygène à ± 0,3 % près. Dans notre cas, ces mesures ont été enregistrées tous les 5 mètres jusqu'à une profondeur de 90 mètres.

2.2. pH et conductivité

Ces mesures ont été obtenues grâce au pH-mètre de type WTW pH323 et au conductivimètre de type Hanna HI8033.

La conductivité de l'eau s'exprime en micro-Siemens par centimètre ($\mu S.cm^{-1}$ à 25°C).

2.3. Transparence de l'eau

Il existe deux méthodes différentes permettant d'estimer la transparence de l'eau : le disque de Secchi et le quantamètre.

Le disque de Secchi est un disque de couleur blanche permettant de réfléchir la lumière. Lorsque la transparence de l'eau est homogène, la profondeur de disparition de ce disque correspond à environ 15 % de l'intensité lumineuse à la surface.

Le quantamètre de type Li-Cor LI 1400 est un appareil permettant de mesurer le rapport d'intensité lumineuse entre une profondeur et la surface de l'eau. Il est composé d'une sonde externe mesurant l'irradiance en surface (I_0) et d'une sonde submersible permettant de mesurer l'irradiance sous la surface de l'eau (I_z). Dans notre cas, les mesures ont été réalisées tous les 5 mètres jusqu'à une profondeur de 30 mètres.

Le coefficient d'extinction lumineuse k peut être calculé sur base des mesures réalisées à l'aide du quantamètre :

$$k = \frac{\ln \frac{I_z}{I_0}}{Z}$$

Connaissant k, on peut ensuite déterminer la profondeur de la zone euphotique, dont la limite inférieure correspond à 1 % de I_0, au moyen de la formule suivante

$$Z_{eu} = -\ln \frac{(0{,}01)}{k}$$

2.4. Alcalinité

La méthode utilisée pour la mesure de l'alcalinité est un titrage de type colorimétrique : 100 ml d'eau du mélange épilimnétique sont titrés par de l'HCl 0,1 N en présence d'un indicateur coloré virant à pH 4. L'alcalinité totale, à savoir essentiellement les ions carbonates et bicarbonates, est estimée par la quantité d'acide nécessaire pour atteindre pH 4.

2.5. Nutriments

Tous les dosages de nutriments ont été effectués à partir d'échantillons d'eau récupérée lors de la filtration sur filtre en fibre de verre Macherey-Nagel GF/5 (d'une porosité moyenne de 0,7 µm) pour les profondeurs de 0, 20, 40, 60, 80 et 100 mètres. La récupération de cette eau a été réalisée en parallèle à la filtration pour la mesure de la chlorophylle *a* totale.

Une droite d'étalonnage a également été réalisée pour chaque dosage.

2.5.1. Azote

Cet élément peut être présent sous trois formes dans nos échantillons : les nitrites (NO_2^-), les nitrates (NO_3^-) et l'ammonium (NH_4^+). Celles-ci ont toutes trois été dosées en laboratoire.

Les nitrites ont été dosés selon un dosage colorimétrique à la sulfanilamide. Le principe consiste en une diazotation de la sulfanilamide en milieu acide en présence de la N-(1-naphtyl)éthylène diamine. Cette réaction donne lieu à un complexe coloré pourpre.

Les mesures de l'absorbance ont été réalisées sous une longueur d'onde de 540 nm dans des cellules pour spectrométrie de 50 mm.
Un rapport à la droite d'étalonnage permet de connaître directement la teneur en azote sous forme de NO_2^-(μg $N\text{-}NO_2^-.L^{-1}$)

Pour les nitrates, une réduction des nitrates en nitrites a été réalisée par agitation sur du cadmium spongieux et un dosage colorimétrique a également été réalisé par lecture de l'absorbance dans des cellules de spectrométrie de 10 mm. La valeur des nitrates a été obtenue en soustrayant celle des nitrites de la valeur d'absorbance mesurée à 540 nm. La droite d'étalonnage permet de connaître la teneur en $N\text{-}NO_3^-$ en mg $N\text{-}NO_3^-.L^{-1}$.

En ce qui concerne les ions ammonium, ils réagissent avec les ions hypochlorites résultant de l'hydrolyse alcaline du dichloroisocyanurate de sodium et avec le salicylate de sodium en présence de nitroprussiate de sodium (agissant comme catalyseur) pour former un composé de couleur verte. L'absorbance a été mesurée à l'aide du spectrophotomètre à une longueur d'onde de 655 nm dans des cellules de 50 mm pour les profondeurs de 0 à 40 mètres et dans des cellules de 10 mm pour les profondeurs de 60 à 100 mètres. La droite d'étalonnage permet d'obtenir la teneur en $N\text{-}NH_4^+$ en μg $N\text{-}NH_4^+.L^{-1}$.

2.5.2. Phosphore-orthophosphates

Les phosphates réagissent, à pH acide, avec une solution de molybdate d'ammonium et de tartrate d'antimoine de potassium pour donner un composé qui, réduit par l'acide ascorbique, formera un complexe de couleur bleue.
La mesure de l'absorbance a été réalisée à 885 nm dans des cellules pour spectrométrie de 50 mm pour les profondeurs de 0, 20 et 40 mètres et dans des cellules de 10 mm pour les profondeurs de 60, 80 et 100 mètres. La teneur en phosphore sous forme de PO_4 exprimée en μg de $P\text{-}PO_4.L^{-1}$ est obtenue grâce à la droite d'étalonnage.

2.5.3. Silice

Ce dosage a été réalisé par détermination spectrophotométrique du bleu de molybdène après réduction de l'acide silicomolybdique en présence de silice. L'absorbance de la coloration bleue est lue à 655 nm dans des cellules pour spectrométrie de 10 mm.

2.5.4. CNP (Carbone-Azote-Phosphore)

Pour l'analyse élémentaire du seston, quatre litres d'eau du mélange épilimnétique ont été filtrés sur des filtres en fibre de verre Macherey-Nagel GF/5 grillés (passés au four à 600°C pour éviter toute trace bactérienne et organique). Les contenus en carbone et en azote ont été mesurés par utilisation d'un analyseur élémentaire Carlo Erba NA1500. Les concentrations en phosphore intracellulaire ont été déterminées par mesure spectrophotométrique des orthophosphates, après ajout de persulfate de potassium et digestion à 120°C pendant 30 minutes. Les rapports élémentaires ont ainsi pu être calculés. Ils servent à évaluer l'état nutritionnel du phytoplancton.

3. Etude des communautés planctoniques

3.1. Phytoplancton

3.1.1. Chlorophylle a totale

Quatre litres d'eau de chaque profondeur ont été filtrés sur filtres GF/5 qui ont ensuite été placés dans des cryotubes de 10 ml. Pour l'extraction des pigments, nous avons ajouté 6 ml d'acétone 90 % dans chaque tube et nous les avons placés dans le sonicateur durant 20 minutes avant de les placer au congélateur pendant 24 heures.
Le lendemain, une seconde sonication de même durée a été réalisée. Les solutions obtenues ont ensuite été placées dans des fioles sombres de 2 ml et congelées, en vue de leur analyse ultérieure en HPLC.

3.1.2. Chlorophylle a fractionnée

Premièrement, quatre litres d'eau du mélange pélagique ont été filtrés sur filtres de porosité 2 µm. Le filtrat a ensuite été récupéré et refiltré sur 0,2 µm. Ce fractionnement permet de dissocier les organismes de taille supérieure à 2 µm de celles de taille comprise entre 2 et 0,2 µm.
Il est néanmoins nécessaire de changer régulièrement le filtre de 2 µm afin d'éviter le colmatage des pores par le plancton de grande taille.

***Tableau IV** : Matrice initiale utilisée par CHEMTAX pour le calcul des biomasses des classes d'algues du lac Tanganyika*

	PERI	FUCO	NEO	VIOL	DDX	ALLO	LUT	ZEA	ECHIN	BECAR	Chb	Cha
chlorophytes	0,0000	0,0000	0,0407	0,0384	0,0000	0,0000	0,1155	0,0807	0,0000	0,0000	0,1789	1,0000
chrysophytes	0,0000	0,2140	0,0000	0,0702	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	1,0000
cryptophytes	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,3500	0,0000	0,0000	0,0000	0,0200	0,0000	1,0000
cyanobactéries_T1	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,9746	0,0000	0,0000	0,0000	1,0000
cyanobactéries_T2	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,2000	0,2000	0,0000	0,0000	1,0000
diatomées	0,0000	0,8960	0,0000	0,0000	0,0414	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	1,0000
dinoflagellés	0,6290	0,0000	0,0000	0,0000	0,2500	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	1,0000

PERI	péridinine
FUCO	fucoxanthine
NEO	néoxanthine
VIOL	violaxanthine
DDX	diadinoxanthine + diatoxanthine
ALLO	alloxanthine
LUT	lutéine
ZEA	zéaxanthine
ECHIN	échinénone
BECAR	a-carotène
Chb	Chlorophylle b
Cha	Chlorophylle a

***Fig.15** : Exemple de matrice utilisée par le programme CHEMTAX pour le calcul des biomasses des classes d'algues du lac Tanganyika*

3.1.3. Dosage de pigments chlorophylliens et caroténoïdes en HPLC

L'HPLC ou chromatographie liquide à haute performance est une technique permettant de séparer les différents constituants d'un mélange même complexe. Dans notre cas, elle nous a permis de doser les pigments chlorophylliens et caroténoïdes afin de connaître la composition en pigments de nos différents échantillons.

Avant l'analyse de nos échantillons, les 2 ml de solution qui avaient préalablement été conservés dans des fioles sombres ont été récupérés et refiltrés afin d'éliminer les impuretés restantes.

Le système utilisé pour réaliser cette HPLC est composé de plusieurs parties :

D'une part, il possède un « Waters multisolvent delivery system », un injecteur automatique Waters et deux détecteurs : un détecteur à barrettes de diodes Waters 996 et un fluorimètre Waters 470 (réglé pour la détection optimale des chlorophylles et de leurs dérivés).
D'autre part, la colonne de chromatographie. Dans notre cas, la colonne utilisée était de type Waters Nova-Pak C18 d'une longueur de 25 cm. Le volume injecté était de 50 µl.

La calibration de l'appareil se réalise sur base d'injections de volumes croissants de solutions standards et peut être réalisée à partir de droites de calibration comportant trois à quatre points.
Les solutions standards sont, en réalité, des pigments purifiés (chlorophylles et caroténoïdes) fournis par la firme DHI, Danemark. L'intégration est alors réalisée, à l'aide d'un logiciel nommé Millennium 2, sur des chromatogrammes à 436 nm.
Les pigments contenus dans nos échantillons peuvent alors être identifiés, d'une part par leur temps de rétention et, d'autre part, par la correspondance de leur spectre d'absorption à 436 nm.

La quantification de la biomasse des différentes classes d'algues a été réalisée à l'aide du logiciel CHEMTAX (*Fig. 15*) mis au point par Mackey *et al.* (1996). Ce logiciel utilise les pigments marqueurs des différentes classes algales pour en quantifier leur biomasse respective. Idéalement, la méthode requiert, en plus de la chlorophylle *a*, au moins un pigment marqueur pour chaque classe algale. Cette méthode permet l'utilisation de marqueurs spécifiques mais aussi de marqueurs communs à plusieurs classes.

Il utilise en fait, à la place de simples rapports de pigments marqueurs, un algorithme qui associe une matrice des rapports de pigments attendus pour plusieurs taxa à une matrice des rapports de pigments inconnus des échantillons (Lewitus *et al.*, 2005).

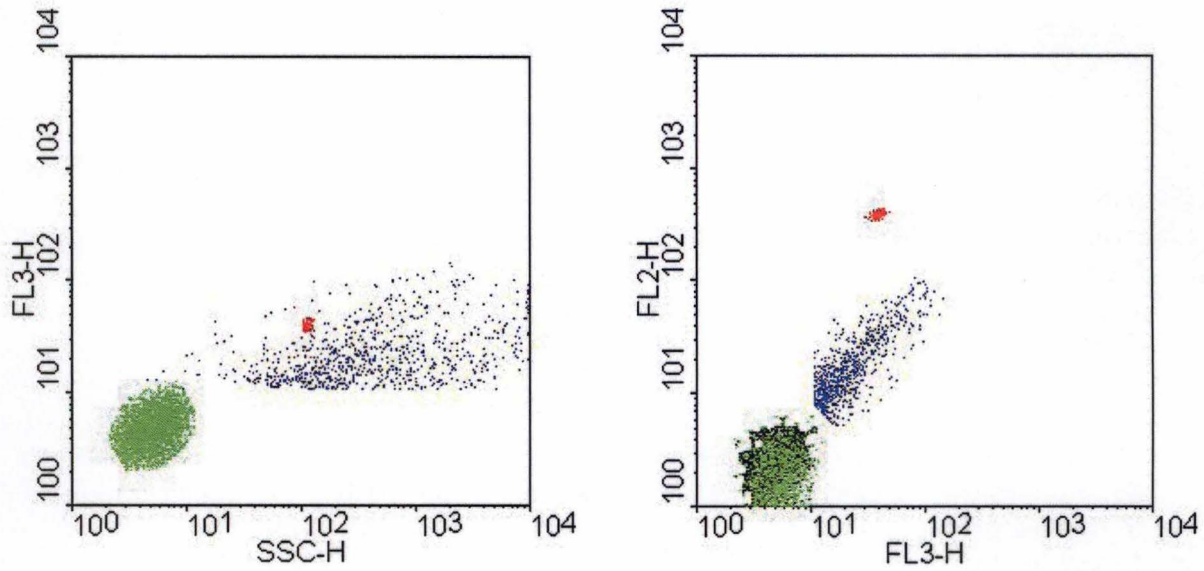


Fig. 16a et 16b *: Exemple de cytogramme de Synechococcus à une profondeur de 0m au lac Tanganyika, obtenu grâce au programme WinMDI (vert = Synechococcus ; rouge = beads ; bleu = bruit de fond)*

3.1.4. Abondance et biomasse des picocyanobactéries

L'abondance et la biomasse des picocyanobactéries ont pu être estimées à l'aide de deux méthodes différentes :

3.1.4.1. Cytométrie de flux

La cytométrie de flux est une technique permettant le comptage et le tri de cellules contenues dans un échantillon en fonction de divers paramètres tels que la taille, la forme, la densité du cytosol, la granulométrie, la fluorescence ou l'autofluorescence.

Tous les échantillons prélevés sur le terrain ont été fixés avec 0,4 ml de glutaraldéhyde froide 1 % (concentration finale) et gardés congelés à une température de -80°C.

Après avoir réalisé la calibration du nombre de billes Polysciences Inc (Warrington) par rapport au nombre de billes True Counts TM controls (Becton-Dickinson) grâce à un mélange de 10 µl de chaque type de billes dans 500 µl de Facs Flow, les échantillons ont été décongelés, 500 µl de chacun d'eux ont été prélevés et 5 µl de billes Polysciences leur ont été ajoutés.

L'un après l'autre, les échantillons ont ensuite été passés au cytomètre Facscalibur (Becton-Dickinson) possédant un laser émettant à 488 nm.

Les *Synechococcus*, détectés grâce à l'autofluorescence de leur chlorophylle et de leur phycoérythrine, ont été comptés durant 180 secondes à une vitesse élevée de ± 46 $\mu l.min^{-1}$ (HI).

Les résultats obtenus se présentent sous forme de diagrammes logarithmiques (*Fig. 16a ; 16b)* dont les axes peuvent être la fluorescence verte (FL1), la fluorescence orange (FL2), la fluorescence rouge (FL3) ou encore la granulométrie (FSC) ou la taille (SSC).
Les picocyanobactéries sont détectées sur un diagramme FL2 vs. FL3.

L'acquisition des données et leur traitement ont été réalisés grâce aux logiciels CellQuest (Becton Dickinson) et WinMDI.

3.1.4.2. Microscopie à épifluorescence

Ce microscope de type Zeiss Axioskop muni d'une lampe à mercure permet, grâce à un jeu de différents filtres colorés de types 02 (G365, FT 395, LP 420), de visualiser la fluorescence de la chlorophylle *a* (filtre vert / 500-578 nm) ainsi que de la phycoérythrine (filtre bleu / 446-500 nm). Des marqueurs ADN tels que le DAPI (Diamine-4', 6-phénylindol-2 dichlorohydrate) peuvent également être utilisés afin de pouvoir détecter les organismes dépourvus d'autofluorescence.

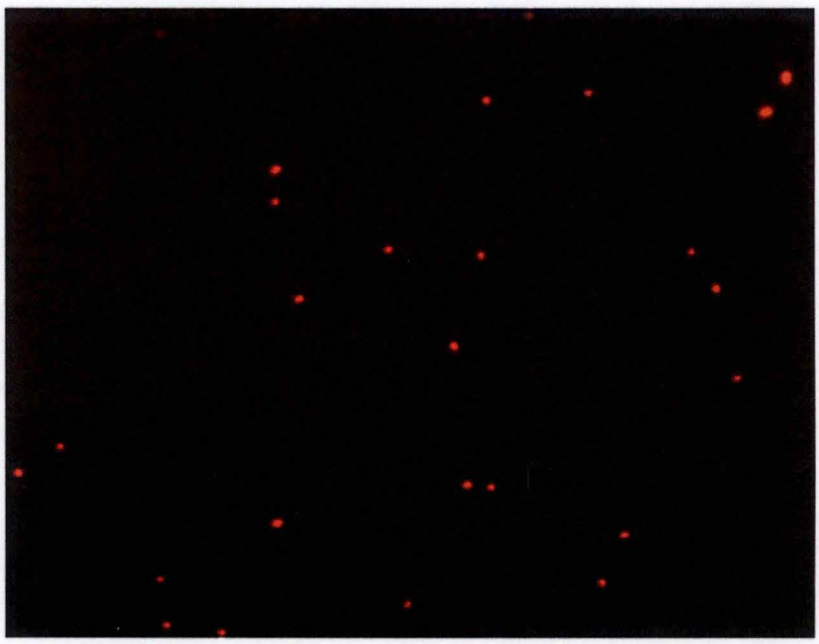


***Fig. 17** : Photo de synechococcus obtenue en microscopie à épifluorescence*

L'appareillage est doté d'une caméra directement reliée à un ordinateur possédant le programme KS 300. Ce dernier permet d'observer en temps réel l'image renvoyée par le microscope et de réaliser des photographies (*Fig. 17*) de la surface du filtre. Sur base de ces images, il est possible de réaliser des comptages et des estimations de biovolume grâce à un programme spécifique au type d'organismes qui nous intéressent. La formule utilisée pour le calcul du biovolume est celle utilisée pour calculer le volume d'une forme ellipsoïdale (prolate spheroid volume) (*Fig. 18*) :

$$PSV = \frac{\pi}{6} \times axe\ mineur^2 \times axe\ majeur$$

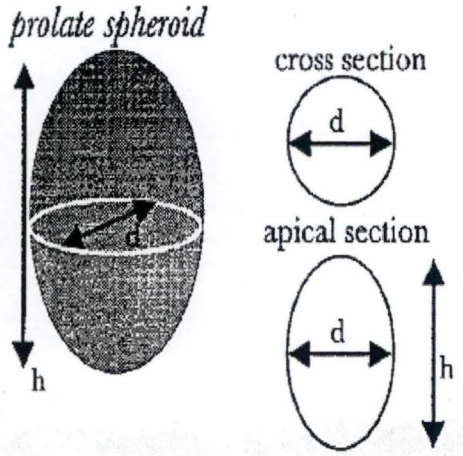


Fig. 18: *Forme ellipsoïdale considérée pour le calcul du biovolume des picocyanobactéries (Hillebrand et al., 1999)*

Les lames utilisées durant cette technique ont été réalisées sur le lieu d'échantillonnage. Tous les échantillons prélevés ont été filtrés sur filtre noir de porosité 0,2 µm. Pour les *Synechococcus*, le volume filtré était de 9 ml.

Les lames ont été conservées à une température de -20°C jusqu'à l'analyse.

Pour l'observation au microscope, la lame est déposée sous un objectif 100X pouvant être utilisé en présence d'huile à immersion.

Pour pouvoir effectuer les comptages et comparer les résultats à ceux obtenus en cytométrie de flux, il est impératif que les organismes soient disposés de façon homogène sur le filtre. En fonction de la densité des organismes observés à la surface du filtre, une série de 10 à 15 photographies a été prise.

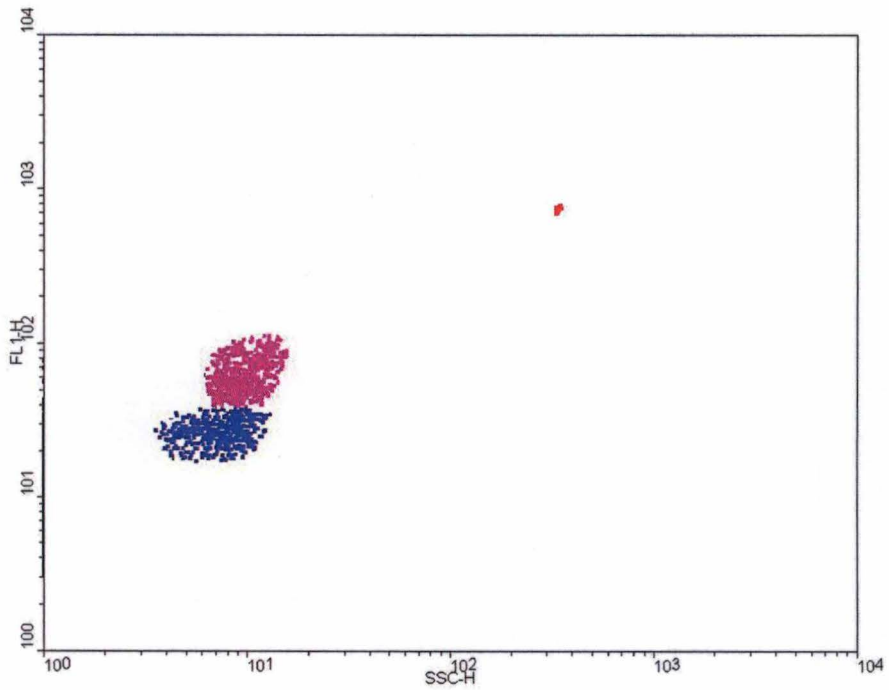


Fig. 19 *: Exemple de cytogramme de bactéries à une profondeur de 0 m au lac Tanganyika, obtenu grâce au programme WinMDI*



Fig. 20 *: Photo de bactéries obtenue en microscopie à épifluorescence*

3.2. Bactérioplancton : abondance et biomasse

Pour étudier l'abondance et la biomasse du bactérioplancton, des techniques similaires à celles utilisées pour l'étude des picocyanobactéries ont pu être utilisées.

3.2.1. Cytométrie de flux

Après fixation des échantillons par la glutaraldéhyde, calibration des billes et décongélation, la préparation des échantillons pour l'analyse du bactérioplancton se réalise de la manière suivante : 400 µl d'échantillon sont prélevés et 4µl de SYBR- green (Molecular Probes Inc.), un marqueur ADN, y sont ajoutés afin de permettre la détection des bactéries (dépourvues d'autofluorescence). Une incubation de 10 minutes est nécessaire.

La lecture au cytomètre Facscalibur (Becton-Dickinson) se réalise à une vitesse faible de 19 $\mu l.min^{-1}$ (LO).

En ce qui concerne la détection des bactéries hétérotrophes sur diagrammes logarithmiques, celles-ci sont observées sur un graphe SSC vs. FL1 (*Fig. 19*).
Elles ont été séparées en deux populations: HNA (bactéries en haut contenu en acides nucléiques) et LNA (bactéries en faible contenu en acides nucléiques) (Gasol & del Giorgio, 2000)

L'acquisition des données ainsi que leur traitement ont également été réalisés grâce aux logiciels CellQuest (Becton Dickinson) et WinMDI.

3.2.2. Microscopie à épifluorescence

La méthode utilisée est semblable à celle décrite pour les picocyanobactéries mais le volume filtré était dans ce cas de 1,8 ml.
De plus, les bactéries ont été marquées avec du DAPI ($5\mu l.mL^{-1}$, concentration finale).

Sur base des photographies (*Fig. 20*) réalisées, il est possible, tout comme pour les picocyanobactéries, d'effectuer des comptages et des estimations de biovolumes.
La formule utilisée pour le calcul de ces biovolumes est identique à celle utilisée pour les picocyanobactéries. (Hillebrand *et al.*, 1999):

3.3. Protozooplancton

3.3.1. Type et abondance

Deux types de brouteurs peuvent être considérés : les flagellés (< 5 µm ou 5-20 µm) et les ciliés (*Strombidium* < 10 µm et *Vorticella* ~30 µm).
Leur abondance a également pu être déterminée par l'observation en microscopie à épifluorescence après préfiltration sur 100 µm, fixation de 100 ml d'eau avec 100 ml de glutaraldéhyde 4 % (concentration finale 2 %) et filtration de l'échantillon sur filtre noir de porosité 0,8 µm. Le protozooplancton a, tout comme les bactéries, été marqué au DAPI.

3.3.2. Broutage

L'estimation du taux de broutage par le protozooplancton sur les bactéries hétérotrophes et les picocyanobactéries a été déterminée grâce à deux types d'expériences : la technique de l'inhibiteur sélectif (SIT) utilisant un inhibiteur d'eucaryotes et la technique d'ingestion de proies fluorescentes décrite par Sherr & Sherr (1993).

3.3.2.1. SIT (Technique de l'Inhibiteur Sélectif)

Pour cette technique, réalisée à la fois sur les mélanges épi- et métalimnétiques, nous avons prélevé dans six bouteilles, 500 ml d'eau préalablement filtrés sur 100 µm. Dans trois de ces bouteilles nous avons ajouté 100 $mg.L^{-1}$ de cycloheximide, un inhibiteur d'eucaryotes (et donc des brouteurs), tandis que les trois autres bouteilles ont servi de contrôles (triplicats).
Une fois la cycloheximide ajoutée, une heure d'incubation a été nécessaire avant de procéder aux prélèvements pour le temps 0 qui consistaient en :

- un prélèvement de 9 ml de chaque bouteille dans un flacon crachoir contenant 1 ml de glutaraldéhyde froide 10 % pour les *Synechococcus* à placer au frigo ;
- un prélèvement de 1,8 ml de chaque bouteille dans un flacon crachoir contenant 200 µl de glutaraldéhyde froide 10 % à placer au frigo.

De plus, 100 ml d'eau du mélange pélagique de l'épilimnion et 100 ml du mélange pélagique du métalimnion ont été prélevés et fixés dans 100 ml de glutaraldéhyde froide 4 % pour les analyses du protozooplancton. Ces prélèvements ont été réalisés en triplicats pour chaque mélange.

Les six bouteilles du mélange de l'épilimnion ont été placées à incuber dans l'eau du lac, lestées par un poids à une profondeur correspondant à la moyenne d'intensité lumineuse de l'épilimnion tandis que les six bouteilles du mélange du métalimnion, ne pouvant pas être placées à la profondeur souhaitée, ont été placées à incuber dans une bassine d'eau permettant le maintien à la température ambiante mais ne tenant ainsi plus compte de l'intensité lumineuse en milieu naturel.

Après 6h d'incubation, un second prélèvement (T_f) a été réalisé dans les mêmes conditions que pour les prélèvements en T_0.

Le taux de croissance brute (k) et le taux de croissance net (μ) de la proie dans les bouteilles expérimentales et les bouteilles contrôles peuvent être obtenus à partir des changements de l'abondance des proies durant le temps d'incubation. La croissance et les taux de broutage peuvent être calculés à partir des équations suivantes basées sur un modèle exponentiel de la croissance d'une population (Campbell & Carpenter, 1986 ; Weisse, 1989 ; Liu *et al.*, 1995) :

Traitement avec inhibiteur :

$$k = \left(\frac{1}{t}\right) \times \ln\left(\frac{C_t}{C_0}\right)$$

Traitement sans inhibiteur :

$$\mu = \left(\frac{1}{t}\right) \times \ln\left(\frac{C_t}{C_0}\right)$$

Broutage:

$$g = k - \mu$$

Avec C_t et C_0 = concentrations des proies à la fin et au début de l'incubation.
Avec t = le temps d'incubation

3.3.2.2. Proies fluorescentes

FLA = marquage d'une culture de *Synechococcus* au DTAF (dichlorotriazinylaminofluoresceine)

FLB = marquage d'une culture de *Brevundimnas diminuta* au DTAF

Après avoir préalablement soniqué les eppendorfs contenant les FLA et les FLB durant 3 fois 15 minutes et vérifié qu'ils ne contenaient plus d'agrégats, 130 µl, et 700 µl de leurs contenus (soit entre 5 et 10 % de la population naturelle) ont respectivement été ajoutés à 3 litres d'eau du mélange pélagique de l'épilimnion, préfiltrés sur 100 µm. Après avoir pris soin de bien agiter les cubitainers, leur contenu a été réparti, pour chaque type de proies, dans deux bouteilles transparentes à parts égales. Les premiers prélèvements correspondant au temps T_0 ont été directement réalisés. Ceux-ci consistaient en :

- pour les deux types de proies, un prélèvement de 150 ml d'échantillon dans 100 ml de glutaraldéhyde froide 4% pour l'analyse du protozooplancton en microscopie à épifluorescence ;
- un prélèvement de 9 ml pour les FLA et de 1,8 ml pour les FLB dans un flacon crachoir contenant respectivement 1 ml de glutaraldéhyde froide 10 % pour la préparation des lames destinées à la microscopie en épifluorescence.

Après 15 minutes, un nouveau prélèvement de 100 ml d'échantillon dans 100 ml de glutaraldéhyde froide 4 % a été réalisé pour l'analyse du protozooplancton.
Ces prélèvements ont été réalisés en duplicats.

Le taux d'ingestion, le taux de filtration, le taux de broutage spécifique et l'impact du broutage peuvent ensuite être calculés, respectivement, grâce aux formules suivantes :

$$I = \text{nombre de traceurs d'un type} * ind^{-1} * h^{-1}$$

$$C = I / [1 \text{ type de traceur}]$$

$$GI = G^* \text{ nombre d'individus}$$

$$G = C / [\text{Synechococcus ou bactéries}]$$

De plus, grâce aux valeurs obtenues par cette expérience, l'indice de sélection alimentaire de Chesson (1989) a pu être calculé. Cet indice, IS, se calcule pour chaque type de proie par la formule suivante:

$$S_i = (R_i / P_i) / (\sum_i^n R_i / P_i)$$

où R_i est la proportion de la proie i dans le régime du prédateur et P_i la proportion de la proie i dans le milieu naturel, n étant le nombre d'espèces de proies. Sa valeur varie de 0 à 1. Il y a préférence alimentaire (sélection positive) pour un type de proie quand $S_i > 1/n$, et évitement (sélection négative) quand $S_i < 1/n$. Lorsque $S_i = 1/n$ (ou proche), la prédation n'est pas sélective, c'est-à-dire que la proie est consommée dans la même proportion qu'elle est présente dans le milieu.

Résultats et discussion

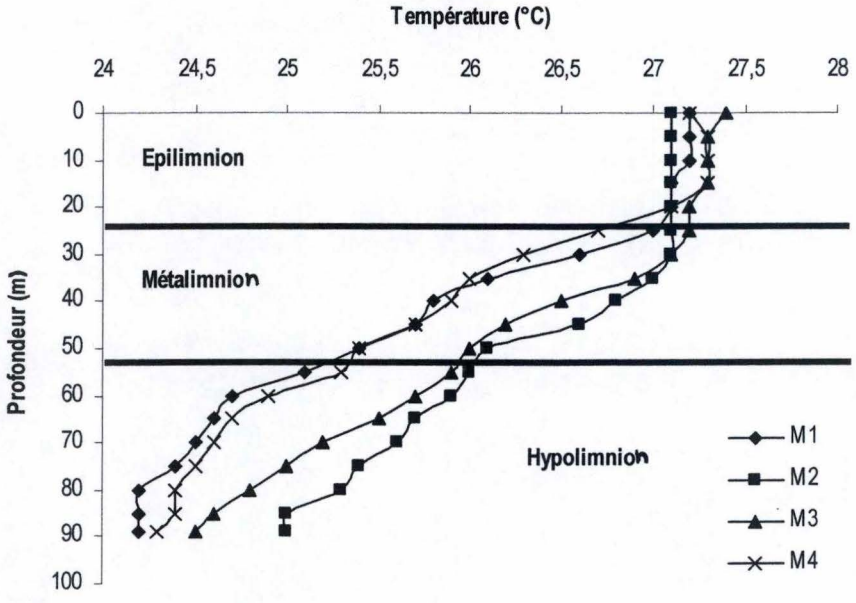


Fig.21 : Evolution de la température en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Tanganyika durant la saison des pluies 2007

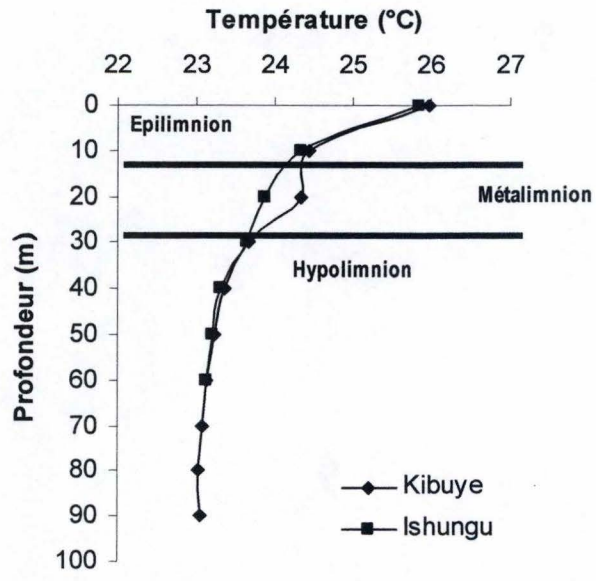


Fig.22 : Evolution de la température en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Kivu, à Ishungu et Kibuye durant la saison des pluies 2007

Résultats et discussion

1. Analyse physico-chimique

1.1. La température et la stratification

Les mesures de température réalisées à quatre reprises entre le 24 février 2007 et le 09 mars 2007 jusqu'à une profondeur de 90 mètres nous ont permis de dresser le profil de température de la colonne d'eau du lac Tanganyika. Comme nous le savons, la température varie en fonction de la profondeur et conditionne la stratification thermique des eaux du lac.

Sur la *figure 21,* il nous est possible de distinguer 3 zones. Tout d'abord, l'épilimnion, qui s'étend de la surface jusqu'à une profondeur d'environ 25 mètres, présente une température moyenne relativement constante de 27,2°C. Cette dernière valeur se situe dans la gamme de température moyenne pour les eaux de surface du lac Tanganyika fournie par Coulter (1991).
Ensuite, le métalimnion, dont fait partie la thermocline, présente une température qui diminue progressivement jusqu'à une profondeur d'environ 50 mètres ; profondeur à laquelle commence l'hypolimnion.

Lorsque nous comparons la température de la colonne d'eau du lac Tanganyika à celle du lac Kivu, il apparaît que la température moyenne des eaux de surface du lac Kivu est inférieure à celle du lac Tanganyika. En effet, des mesures réalisées dans le cadre d'un mémoire durant la saison des pluies 2006 et celles réalisées en février de cette année dans le cadre du projet CAKI, donnent des valeurs moyennes de 24,9C à Ishungu en 2006 et des valeurs de 25,8C et 25,9C à Ishungu et Kibuye en 2007.

La différence de température observée entre les eaux de surface de ces deux lacs peut simplement être expliquée par leur emplacement géographique. En effet, l'altitude et la latitude sont des facteurs importants et jouent un rôle sur la température.

Un gradient de rayonnement solaire peut être observé en fonction de la latitude. Or, l'irradiance est un paramètre relativement important au niveau limnologique. Non seulement, elle a un effet direct sur la photosynthèse mais elle est également à mettre en relation avec la température de l'eau. En effet, selon Lewis (1996) la température de l'eau décroît avec la latitude. D'après cette constatation, nous pourrions croire que la température du lac Kivu, situé plus près de l'équateur, serait plus élevée que celle du lac Tanganyika. Néanmoins, nous savons également que plus l'altitude est élevée plus les températures sont froides. Or, l'altitude à laquelle se situe le lac Kivu (1462 m) est presque deux fois supérieure à celle du lac Tanganyika (773 m) ce qui pourrait ainsi expliquer la différence de température des eaux de surface de ces deux lacs.

Sur le graphique montrant les profils de températures à Kibuye et Ishungu au lac Kivu (*Fig. 22*), nous pouvons également établir la stratification de la colonne d'eau. L'épilimnion allant de 0 à environ 15 mètres de profondeur suivi du métalimnion jusqu'à une profondeur d'une trentaine de mètres. En-dessous de cette couche se trouve l'hypolimnion.

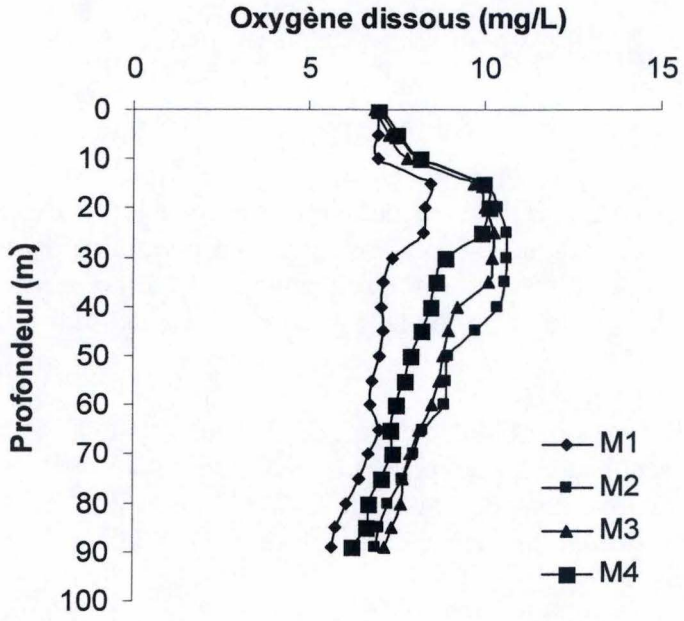


Fig. 23 : Evolution de la concentration en oxygène dissous en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Tanganyika durant la saison des pluies 2007

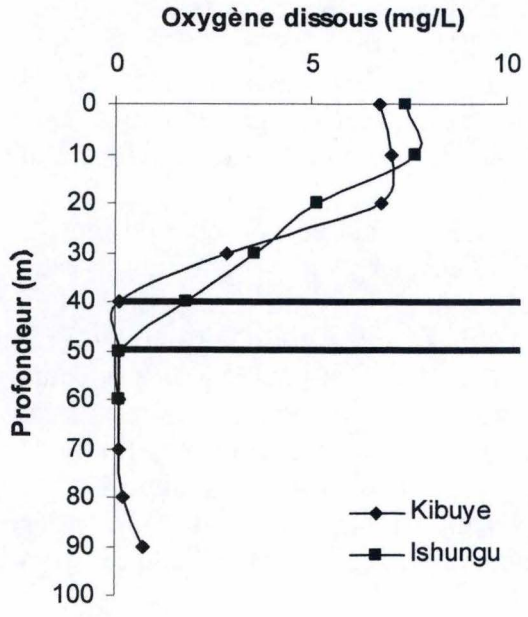


Fig. 24 : Evolution des concentrations en oxygène dissous en fonction de la profondeur au lac Kivu, à Ishungu et Kibuye durant la saison des pluies 2007

1.2. L'oxygène dissous

Nous savons que les eaux superficielles du lac Tanganyika sont généralement saturées en oxygène dissous. Ces concentrations importantes proviennent, d'une part, du processus photosynthétique et, d'autre part, des échanges gazeux avec l'atmosphère.

Sur les profils de concentration en oxygène dissous réalisés pour le lac Tanganyika, nous pouvons observer une concentration moyenne des eaux de surface égale à 6,96 $mg.L^{-1}$.

Nous pouvons remarquer sur la *figure 23* que la concentration augmente progressivement jusqu'à atteindre un pic aux environs de 20 m de profondeur. Les concentrations maximales en oxygène dissous ne sont généralement pas atteintes au niveau des eaux de surface. Ce pic, correspondant à une valeur moyenne de 9,75 $mg.L^{-1}$, est à mettre en relation avec les activités biologiques et la présence plus importante de phytoplancton à cette profondeur.

En effet, une tendance du phytoplancton à se concentrer aux alentours de 20 m de profondeur peut être observée : cette distribution verticale est possible du fait de l'augmentation de densité au niveau de la thermocline, en l'absence d'une turbulence verticale importante. Elle permet notamment à une partie des algues d'éviter le phénomène de photoinhibition de leur photosynthèse.

De plus, si l'on examine plus particulièrement chaque profil, nous pouvons remarquer une plus grande différence entre la sortie du 24 février 2007 (M1) et les trois autres. En effet, les concentrations en oxygène dissous en fonction de la profondeur sont, pour cette sortie, généralement plus faibles que pour les autres jours.
Cette diminution pourrait être due au fait que le temps était plus couvert et nuageux. Ce type de climat apporte moins de lumière et l'oxygène dissous provenant du processus photosynthétique diminue.

Au lac Kivu en 2006 (Homblette, 2006), la concentration moyenne en oxygène dissous dans les dix premiers mètres était de 7,2 $mg.L^{-1}$, tandis que les valeurs obtenues pour Ishungu et Kibuye en 2007 étaient de 7,44 et 6,77 $mg.L^{-1}$ (Résultats obtenus durant la saison des pluies dans le cadre du projet CAKI).

Sur les profils de l'oxygène dissous en fonction de la profondeur pour Ishungu et Kibuye (*Fig. 24*), nous pouvons nettement distinguer l'oxycline qui se situe respectivement à 50 et 40 mètres de profondeur.
Etant donné que le lac Tanganyika est beaucoup plus profond que le lac Kivu et que son oxycline se situe à 150 mètres de profondeur, il ne nous est pas possible de la distinguer sur le profil réalisé pour ce lac.

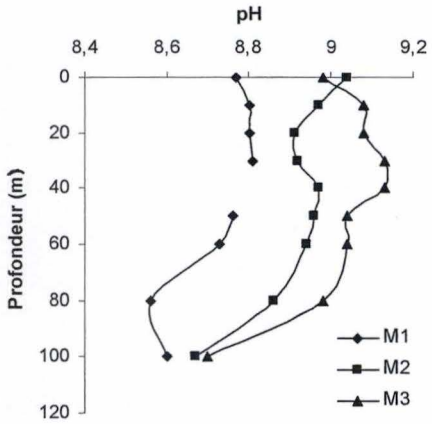


Fig. 25 : Evolution du pH en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Tanganyika durant la saison des pluies 2007

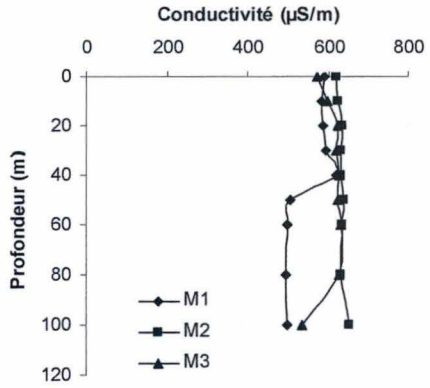
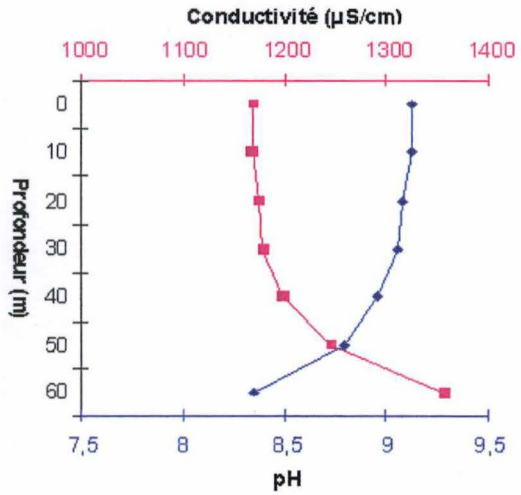
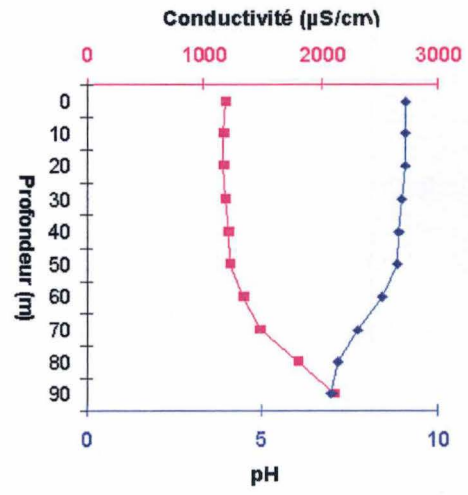


Fig. 26 : Evolution de la conductivité en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Tanganyika durant la saison des pluies 2007



Ishungu



Kibuye

***Fig. 27** : Evolution de la conductivité et du pH en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Kivu, durant la saison des pluies 2007*

1.3. Le pH et la conductivité

Durant la période d'échantillonnage (février-mars 2007), les mesures réalisées à Mpulungu montrent un pH moyen alcalin de 8,9. Sur le graphique reprenant les valeurs de pH pour les trois sorties (*Fig. 25*), une diminution en fonction de la profondeur peut néanmoins être observée.
Cette diminution pourrait être expliquée par l'augmentation de la concentration en CO_2 due à la minéralisation de la matière organique par les bactéries hétérotrophes. La valeur correspondant à la profondeur de 40 m pour la sortie M1 a été ôtée des résultats car elle présentait une valeur aberrante. Cette aberration peut simplement être expliquée par une erreur de mesure.

En ce qui concerne la conductivité, nous remarquons qu'elle reste relativement constante dans les 100 premiers mètres (*Fig. 26*) avec des valeurs comprises entre 626,7 $\mu S.cm^{-1}$ et 562,3 $\mu S.cm^{-1}$.
Nous pouvons remarquer que nous obtenons des valeurs de conductivité plus faibles que celles mesurées par Plisnier *et al.* en 1996. Cette différence peut être expliquée par les conditions météorologiques. En effet, de fortes pluies ayant eu lieu avant les jours d'échantillonnage, les ions ont été dilués dans la colonne d'eau faisant ainsi baisser les valeurs de conductivité.

Au lac Kivu, en 2007, le pH en surface était de 9,1 aussi bien à Kibuye qu'à Ishungu et atteignait une valeur de 6,9 à Kibuye à 90 m.
En 2006, le pH était un peu plus élevé, avec une valeur de pH moyen de 9,4 pour les eaux de surface (Homblette, 2006). Néanmoins, le pH a diminué de façon importante avec la profondeur pour atteindre des valeurs de pH de 7,3 à 100 m de profondeur.

Les valeurs de conductivité, quant à elles, sont nettement supérieures à celle du lac Tanganyika. En effet, nous observons en surface des valeurs de 1169 $\mu S.cm^{-1}$ pour Ishungu et de 1175,9 $\mu S.cm^{-1}$ pour Kibuye durant la saison des pluies 2007. De plus, si l'on rassemble sur le même graphique la conductivité et le pH pour le lac Kivu (Ishungu et Kibuye, *Fig. 27*), nous pouvons remarquer que ces derniers présentent des profils opposés. Alors que la conductivité reste stable en surface et augmente avec la profondeur, le pH est stable en surface mais il diminue avec la profondeur. L'accroissement de conductivité observée aux alentours de 60 mètres serait dû à l'augmentation des différents ions majeurs tandis que la diminution de pH serait due à la concentration élevée en dioxyde de carbone provenant des sources géothermiques et à la dégradation des matières organiques par les bactéries.

Lorsque l'on compare les valeurs de conductivité pour les deux lacs, nous observons une différence importante entre les valeurs de conductivité du lac Tanganyika et celles du lac Kivu. Cette différence peut être expliquée par la minéralisation plus importante dans le lac Kivu que dans le lac Tanganyika (*Tab. 2*).

Locality	Ca	Mg	K	Na	Cl	SO_4	ΣCO_2
			(mg/l)				(m mole/kg)
Tanganyika (St. 3; surface)	8.2	41.5	34.2	66.3	21	3.4	5.64
Tanganyika (St. 3; 460 m)	5.5	42.0	33.4	68.8	21	3.4	5.98
Tanganyika (St. 3; 1460 m)	5.2	41.0	32.8	66.3	23	2.5	6.38
Kivu (St. 4; Surface)	4.8	87	97.4	121.6	55	23.8	12.5
Kivu (St. 4; 100 m)	64.0	147	145.4	192.0	int.*	25.0	29.3
Kivu (St. 4; 200 m)	83.1	182	178.8	244.6	int.	166.4	42.0
Kivu (St. 4; 350 m)	110.9	394	315.2	465.2	int.	214.0	133.0
Kivu (St. 4; 440 m)	112.6	417	338.0	487.4	int.	220.0	121.0
Kakondo (Hot Spring)	82.2	53	56.6	179.6	80	16.8	29.7
Kaukula (Hot Spring)	85.5	60	67.4	226.0	63	29.0	21.9
Lwiro Creek	6.7	4.5	3.0	12.0	28	trace	1.71
Kabindi Creek	2.7	1.7	3.0	14.4	4	trace	1.69

***Tab. 2** : Composition ionique et concentration en nutriments dans différents lacs (Degens et al., 1973)*

1.4. La transparence de l'eau, la zone euphotique et la zone de mélange

La transparence de l'eau et par conséquent la profondeur euphotique sont des paramètres qui jouent un rôle important dans la croissance algale. En effet, cette dernière est largement dépendante de l'intensité lumineuse dans la colonne d'eau.
La profondeur de la zone euphotique du lac Tanganyika a été calculée à quatre reprises grâce à deux méthodes différentes : le disque de Secchi et le quantamètre submersible Li-Cor.

Durant notre étude, la profondeur moyenne de cette zone au lac Tanganyika, mesurée au disque de Secchi, était de 36,4 m tandis qu'elle était de 16,6 m au lac Kivu en 2006 (valeurs de 2007 non disponibles).
La valeur moyenne donnée par le Li-Cor pour le lac Tanganyika était, quant à elle, de 42,0 m.

Nous remarquons qu'une différence relativement importante peut être observée entre les valeurs obtenues par ces deux techniques. Les valeurs mesurées grâce au disque de Secchi sont généralement moins précises. En effet, cette technique dépend fortement de l'expérimentateur, de la position par rapport au soleil, des conditions météorologiques et du mouvement du bateau. Néanmoins, la cause la plus importante de cette différence significative réside dans la grande abondance de chlorophytes observée à 10 mètres (*Fig. 37*).

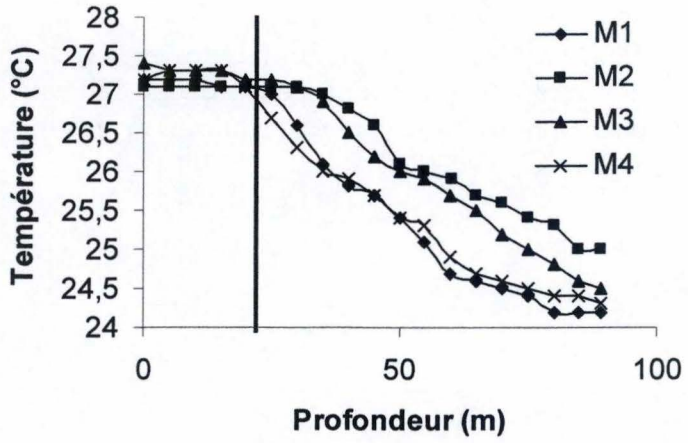


Fig. 28 : Détermination graphique de la profondeur de la zone de mélange à partir des profils de température du lac Tanganyika

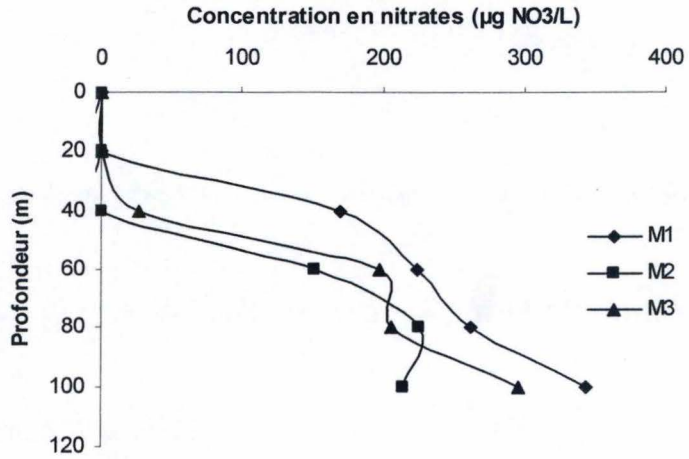


Fig. 29 : Evolution des concentrations en nitrates en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Tanganyika durant la saison des pluies 2007

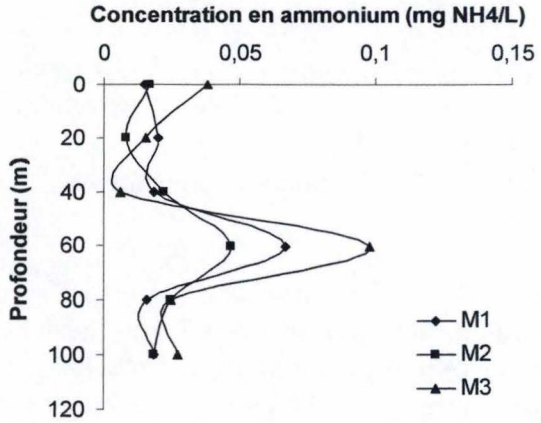


Fig. 30 : Evolution de la concentration en ammonium en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Tanganyika durant la saison des pluies 2007

En effet, alors que le quantamètre submersible de type Li-Cor permet de connaître la différence d'intensité existant entre une profondeur précise et la surface, le disque de Secchi tient compte de la transparence entre la surface et sa profondeur de disparition.
Durant notre étude, le disque de Secchi disparaissait à une profondeur moyenne de 13 mètres, soit juste en dessous du bloom de chlorophytes qui le faisait disparaître (*Fig. 37*).

Nous pouvons donc dire que cette différence observée entre la profondeur de la zone euphotique calculée avec le disque de Secchi et avec le Li-Cor témoigne de l'hétérogénéité de la transparence dans la colonne d'eau.

La profondeur de la zone de mélange peut également être un paramètre intéressant à déterminer. En effet, combiné à la profondeur de la zone euphotique, il permet de connaître la valeur du rapport Zm : Zeu. Ce rapport est indicatif des conditions moyennes de lumière auxquelles le phytoplancton est soumis ; des variations importantes, telles que celles qui surviennent lors des mélanges profonds de la saison sèche, peuvent entraîner une modification de la composition algale.

La détermination graphique de la profondeur de la zone de mélange nous permet d'estimer la profondeur moyenne de cette zone à 24 m pour le lac Tanganyika (*Fig. 28*) durant notre étude.

Le rapport Zm : Zeu au lac Tanganyika lors de notre période d'échantillonnage (Février-Mars 2007) était de 0,57. Dans ces conditions, le phytoplancton se trouve sans cesse exposé à la lumière.

Au lac Kivu, ce rapport est généralement plus élevé qu'au Tanganyika. Cette différence indique que l'éclairement moyen dans la zone de mélange est environ deux fois plus faible dans le lac Kivu que dans le lac Tanganyika (Sarmento *et al.*, 2006).

1.5. Les nutriments

1.5.1. *Nitrites, nitrates et ammonium*

Sur la *figure 29*, nous pouvons constater qu'au lac Tanganyika les concentrations en azote sous forme de nitrates augmentent avec la profondeur. Les nitrites, quant à eux, sont retrouvés en concentration très faible et sont situés à la limite du seuil de détection.

En ce qui concerne l'ammonium, la concentration en µg de $NH_4^+.L^{-1}$ a tendance à diminuer dans les 40 premiers mètres de la colonne d'eau de ce lac avant d'augmenter et d'atteindre un pic aux alentours de 60 m de profondeur (*Fig. 30*).
La diminution de ce nutriment entre 0 et 40 m pourrait être expliquée par son assimilation par le phytoplancton, principalement situé à ce niveau de la colonne d'eau. Les valeurs plus élevées à 60 m ont, quant à elles, été expliquées par Coulter (1991) comme étant la régénération des particules ayant sédimenté à partir de l'épilimnion.

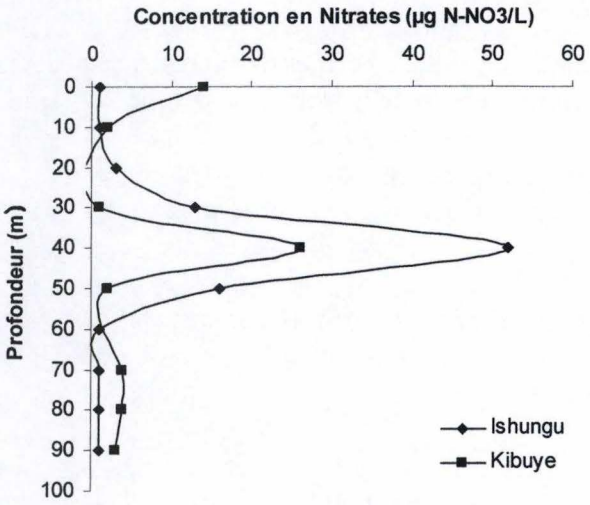


Fig. 31 :Evolution des concentrations en nitrates en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Kivu, à Ishungu et kibuye durant la saison des pluies 2007

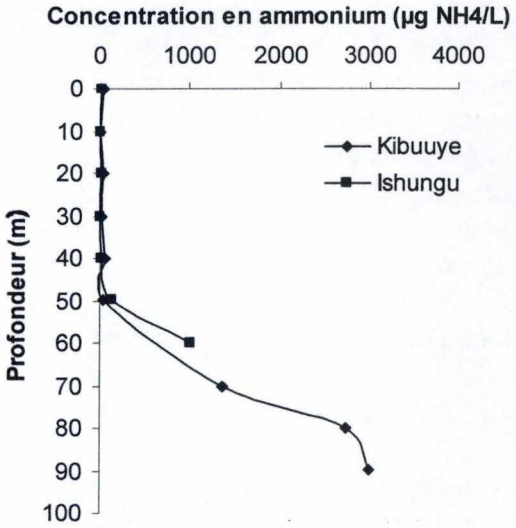


Fig. 32 : Evolution de la concentration en ammonium en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Kivu, à Ishungu et Kibuye durant la saison des pluies 2007

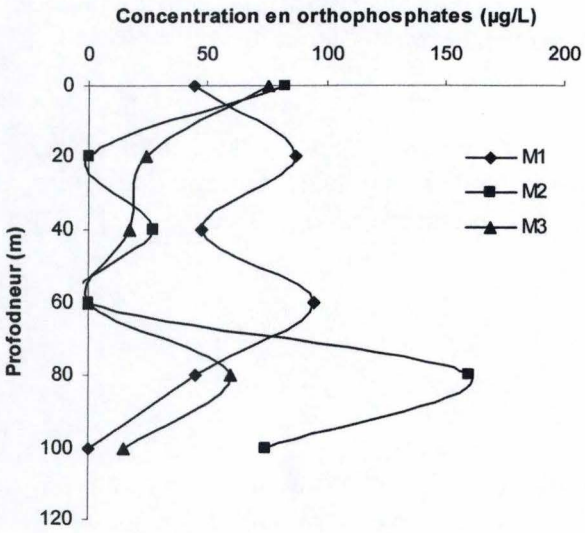


Fig.33 : Evolution de la concentration en orthophosphates en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Tanganyika durant la saison des pluies 2007

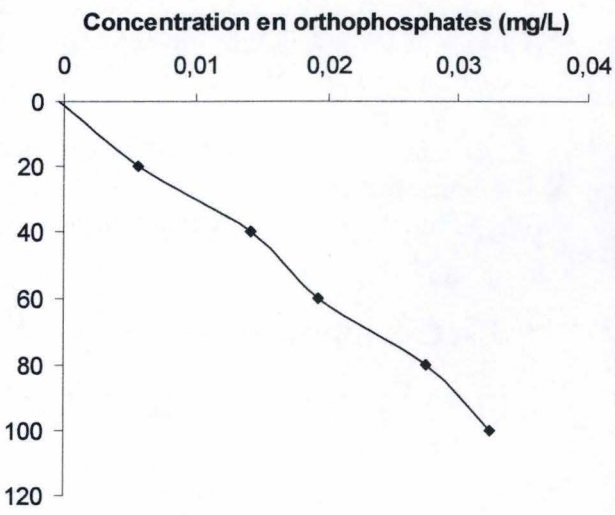


Fig.34: Evolution de la concentration en orthophosphates en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Tanganyika durant la saison des pluies 2005 (unpublished data)

Au lac Kivu, les concentrations en nitrites sont également situées à la limite du seuil de détection tandis que les concentrations en nitrates observées durant la saison des pluies 2007 (*Fig. 31*) restent relativement faibles et constantes sur les 90 premiers mètres de la colonne d'eau avec des pics importants à 30 et 40 m de profondeur qui peuvent être dû à la présence de bactéries dénitrifiantes situées à la limite entre l'épilimnion et le métalimnion.

Nous pouvons aussi observer que les valeurs des concentrations en ammonium sont très faibles jusqu'à 50 m de profondeur où les concentrations augmentent fortement pour atteindre une valeur de 3007 µg NH_4^+ L^{-1} à Kibuye à 90 m de profondeur (*Fig. 32*).

1.5.2. Orthophosphates

En ce qui concerne les orthophosphates pour le lac Tanganyika (*Fig. 33*), nous remarquons que les courbes des trois sorties ne se suivent pas et s'opposent même. Le profil obtenu pour les orthophosphates ne peut donc pas être pris en compte. En effet, les valeurs obtenues par dosage ne correspondent pas du tout aux valeurs généralement observées. La courbe ne représente donc pas le profil typique des orthophosphates au lac Tanganyika.

Etant donné que cette anomalie est également retrouvée pour les concentrations en orthophosphates de l'année 2006 et que les dosages de ces deux périodes ont été réalisés simultanément, nous pensons que cette faible valeur de concentration est probablement due à une erreur de manipulation lors des dosages.

Nous pouvons néanmoins analyser le profil des orthophosphates pour l'année 2005 (*Fig. 34*) sur lequel nous pouvons bien observer l'augmentation relativement constante des concentrations en orthophosphates avec la profondeur.

Cette augmentation serait due au fait que les organismes morts qui sédimentent entraînent avec eux du phosphore qui serait relargué en profondeur lors de la dégradation de ces organismes par les bactéries hétérotrophes.

De plus, suite au caractère méromictique du lac, une grande partie de ce phosphore reste ensuite au niveau du monimolimnion. La faible partie restante pouvant diffuser vers les couches supérieures.

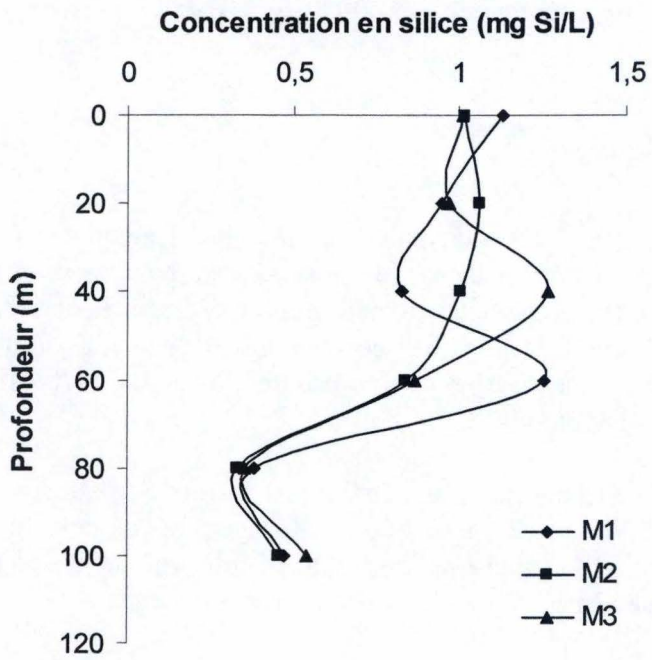


Fig. 36 : Evolution de la concentration en silice en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Tanganyika durant la saison des pluies 2007

Au lac Kivu, les concentrations en SRP (*Fig. 35*) suivent le même type de profil que les concentrations en nitrates et augmentent donc avec la profondeur à partir de 50 m.

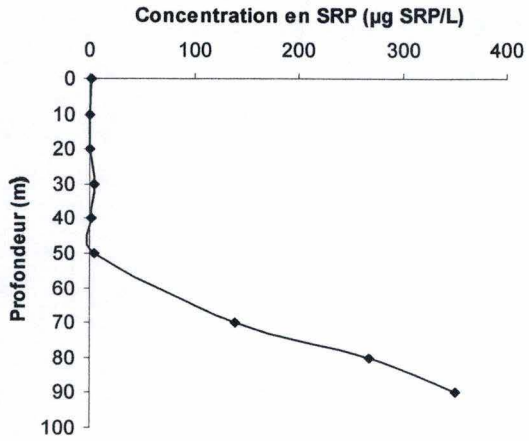


***Fig. 35** : Evolution de la concentration en SRP (soluble reactive phosphorus) en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau du lac Kivu, a Kibuye durant la saison des pluies 2007*

1.5.3. Silice

Le profil en silice de la colonne d'eau réalisée pour le lac Tanganyika (*Fig. 36*) durant nos expériences présente des concentrations qui sont relativement constantes dans les 60 premiers mètres avec une légère baisse de concentration aux alentours de 20 mètres. A partir de 60 mètres, une baisse plus importante peut être observée. Cette dernière atteignant son minimum à 80 m de profondeur avant d' augmenter légèrement jusqu'à 100 m. Ces valeurs ne représentent pas le profil typique observé.

Théoriquement, les valeurs obtenues pour la silice au lac Tanganyika présentent un profil typique dont les concentrations augmentent avec la profondeur. En effet, les concentrations observées sont généralement faibles dans l'épilimnion suite à l'assimilation de la silice par les diatomées. Dans les eaux plus profondes, les concentrations augmentent. Cette augmentation avec la profondeur est liée à la dissolution des frustules siliceux des diatomées mortes qui sédimentent (Alleman *et al.*, 2005).

En ce qui concerne la silice au lac Kivu, sa concentration est relativement élevée en toute saison. Ces valeurs plus élevées étant probablement dues à la géologie de la région, riche en activité volcanique. En 2006, la concentration en silice commençait à augmenter au-delà de la zone de mélange et la concentration s'élevait fortement dans la zone anoxique. Les concentrations mesurées le 28 février 2006 étaient comprises entre 4,2 mg $Si.L^{-1}$ et 11,9 mg $Si.L^{-1}$ (Homblette, 2006) ce qui rejoint la valeur moyenne de ces dernières années obtenues par Sarmento *et al.* (2006) qui était de 6,0 mg $Si.L^{-1}$

1.6. Composition élémentaire du seston

Le rapport C:N:P fait référence au Redfield ratio (C:N:P = 106:16:1 en atomes), qui correspond à la composition élémentaire du phytoplancton océanique, non carencé en nutriments et dont la croissance n'est donc pas limitée par ceux-ci.

Selon Guildford *et al.* (2003), si le rapport C:N est inférieur à 8,3 il n'existe pas de déficience en azote, par contre, une déficience importante apparaît à partir d'une valeur supérieure à 14,6.
Pour le rapport C:P, une valeur inférieure à 129 indique qu'il n'existe pas de limitation par le phosphore tandis qu'une valeur supérieure à 258 indique une limitation importante par ce nutriment (*Tab. 3*).

Indicator	Nutrient	No Deficiency	Moderate Deficiency	Extreme Deficiency	Deficient
C:N[a]	N	< 8.3	8.3–14.6	> 14.6	
C:P[a]	P	< 129	129–258	> 258	
N:P[a]	P	< 22			> 22
C:Chl[b]	N or P	< 4.2	4.2–8.3	> 8.3	
N debt[c]	N	< 0.15			> 0. 15
P debt[d]	P	< 0.075			> 0.075

[a] atomic ratio
[b] μmol C/μg chl
[c] μmol N/μg chl
[d] μmol P/μg chl

***Tab. 3** : Valeurs indicatives de la présence, de l'absence ou du degré de déficience en nutriments (Guildford et al.,2003)*

Lors de notre étude nous avons obtenu un rapport moyen C:N de 8,40 et un rapport moyen C:P de 144,23.
Ces valeurs montrent une légère limitation en azote pour les algues ainsi qu'une limitation modérée, mais néanmoins plus importante, en phosphore. Nos observations sont donc similaires à celles de Stenuite *et al.* (2007).

2. *Le phytoplancton*

2.1. Composition algale

Grâce à la technique de l'HPLC (chromatographie liquide à haute performance) qui permet la quantification des pigments chlorophylliens et caroténoïdes, nous avons pu déterminer les différentes classes d'algues présentes dans la colonne d'eau ainsi que leur contribution à la chlorophylle *a* totale.
En effet, les différents types de pigments ainsi que leur importance dans les échantillons de la colonne d'eau peuvent servir de marqueurs des différentes classes d'algues présentes.

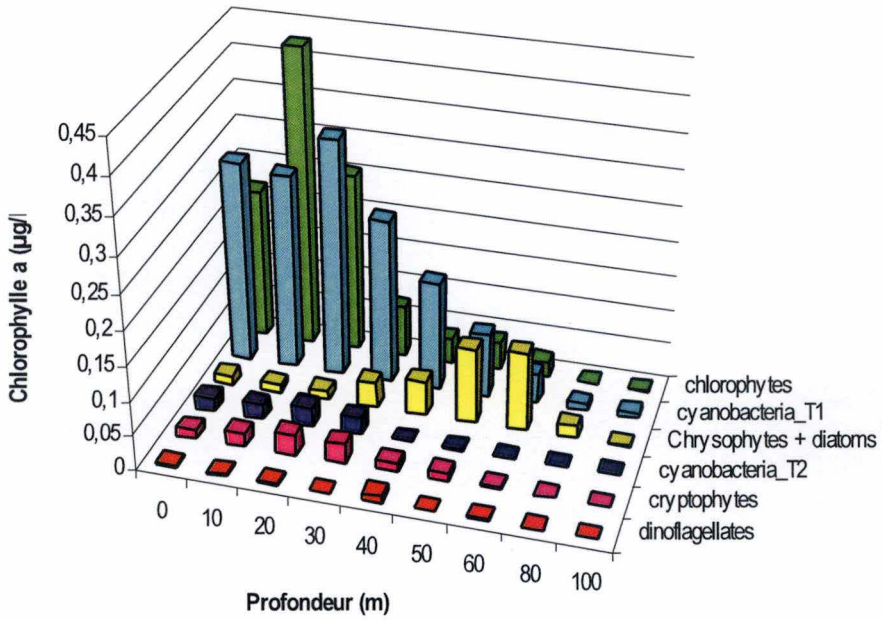


Fig. 37 : Composition algale dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau du lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

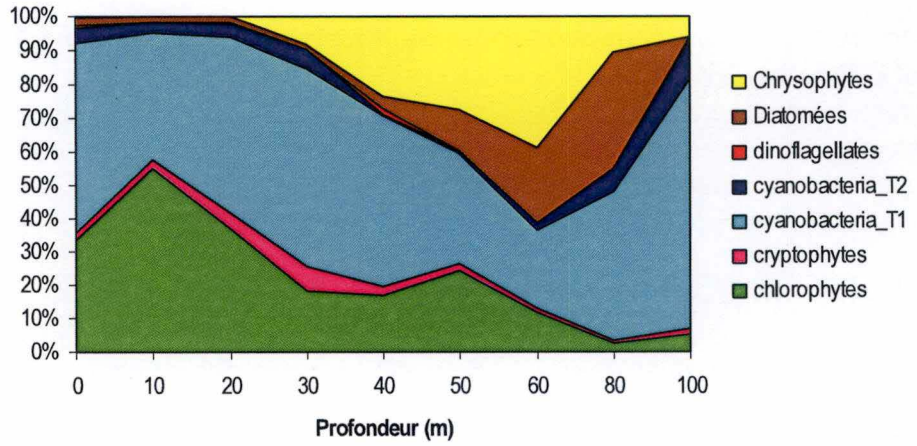


Fig. 38 : Abondance relative des différentes classes d'algues dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau du lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

Sur la *figure 37* qui reprend les différentes classes d'algues présentes dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau du lac Tanganyika, nous pouvons observer que ce sont les Chlorophytes et les cyanobactéries « T1 » qui sont dominantes dans les 30 à 40 premiers mètres.

A ces mêmes profondeurs, nous pouvons également observer la présence moins importante de Cryptophytes, de cyanobactéries « T2 » et de diatomées.

Aux alentours de 50 à 60 mètres, nous observons une nette diminution de la présence de Chlorophytes et de cyanobactéries « T1 » et l'augmentation de Chrysophytes et de diatomées principalement.

Lors de notre étude, en saison des pluies, l'abondance relative des différentes classes d'algues (*Fig. 38*) montre une forte dominance de deux groupes : les cyanobactéries « T1 » et les chlorophytes.
Cette observation est en accord avec les résultats de Hecky & Kling (1987) : la saison des pluies, où une stratification stable de la colonne d'eau est observée, est caractérisée par la dominance des chlorophytes et des cyanophytes. De plus, cela a également été confirmé par Descy *et al.* (2005) lors des études qui se sont déroulées au lac Tanganyika en 2002 et 2003.

En effet, nous observons que les cyanobactéries « T1 » peuvent représenter jusqu'à plus de 50 % de la biomasse en chlorophylle *a* totale dans les 40 premiers mètres et peuvent même aller jusqu'à 75 % à 100 mètres de profondeur. En période de stratification, les picocyanobactéries doivent leur succès à des conditions de fortes intensités lumineuses et de concentrations faibles en nutriments. En effet, ces cyanobactéries ayant une petite taille et donc un grand rapport surface : volume, ce type de conditions semble les favoriser par rapport aux autres groupes algaux.

Les chlorophytes, quant à elles, représentent 32 % de cette biomasse dans les 40 premiers mètres également.

A partir de 60 mètres, là où les cyanobactéries « T1 » diminuent fortement, nous observons que les diatomées et les Chrysophytes représentent, à elles deux, 61 % de la chlorophylle *a* totale.

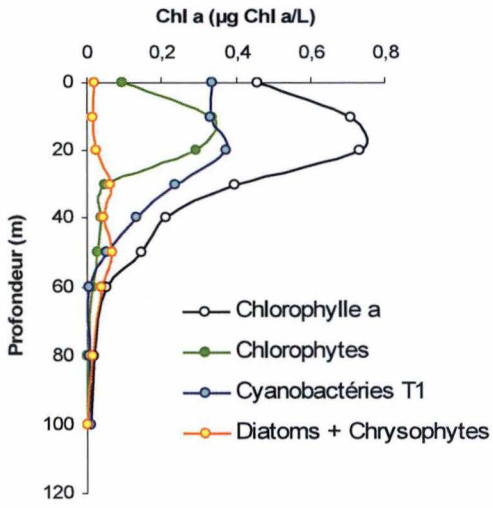


Fig. 39 *: Distribution verticale de la chlorophylle a au lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007 (07/03/07)*

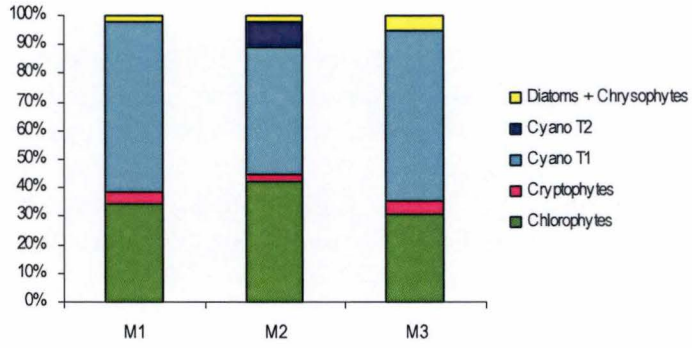


Fig. 40a *: Abondance relative des différentes classes d'algues dans la totalité du mélange épilimnétique.*

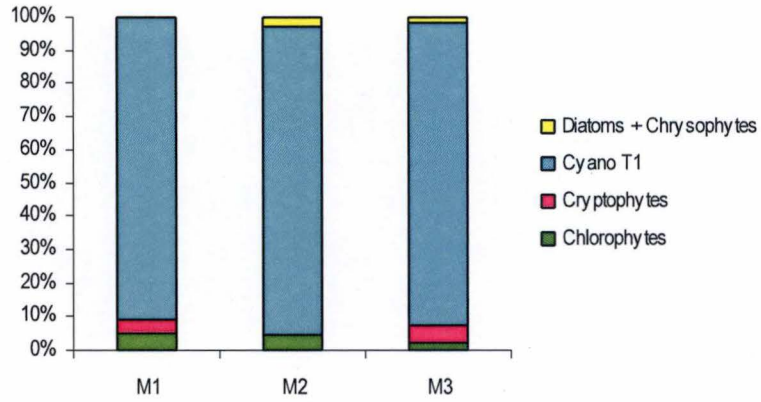


Fig.40b *: Abondance relative des différentes classes d'algues dans la fraction de taille inférieure à 2µm, pour le mélange épilimnétique*

2.2. Biomasse totale

L'utilisation de la technique HPLC nous a également permis de connaître les valeurs de chlorophylle *a* totale (µg Chl *a* L^{-1}). En effet, la biomasse phytoplanctonique est évaluée sur base de la concentration en chlorophylle *a* active.

La *figure 39* représente, à titre d'exemple, la distribution verticale de la chlorophylle *a* pour la sortie du 7 mars 2007. Nous pouvons remarquer que la tendance générale observée est une diminution en fonction de la profondeur. De plus, nous observons que les concentrations les plus élevées ne sont pas situées à la surface mais bien aux alentours de 10 à 20 m de profondeur, là où le phytoplancton est le plus abondant.

Nous avons calculé qu'environ 85 % de la biomasse totale est située dans les 40 premiers mètres de la colonne d'eau. Les 15 % restant, mesurés aux plus grandes profondeurs étant probablement dus à la présence d'algues sédimentant et dont la chlorophylle *a* n'a pas encore été complètement dégradée.

Durant notre étude, les valeurs moyennes de biomasse totale sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau étaient comprises entre 0,01 µg chl *a*.L^{-1} à 100 m et 0,76 µg chl *a*.L^{-1} à 10 m.

La présence d'un pic dans les valeurs de concentration en chlorophylle *a* totale au niveau de 10 à 20 mètres peut être mis en relation avec la présence plus importante de phytoplancton à cet endroit.

La diminution de la biomasse algale et de l'oxygène dissous en fonction de la profondeur peut, dès lors, être expliquée par la diminution de l'apport d'énergie lumineuse en eaux profondes qui entraîne une diminution du nombre d'organismes photosynthétiques et donc une diminution de la concentration en oxygène dissous apporté par cette photosynthèse et par la dégradation de la matière organique par les bactéries hétérotrophes.

2.3. Biomasse fractionnée et importance des picocyanobactéries

Durant notre étude, un fractionnement de la biomasse a été réalisé afin de pouvoir évaluer l'importance de la fraction du phytoplancton inférieure à 2 µm ainsi que la composition algale de cette classe de taille (*Fig. 40a et 40b*).

Sur ces graphiques nous pouvons constater que les cyanobactéries de types « T1 » prennent une place très importante par rapport à la biomasse totale. De plus, nous pouvons constater qu'elles occupent la majeure partie de la biomasse inférieure à 2 µm.
En effet, ces cyanobactéries « T1 » représentent à elles seules plus de 91,6 % de la biomasse inférieure à cette taille.

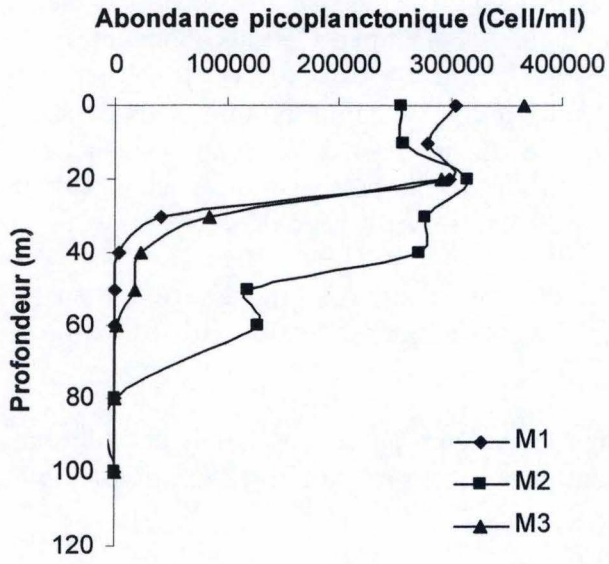


Fig. 41 : Abondance des picocyanobactéries en fonction de la profondeur obtenu en cytométrie de flux pour le lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

L'important succès de ces cyanobactéries, par rapport au phytoplancton de plus grande taille, durant la saison des pluies au lac Tanganyika peut être expliqué par la grande disponibilité en énergie lumineuse due à l'importante transparence de l'eau qui définit, dès lors, une zone euphotique profonde. De plus, les faibles concentrations en nutriments favorisent ce groupe.

En effet, placé dans des conditions relativement oligotrophes comme celles observées au lac Tanganyika, le picoplancton possède une plus grande affinité envers les nutriments que le plancton de taille supérieure. Cet avantage permet aux picocyanobactéries de maintenir des taux élevés d'incorporation de nutriments même lorsque ceux-ci se trouvent en faible concentration dans le milieu.

Des études menées en milieu marin ont effectivement montré que le plancton de taille inférieure à 2µm atteint généralement ses biomasses maximales dans les systèmes chauds et pauvres en nutriments (Donald *et al.*, *in* Agawin *et al.*, 2000).

2.4. Abondance, biomasse et biovolume des picocyanobactéries

Lors de notre étude, nous avons estimé l'abondance, la biomasse et le biovolume des picocyanobactéries grâce à deux techniques différentes : la microscopie à épifluorescence et la cytométrie de flux.

Sur le graphique obtenu grâce à la technique de cytométrie de flux, nous observons de manière générale une diminution de l'abondance des picocyanobactéries avec la profondeur (*Fig. 41*).

Cependant, l'abondance picoplanctonique tend, de manière générale, à augmenter aux alentours de 20 mètres de profondeur. Ce maximum correspond à nouveau à la grande présence de phytoplancton et concorde donc avec le pic de chlorophylle *a* et le pic d'oxygène dissous dont nous avons déjà parlé. La diminution de l'intensité lumineuse peut, quant à elle, expliquer la diminution d'abondance picoplanctonique en fonction de la profondeur. En effet, les cyanobactéries étant photo-autotrophes, celles-ci ont besoin d'énergie lumineuse pour effectuer la photosynthèse et se situent donc principalement au niveau de la zone euphotique, c'est-à-dire dans les 40 premiers mètres de la colonne d'eau.

En microscopie à épifluorescence, l'abondance des picocyanobactéries garde la même tendance qu'en cytométrie de flux : une diminution de l'abondance en fonction de la profondeur due à la diminution de l'intensité lumineuse. Néanmoins, cette technique fournit généralement de moins bon résultat.

Les différences observées entre les deux méthodes peuvent être expliquées par le fait qu'une plus grande part du travail est réalisée par l'expérimentateur en microscopie à épifluorescence. De plus, les résultats obtenus ne peuvent être pris en compte qu'à condition, d'une part, que les lames soient correctes au point de vue qualité et, d'autre part, qu'elles soient homogènes.

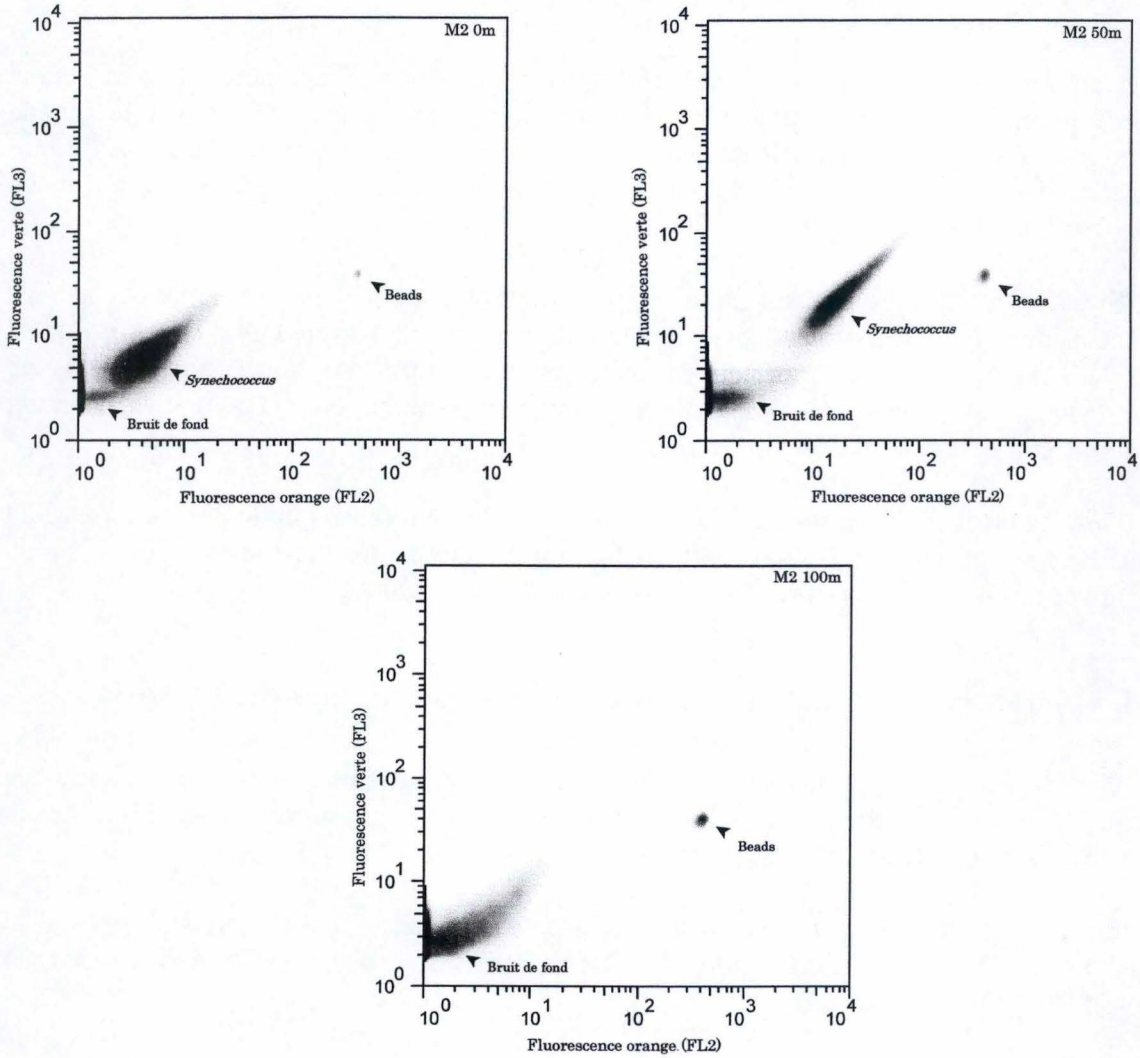


Fig. 43 : Cytogrammes obtenus pour les Synechococcus lors de la sortie M2 à 0 m, 50 m et 100 m de profondeur

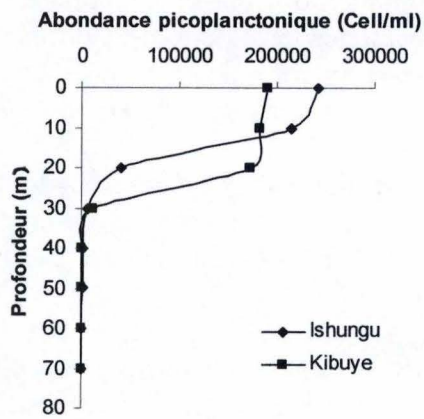


Fig. 44 : Abondance des picocyanobactéries en fonction de la profondeur, mesurée en cytométrie de flux pour le lac Kivu, à Ishungu et Kibuye durant la saison des pluies 2007

Sur base des résultats que nous avons obtenus en microscopie à épifluorescence et en cytométrie de flux, nous avons pu établir une droite de corrélation (*Fig.42*) afin de comparer les deux méthodes.

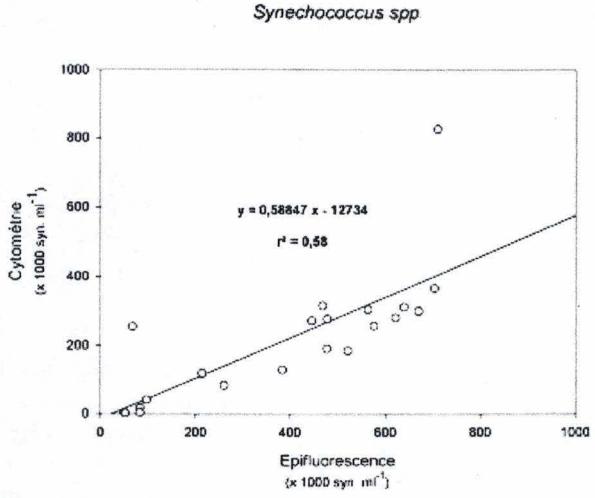


***Fig. 42** : Droite de corrélation comparant les valeurs obtenues en microscopie à épifluorescence et en cytométrie de flux*

Sur les cytogrammes obtenus, nous avons délimité les populations de *Synechococcus*.

Sur la *figure 43*, nous pouvons observer que l'abondance picoplanctonique diminue avec la profondeur pour atteindre une valeur nulle à 100 m.

En ce qui concerne le lac Kivu, l'analyse des lames en microscopie à épifluorescence nous a permis de connaître l'abondance picoplanctonique uniquement pour les profondeurs de 10, 20 et 30 m. En effet, les lames observées n'étaient pas toutes utilisables. Celles-ci étaient non homogènes ou présentaient, pour la plupart, des bulles d'air. Ces bulles, pouvant être due à une trop faible quantité d'huile placée sur le filtre, ne nous permettaient pas d'observer les *Synechoccocus*.

Néanmoins, l'analyse des profils pour le lac Kivu en cytométrie de flux a également été réalisée *(Fig. 44)*.

Nous pouvons observer sur le profil obtenu pour le lac Kivu que l'abondance des picocyanobactéries diminue rapidement avec la profondeur. En surface, l'abondance atteignait des valeurs de $2{,}41.10^5$ cellules ml^{-1} à Ishungu et de $1{,}9.10^5$ cellules ml^{-1} à Kibuye puis diminuait jusqu'à atteindre une valeur nulle à 60 et 40 m de profondeur respectivement. L'abondance picoplanctonique maximale était donc, comme on peut s'y attendre, située au niveau de la zone euphotique.

En ce qui concerne la biomasse et le biovolume, ceux-ci ont été estimés grâce à la microscopie à épifluorescence uniquement.

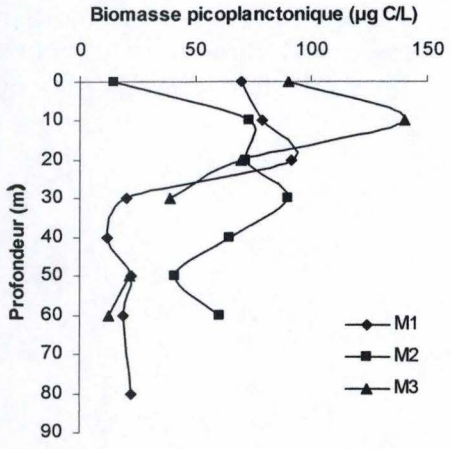


Fig. 45 : Biomasse picoplanctonqiue obtenue en microscopie à épifluorescence pour le lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

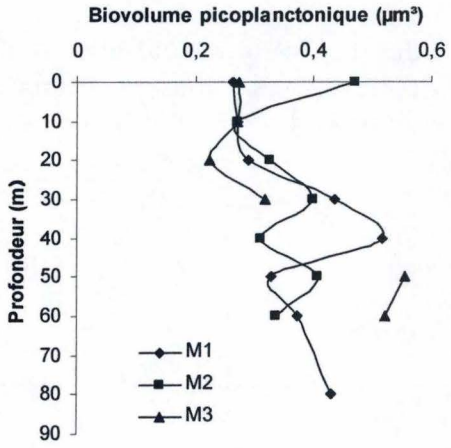


Fig. 46 : Biovolume obtenu en microscopie à épifluorescence pour le lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

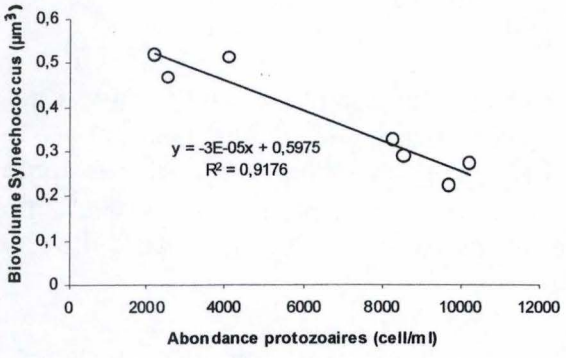


Fig. 47 : Droite de corrélation existant entre les biovolumes des cyanobactéries et l'abondance des protozoaires au lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

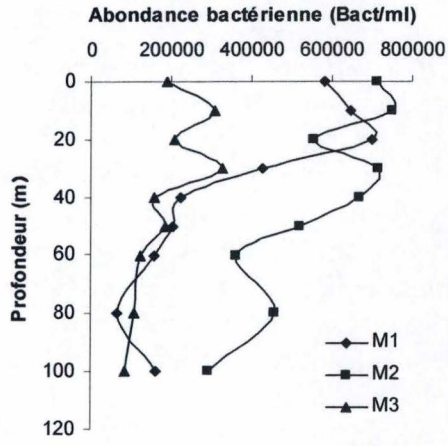


Fig. 48 : Abondance bactérienne obtenu en cytométrie de flux pour le lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

Lorsque nous observons le profil de la biomasse (*Fig. 45*), nous remarquons une tendance à diminuer avec la profondeur. Le pic observé au niveau de la biomasse picoplanctonique, exprimée en µg C L^{-1} peut à nouveau être mis en relation avec les différents pics observés pour d'autres paramètres à 10-20 mètres de profondeur (abondance picoplanctonique, chlorophylle *a*, oxygène dissous).

Le profil correspondant au biovolume des picocyanobactéries (*Fig. 46*) présente, quant à lui, une tendance plutôt opposée à celle des autres profils. En effet, une diminution du biovolume est observée aux alentours de 10-20 mètres de profondeurs. Cette diminution de taille au niveau de la zone euphotique, pourrait être expliquée, d'une part, par la faible quantité de nutriments dans l'épilimnion. En effet, comme nous l'avons vu, lorsque les concentrations en nutriments sont faibles, les cellules possédant un grand rapport surface : volume et par conséquent une petite taille, sont capables de mieux assimiler ces nutriments nécessaires à leur croissance. C'est sans doute pour cette raison que les petites algues sont sélectionnées dans ce type de milieu.

Le broutage par le protozooplancton joue peut-être aussi un rôle, via la sélection par les brouteurs des cellules de plus grande taille (Pernthaler, 2005). En effet, les protistes hétérotrophes sont abondants à cette profondeur. Selon Callieri *et al.* (2002), il existe une corrélation inverse significative entre le taux de clarification des protozoaires et la taille des picocyanobactéries. Cette corrélation pourrait indiquer qu'une faible variation de taille des picocyanobactéries serait capable d'influencer le broutage par les protozoaires. Les plus petites cellules seraient, dès lors, capables d'échapper au broutage.

Nous avons pu confirmer cette corrélation ($R^2 = 0,92$) existant entre le biovolume des *Synechococcus* et l'abondance des protozoaires au lac Tanganyika (*Fig.47*). Nous pouvons en effet, observer sur ce graphique que, plus l'abondance en protozoaires est élevée, plus le biovolume des *Synechococcus* diminue.

2.5. Abondance, biomasse et biovolume du bactérioplancton

Tout comme pour les picocyanobactéries, l'abondance, la biomasse et le biovolume du bactérioplancton ont été estimés grâce à la microscopie à épifluorescence et à la cytométrie de flux.

En cytométrie de flux, nous observons pour le lac Tanganyika que l'abondance est maximale à 10-20 mètres de profondeur puis qu'elle diminue progressivement (*Fig. 48*). Etant donné que l'abondance phytoplanctonique maximale est retrouvée aux alentours de 10 à 20 mètres de profondeurs et que les bactéries utilisent le carbone organique dissous provenant de l'excrétion phytoplanctonique pour leur métabolisme, nous pourrions émettre l'hypothèse que c'est pour cette raison que les bactéries sont situées à cette profondeur.

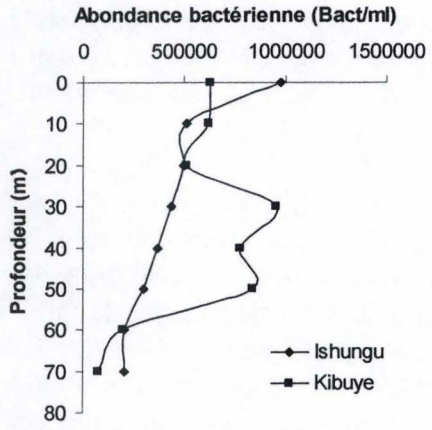


Fig. 49 : Abondance bactérienne obtenue en cytométrie de flux pour le lac Kivu durant la saison des pluies 2007

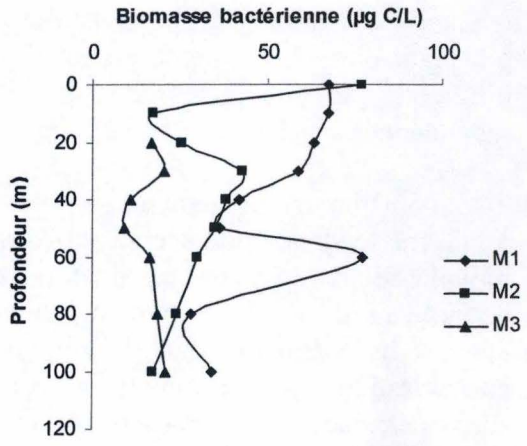


Fig. 50 : Biomasse bactérienne obtenue en microscopie à épifluorescence pour le lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

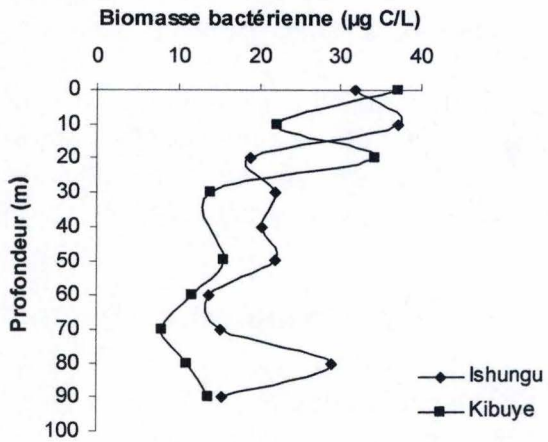


Fig. 51 : Biomasse bactérienne obtenu en microscopie à épifluorescence pour le lac Kivu durant la saison des pluies 2007

En ce qui concerne le lac Kivu, nous observons également une tendance générale de l'abondance bactérienne à diminuer avec la profondeur (*Fig. 49*). Néanmoins, nous observons que les valeurs d'abondances maximales se situent entre 30 et 50 mètres de profondeurs.
Ces pics d'abondances viennent ainsi confirmer l'explication donnée concernant le pic de nitrates observé à 40 mètres de profondeur au lac Kivu (*Fig. 31*).

De manière générale, lorsque l'on reprend les valeurs d'abondances bactériennes obtenues en microscopie à épifluorescence, celles-ci diminuaient également avec la profondeur dans les deux lacs considérés. Les valeurs obtenues par cette technique pour le lac Tanganyika dans les 100 premiers mètres de profondeur étaient comprises entre 1,07 et $3{,}38.10^{6}$ bactéries ml^{-1} (*Fig. 48*). Ces valeurs sont situées dans la même gamme que celles obtenues par Pirlot *et al.* en 2005 grâce à la même technique. En effet, ces derniers rapportaient des valeurs d'abondance bactérienne comprises entre 2,28 et $3{,}36.10^{6}$ bactéries ml^{-1}.
Les valeurs d'abondance pour le lac Kivu étaient inférieures à celles observées au lac Tanganyika. En effet, au lac Kivu, l'abondance bactérienne était située entre $4{,}66.10^{5}$ et $1{,}9.10^{6}$ bactéries ml^{-1}. De même que pour le Tanganyika, ces valeurs se rapprochent de celles obtenues en microscopie à épifluorescence durant un mémoire précédent (Toussaint, 2004) qui étaient de $1{,}1.10^{6}$ bactéries ml^{-1}.

La biomasse et les biovolumes des bactéries ont été estimés par microscopie à épifluorescence.

Lorsque l'on observe les profils des biomasses (*Fig. 50 ; 51*) en fonction de la profondeur, pour les deux lacs (*Fig. 48 ; 49*), on observe une tendance à diminuer. Les valeurs de biomasses bactériennes moyennes étaient comprises entre 23,7 et 72 $\mu g\ C\ L^{-1}$ au lac Tanganyika tandis qu'elles étaient situées entre 11,59 $\mu g\ C\ L^{-1}$ et 34,47 $\mu g\ C\ L^{-1}$ au lac Kivu.

Nos valeurs pour le lac Tanganyika peuvent être comparées à celle de Pirlot *et al.* (2006). Les valeurs obtenues en saison des pluies en 2002 à Mpulungu étaient légèrement inférieures à celles que nous avons obtenues cette année. En effet, en 2002, les valeurs de biomasses bactériennes étaient comprises entre 17,6 et 48,7 $\mu g\ C\ L^{-1}$.
Au lac Kivu en 2004, les valeurs de biomasse étaient quant à elles comprises entre 47,7 $\mu g\ C\ L^{-1}$ et 58,9 $\mu g\ C\ L^{-1}$.

En ce qui concerne les biovolumes, nous observons pour les deux lacs une augmentation du biovolume en fonction de la profondeur. Cette augmentation peut être mise en relation avec les concentrations en nutriments. En effet, dans l'épilimnion, où les concentrations en nutriments sont très faibles, les bactéries doivent maximiser leur rapport surface : volume afin d'être capables d'assimiler les nutriments nécessaires à leur croissance et sont donc de taille réduite. En profondeur, lorsque les concentrations augmentent, elles peuvent alors avoir un biovolume plus important.

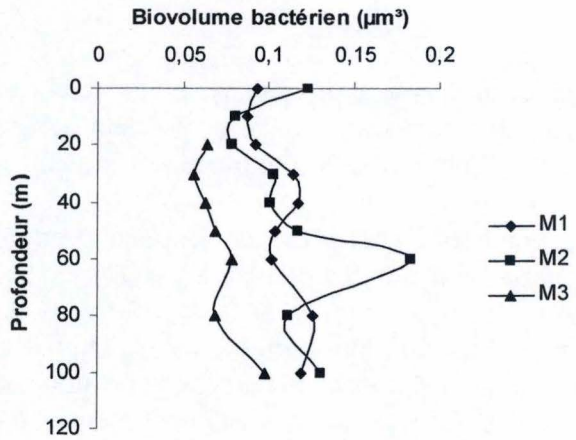


Fig. 52 : Biovolume bactérien obtenu en microscopie à épifluorescence pour le lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

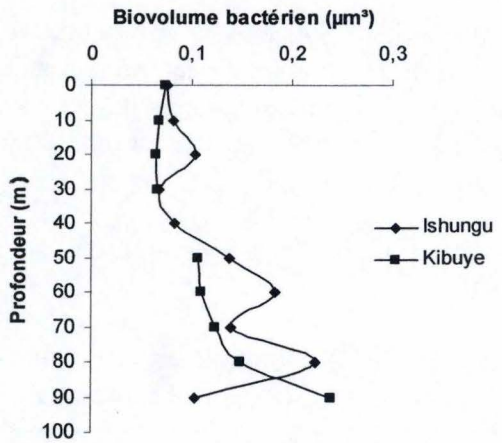


Fig. 53 : Biovolume bactérien obtenu en microscopie à épifluorescence pour le lac Kivu durant la saison des pluies 2007

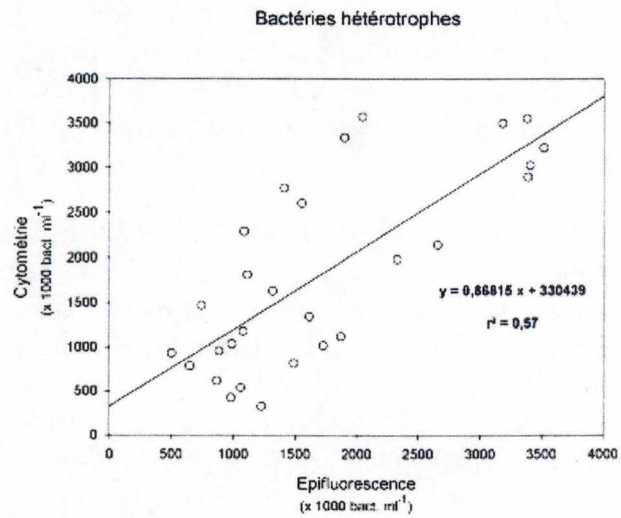


Fig. 54 : Droite de corrélation comparant les valeurs obtenues en microscopie à épifluorescence et en cytométrie de flux

Si l'on compare le biovolume des bactéries du lac Tanganyika (*Fig. 52*) et du lac Kivu (*Fig. 53*), on observe en surface que les bactéries du lac Kivu possèdent un biovolume un peu moins important que celles du Tanganyika. Ces observations concordent avec les concentrations en nutriments généralement plus élevées au lac Tanganyika qu'au lac Kivu dans les 40 premiers mètres.

Par contre, dans les 60 mètres suivants, l'inverse se produit. Nous pouvons effectivement observer que les valeurs de biovolume des bactéries du lac Kivu à partir de 50 mètres deviennent supérieures aux valeurs de biovolume des bactéries du lac Tanganyika. Ce qui, une fois de plus, concorde avec l'augmentation plus importante de la concentration en nutriments au lac Kivu à partir de 50 mètres de profondeur.

Néanmoins, cette explication liée aux nutriments n'est très probablement pas la seule explication possible en ce qui concerne le changement de biovolume. En effet, nous pensons que le broutage joue aussi un rôle important sur le biovolume des bactéries. Il a été montré à l'aide de courbes de Gauss représentant la biomasse bactérienne en fonction de la taille cellulaire que ce sont les bactéries de tailles moyennes qui sont préférentiellement broutées par le protozooplancton. Les bactéries situées aux extrémités de la distribution ne sont, quant à elles, pas affectées par le broutage (Pernthaler, 2005).

Tout comme pour les cyanobactéries, une droite de corrélation reprenant les mesures obtenues à partir des deux techniques a pu être réalisée (*Fig. 54*) afin de comparer les valeurs. Celle-ci montre une corrélation caractérisée par un R^2 égal à 0,57.

Un tableau récapitulatif (*Tab. 4*) reprend les valeurs d'abondance, de biomasse et de biovolume des picocyanobactéries et des bactéries hétérotrophes obtenues par les deux techniques pour les deux lacs considérés.

			Tanganyika	**Kivu**
Pcy	Abondance (Cell.ml^{-1})	Cytométrie	$1{,}28.10^5 \pm 6{,}29.10^4$	$6{,}63.10^4 \pm 1{,}97.10^4$
		Epifluorescence	$3{,}1.10^5 \pm 2.10^5$	-
	Biomasse (µg.C.L^{-1})	Cytométrie	-	-
		Epifluorescence	50,4 ± 28,4	-
	Biovolume (µm^3)	Cytométrie	-	-
		Epifluorescence	0,37 ± 0.08	-
Bactéries	Abondance (Cell.ml^{-1})	Cytométrie	$4.10^5 \pm 2.10^5$	$5{,}06.10^5 \pm 1{,}84.10^5$
		Epifluorescence	$1{,}81.10^6 \pm 7{,}8.10^5$	$1.10^6 \pm 3.10^5$
	Biomasse (µg.C.L^{-1})	Cytométrie	-	-
		Epifluorescence	37,3 ± 18,2	20,6 ± 10,1
	Biovolume (µm^3)	Cytométrie	-	-
		Epifluorescence	0,1 ± 0.02	0.11 ± 0.03

***Tab. 4** : Récapitulatif des valeurs d'abondance, de biomasse et de biovolume des picocyanobactéries et des bactéries hétérotrophes au lac Tanganyika et au lac Kivu durant la saison des pluies 2007*

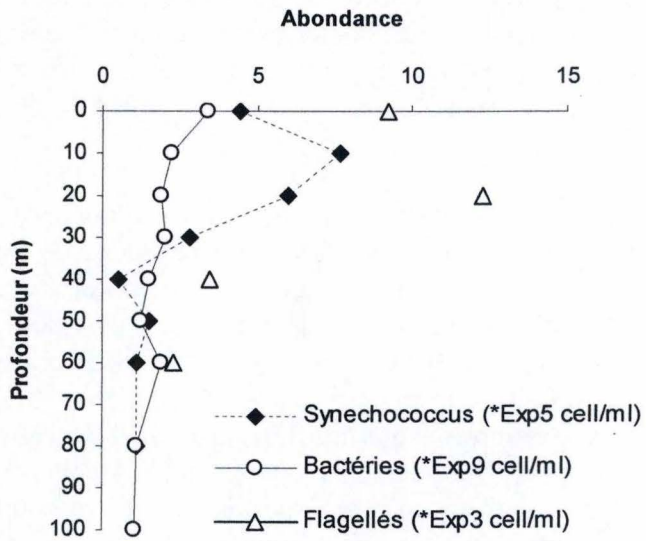


Fig. 55 : Abondance des flagellés, des picocyanobactéries et des bactéries hétérotrophes en fonction de la profondeur au lac Tanganyilka, durant la saison des pluies 2007

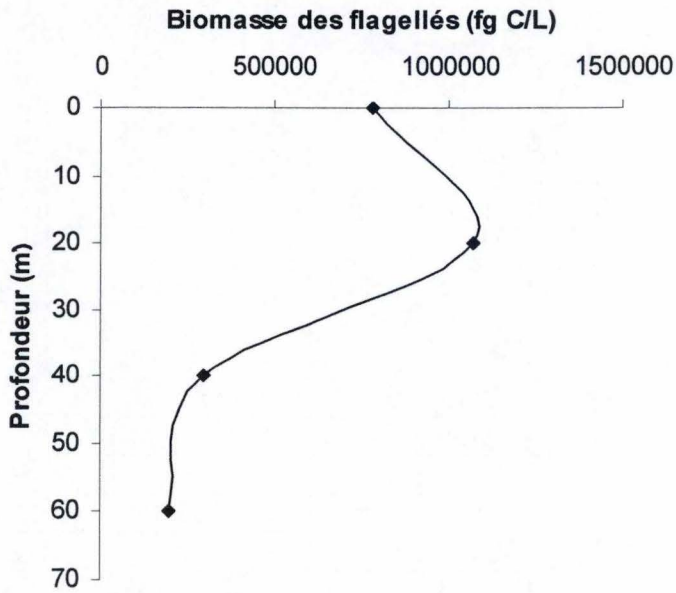


Fig. 56 : Biomasse des flagellés en fonction de la profondeur au lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

3. Le protozooplancton

Le comptage des flagellés et des ciliés a été réalisé grâce à la technique de microscopie à épifluorescence sur des échantillons d'eau de 0, 20, 40 et 60 mètres de profondeur pour les trois premières sorties que nous avons réalisées. Les lames de microscopie prévues pour les comptages des protozoaires ont été réalisées sur place tout les 10 mètres jusqu'à une profondeur de 100 mètres.

Néanmoins, le comptage manuel des protozoaires étant un travail fastidieux et de longue haleine (un comptage moyen de 2000 champs pour une durée moyenne d'une journée par lame, passée derrière le microscope), nous avons choisi de compter 4 lames par sortie. Un total de 12 lames, sur lesquelles le nombre de flagellés dans 40 champs et le nombre de champs dans lequel 100 ciliés peuvent être retrouvés, a été compté.

3.1. Abondance et biomasse des flagellés

Sur la *figure 55*, montrant, non seulement, l'abondance des flagellés en fonction de la profondeur mais également celles des picocyanobactéries et des bactéries hétérotrophes, nous observons une augmentation importante du nombre d'individus à 20 mètres.
Cette abondance maximale, de $12{,}55.10^3$ flagellés ml^{-1} peut être mise en relation avec l'abondance plus importante de *Synechococcus* et de bactéries à cet endroit. En dessous de cette profondeur, nous observons une diminution de l'abondance des flagellés jusqu'à une valeur de $2{,}2.10^3$ individus ml^{-1} à 60 mètres.

Le profil reprenant la biomasse de flagellés en fonction de la profondeur a également pu être réalisé (*Fig. 56*). Une valeur de biovolume moyen de 18,8 μm^3 par flagellés (Pirlot *et al.*, 2006) et un facteur de conversion de 220 fg C μm^3 (Putt & Stoecker, 1989) ont été utilisés pour réaliser les calculs.

Après conversion, nous obtenons des valeurs de biomasses pour les flagellés comprises entre $1{,}96.10^5$ fg C L^{-1} et 1,07 fg C L^{-1}. Nous pouvons remarquer que la courbe représentant la biomasse des flagellés en fonction de la profondeur suit la même tendance que celle représentant leur abondance. Cela peut donc vouloir dire que leur biovolume moyen reste relativement constant dans la colonne d'eau.

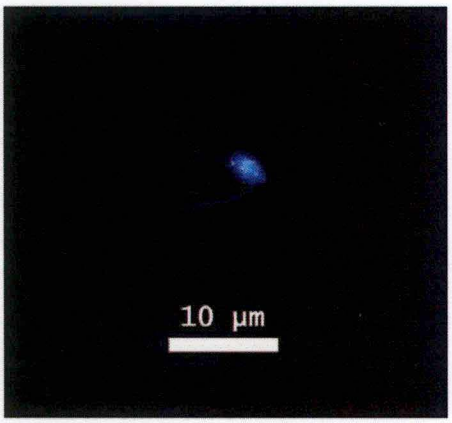


Fig. 58 :Photographie d'un flagellé prise en microscopie à épifluorescence

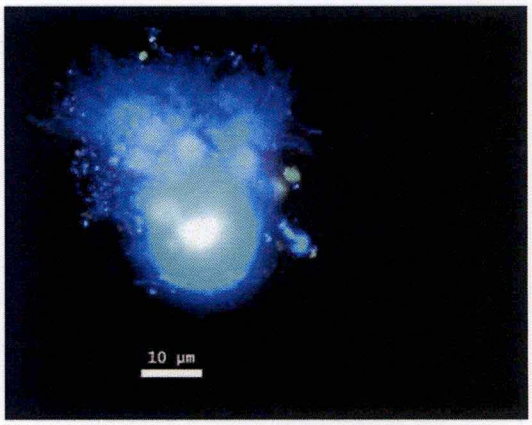
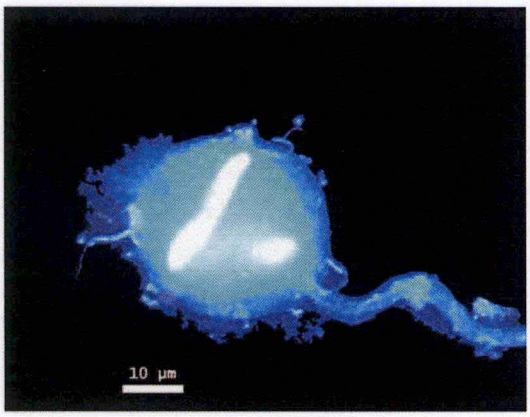


Fig. 59 :Photographie d'un Strombidium prise en microscopie à épifluorescence



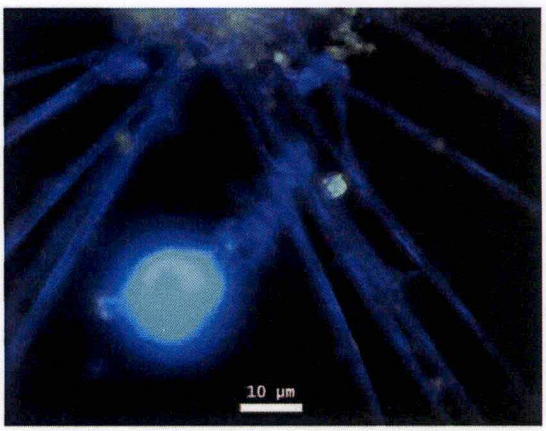


Fig. 60 : Photographies de Vorticella prise en microscopie à épifluorescence

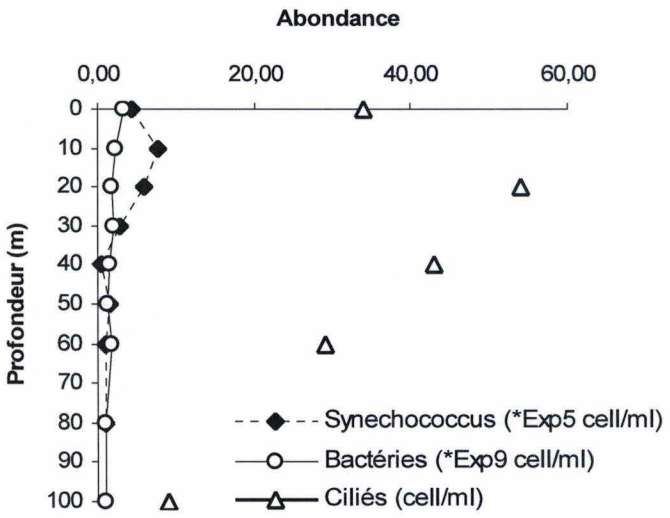


Fig. 61: Profil de l'abondance des ciliés en fonction de la profondeur au lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

De plus, tout comme Pirlot *et al.* (2006) nous pouvons remarquer en calculant l'abondance relative des différents protozoaires (*Fig. 57*) que les flagellés (*Fig. 58*) représentent 99,2 % de l'abondance totale des protozoaires observés.

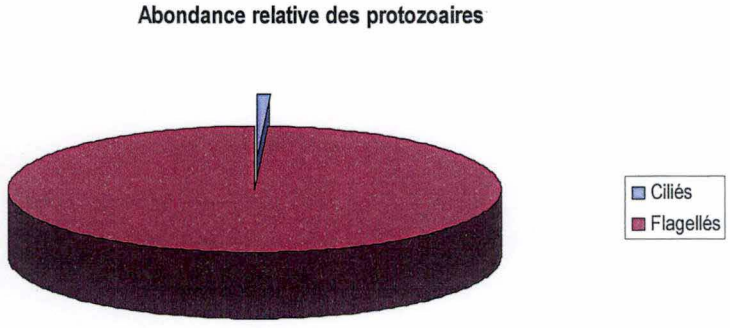


***Fig. 57** : Abondance relative des protozoaires au lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007*

3.2. Abondance et biomasse des ciliés

Comme pour les flagellés, les lames qui ont été comptées en microscopie à épifluorescence nous ont permis de réaliser des profils de l'abondance et de la biomasse des ciliés en fonction de la profondeur au lac Tanganyika.

Nous nous sommes intéressés plus particulièrement aux ciliés *Strombidium* (*Fig. 59*)et *Vorticella* (*Fig. 60*) que nous avons comptés spécifiquement.

Sur la *figure 61*, nous pouvons remarquer, tout comme pour les flagellés, que les abondances maximales pour les ciliés se situent à 20 mètres de profondeur. Les valeurs moyennes obtenues pour cette profondeur était de 31,04 individus ml^{-1} pour *Strombidium* et de 1,43 individus ml^{-1} pour *Vorticella.*

Ces valeurs nous montrent également l'importance du cilié *Strombidium*. En effet, durant notre étude, nous avons calculé que ce genre représentait presque 44,8 % de l'abondance totale en ciliés tandis que *Vorticella* en représentait seulement 1,5 %.
Il faut savoir que ce cilié se lie souvent à la diatomée *Asterionella,* peu présente en saison des pluies.

Les 53,7 % restants étaient composés de ciliés que nous n'avons pas déterminés. Tout comme Pirlot *et al.*, qui obtenait pour *Strombidium* en 2002 des pourcentages compris entre 28 et 73 % de l'abondance des ciliés, nous pouvons donc dire que ce cilié était le plus abondant.

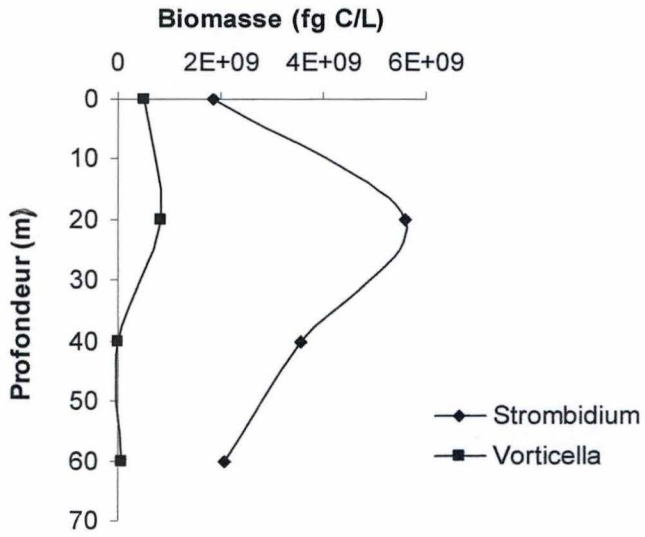


Fig. 62 : Biomasse des ciliés Strombidium et Vorticella au lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

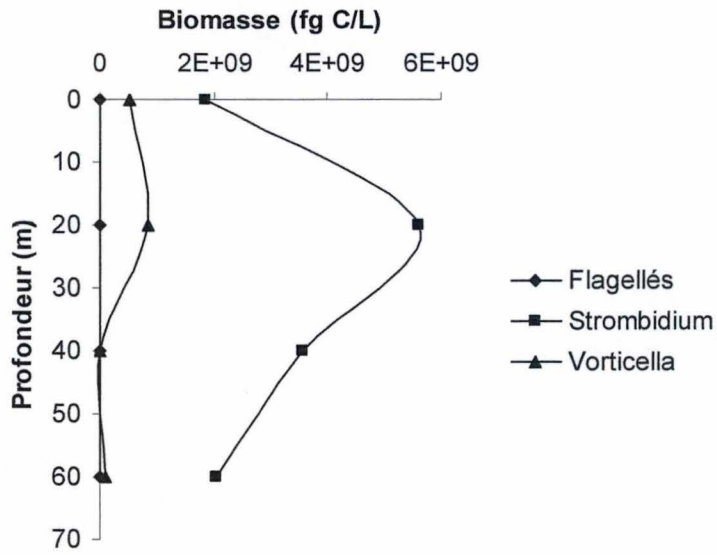


Fig. 63: Biomasse des différents protozoaires en fonction de la profondeur au lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

Comme pour les flagellés, nous avons pu calculer la biomasse des ciliés (*Fig. 62*). Nous avons utilisé des valeurs de biovolume moyen de 950,3 μm^3 pour *Strombidium* et de 3053,6 μm^3 pour *Vorticella* (Pirlot *et al.*, 2006). En appliquant un facteur de conversion en carbone de 190 fg C μm^3 (Børsheim & Bratbak, 1987), les valeurs obtenues après conversion étaient comprises entre 1,8 µg C L^{-1} et 5,6 µg C L^{-1}. Tout comme pour les flagellés, nous pouvons constater que les courbes de biomasse suivent relativement bien les courbes d'abondances.

Nous pouvons également constater que, du fait de leur plus grande taille, les ciliés dominent au point de vue biomasse alors que les flagellés dominent, comme nous l'avons vu, au point de vu abondance (*Fig. 63*). Le cilié *Vorticella* contribue à une part plus importante qu'au point de vue abondance puisque ce cilié possède le biovolume moyen le plus important. En ce qui concerne *Strombidium*, nous avons remarqué lors de nos comptages qu'il formait très souvent une symbiose avec des algues vertes. Ces algues lui confèrent, comme l'expliquaient Hecky et Kling en 1981, un avantage important qui le rend souvent dominant, au point de vue biomasse, durant la période de stratification.

4. Le broutage

Durant notre étude, le broutage des flagellés et des ciliés sur les picocyanobactéries et sur les bactéries hétérotrophes a été estimé grâce à deux méthodes différentes. Les comptages pour l'expérience effectuée par la technique de l'inhibiteur sélectif ont été réalisés pour les deux lacs à raison de 10 à 15 photos par lame sur un total d'environ 240 lames.

La technique par ingestion de proies fluorescentes a uniquement été effectuée pour le lac Tanganyika. Pour cette expérience, 16 lames ont été prises en compte. Sur ces lames, des comptages visuels des flagellés, des ciliés et des particules qu'ils avaient ingérées ont été réalisés.

4.1. Selective inhibitor technique (SIT)

Pour réaliser cette expérience, plusieurs types d'inhibiteurs peuvent être utilisés. En effet, il est possible d'utiliser un inhibiteur capable de neutraliser les eucaryotes ou les procaryotes.
Lors de notre étude, nous avons choisi d'utiliser un inhibiteur d'eucaryotes afin de neutraliser les brouteurs. Cette neutralisation nous permettant de connaître le taux de croissance brute des *Synechococcus* et des bactéries hétérotrophes.

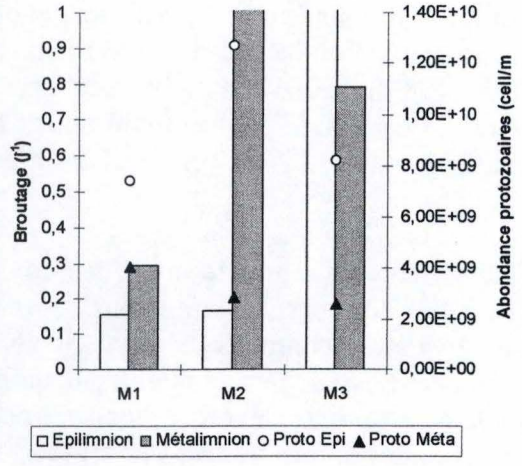


***Fig. 64** : Taux de broutage des Synchococcus et abondance des protozoaires en fonction des différentes sorties au lac Tanganyika durant la saison des pluies 2007*

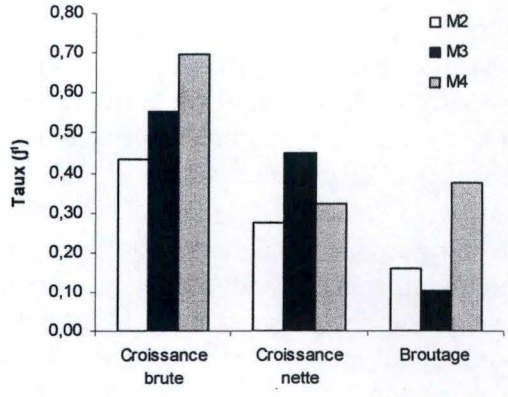


***Fig. 65** : Taux de croissance brute, de croissance nette et taux de broutage des Synechococcus (J^{-1})*

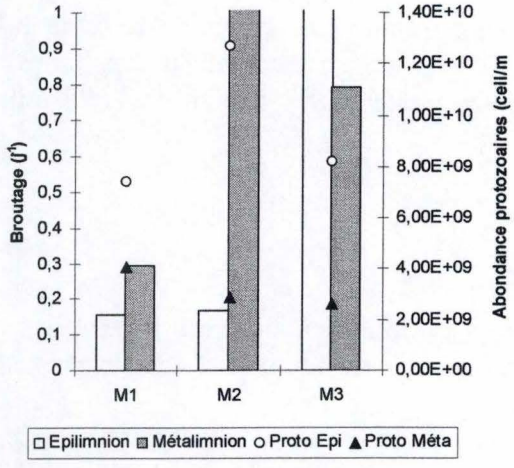


***Fig. 66**: Taux de broutage des bactéries et abondance des protozoaires en fonction des différentes sorties au lac Tanganyika durant la saison des pluies 2007*

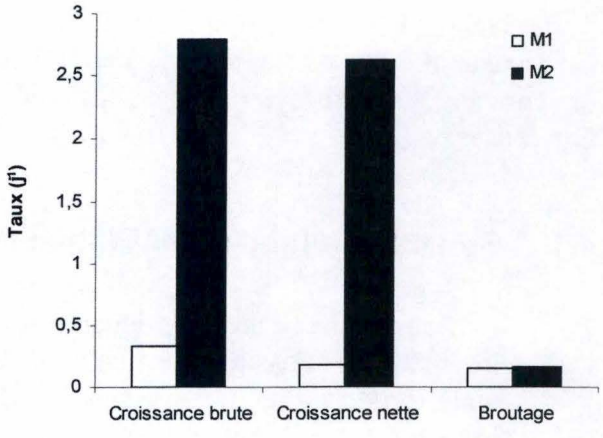


***Fig. 67** : Taux de croissance brute, de croissance nette et taux de broutage des bactéries (j^{-1})*

Nous devons également signaler que certaines des valeurs obtenues n'ont pas été prises en compte, d'une part, parce que certaines lames observées n'étaient pas homogènes et, d'autre part, parce que certaines des valeurs obtenues présentaient un taux de broutage anormalement élevé. Ces valeurs aberrantes pourraient être dues aux conditions d'incubation pas toujours optimales. Les bouteilles contenant les échantillons épilimnétiques étaient, en effet, accrochées ensemble à l'aide d'une corde sur le bateau et mise à incuber durant 6 heures de manière à se trouver dans les eaux du lac à une profondeur moyenne correspondant à celle de l'épilimnion. Néanmoins, aucun dispositif ne permettait de les maintenir exactement à la même profondeur et il est donc probable que les 6 bouteilles n'ont pas exactement été exposées aux mêmes conditions de lumières.

Pour le lac Tanganyika, la *figure 64* montre les taux de broutage des *Synechococcus* obtenus, pour trois sorties, par microscopie à épifluorescence. Nous pouvons remarquer sur ce graphique que nous obtenons des valeurs nettement plus élevées pour la première sortie. Ces valeurs correspondent à la première expérience SIT réalisée durant ce mémoire. Cette première sortie sur le lac étant un « premier essai » des erreurs de manipulation ont pu être commises. Ces erreurs peuvent notamment être dues à l'organisation lors de la fixation à la glutharaldéhyde pour le prélèvement du temps t_0.
Au vu de ces résultats, les valeurs de cette sortie n'ont pas été prises en compte.

La *figure 65* représente donc les valeurs des taux de croissance brute et nette de la population des *Synechococcus* ainsi que le taux de broutage dans l'épilimnion pour les sorties M2, M3 et M4.

Les taux de broutage que nous avons mesurés étaient compris entre 0,16 et 0,38 j^{-1}. Ils peuvent être comparés à ceux observés dans la littérature. Nos valeurs sont en effet situées dans la gamme obtenue par Liu *et al.* (1995) pour la même technique. Ces derniers obtenaient des taux de broutage de *Synechococcus* compris entre 0,04 et 0,50 j^{-1}. Par ailleurs, une étude menée en juillet-août 2006 donnait des valeurs moyennes de 0,40 j^{-1} (Tarbe, unpublished data)

En ce qui concerne les bactéries, nous observons sur la *figure 66*, que la sortie M3 présente des taux fort élevés comparé à ceux des sorties M1 et M2. Les valeurs des taux de broutage ainsi que celles des taux de croissance brute et de croissance nette dans l'épilimnion pour ces deux sorties ont donc été reprises dans la *figure 67*.
Lors de notre étude, nous avons observé des taux de broutage des bactéries de 0,16 et 0,17 j^{-1}.

Les valeurs de broutage obtenues pour les bactéries durant notre étude étaient situées dans la même gamme que celles observées pour les *Synechococcus.* Néanmoins, le taux de broutage moyen des bactéries reste légèrement inférieur à celui des *Synechococcus*.

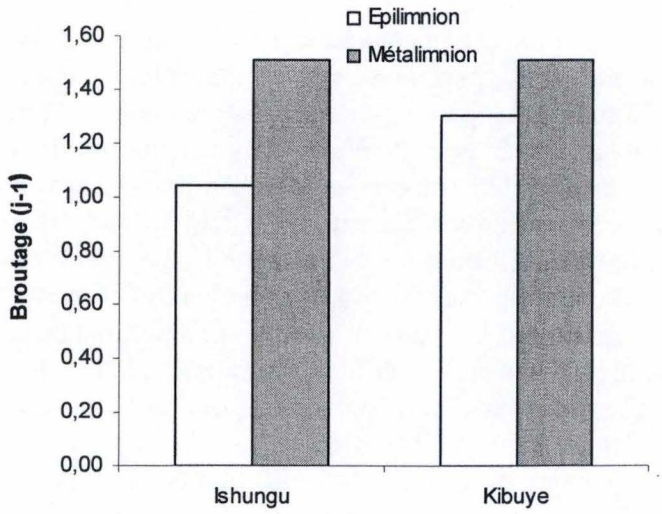


Fig. 68 : Taux de broutage des Synechococcus à Ishungu et Kibuye

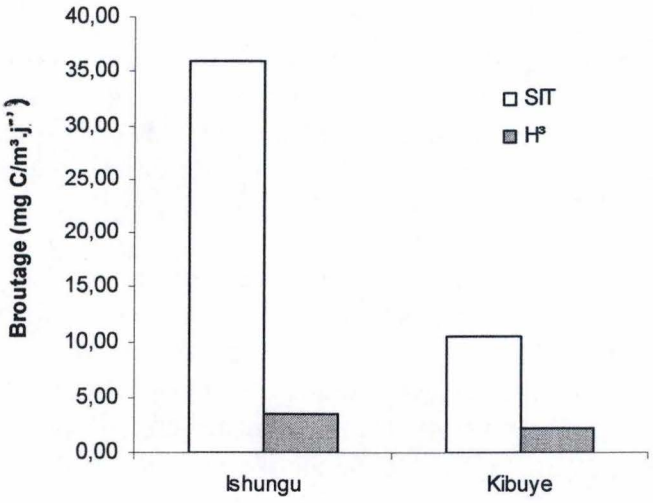


Fig. 69 : Taux de broutage des bactéries hétérotrophes obtenue par la méthode SIT et la méthode H^3

FLA	ml cell^{-1} h^{-1}	Syn cell^{-1} h^{-1}	fg C syn ml^{-1} h^{-1}	Syn ml^{-1} h^{-1}	mg C syn m^{-3} j^{-1}	% ingéré
Flagellés	$3,16.10^{-5}$	17,46641075	$1,36.10^{7}$	$1,05.10^{5}$	326,8914255	457,016324
Strombidium	$2,33.10^{-4}$	128,5116036	$4,06.10^{5}$	$3,14.10^{3}$	9,746886338	13,6268064
FLB	**ml cell^{-1} h^{-1}**	**Bact cell^{-1} h^{-1}**	**fg C bact ml^{-1} h^{-1}**	**Bact ml^{-1} h^{-1}**	**mg C bact m^{-3} j^{-1}**	**% ingéré**
Flagellés	$8,6.10^{-7}$	3,832	63,194	3,257	0,002	12,461
Strombidium	$3,34.10^{-6}$	14,873	951,820	49,063	0,023	0,196

Tab. 5 : Récapitulatif reprenant les valeurs de broutage calculées grâce à la technique d'ingestion de proies fluorescentes

En ce qui concerne le lac Kivu, nous pouvons observer sur la *figure 68* que les taux de broutage des *Synechococcus* obtenus sont plus élevés qu'au lac Tanganyika. Nous obtenons en effet une valeur moyenne pour l'épilimnion de 1,17 j^{-1}. Cette valeur est située entre la valeur maximale obtenue par Liu *et al.* (1995, in Cuevas *et al.*, 2006), et celle obtenue par Cuevas *et al.* (2006) pour le broutage des *Synechococcus*. En effet, leurs valeurs étaient respectivement de 0,73 j^{-1} et 5,52 j^{-1}.

La *figure 69* représente, quant à elle, les taux de broutage obtenu pour les bactéries du lac Kivu grâce à deux méthodes. La technique de l'inhibiteur sélectif à été utilisée lors de notre étude tandis que les valeurs rapportées pour la méthode d'incubation avec la thymidine tritiée sont des valeurs obtenues lors d'une autre étude s'inscrivant dans le cadre du projet CAKI.
Nous pouvons remarquer que les valeurs de broutage obtenues par la méthode SIT sont nettement supérieures à celles obtenues par la méthode utilisant la H^3.

Si l'on calcule le pourcentage de la population qui est broutée par jour d'après la technique de l'inhibiteur sélectif, nous obtenons des valeurs de broutage nettement supérieure à celles obtenues par la technique qui utilise la H^3. En moyenne, ces valeurs étaient respectivement de 84,4 % et de 10,33 %. Une surestimation des valeurs obtenues en microscopie à épifluorescence pourraient être possible suite à la présence d'autres cellules qui peuvent également être détectées par la macro.

4.2. Ingestion de proies fluorescentes (FLA, FLB)

Comme nous l'avons dit précédemment, les valeurs pour cette technique ont été obtenues par comptage visuel des différentes particules ingérées pas les protozoaires considérés, après 15 minutes d'incubation (*Fig. 70*).
Le nombre de FLA - ingérées par flagellé, par cilié, en général, et par *Strombidium* en particulier - a été obtenu par comptage de huit lames (deux dates, deux temps et deux réplicats). Les mêmes types de comptage ont été réalisés sur huit autres lames pour connaître le nombre de FLB ingérées par ces mêmes types de protozoaires.

Les valeurs obtenues par cette méthode (*Tab. 5*) nous ont notamment permis de calculer l'impact du broutage pour chaque type de proies et chaque type de protozoaires, mais aussi l'indice de sélectivité alimentaire de Chesson (1983), le temps de doublement de la population des différents types de protozoaires ainsi que la proportion de proies ingérées par jour.

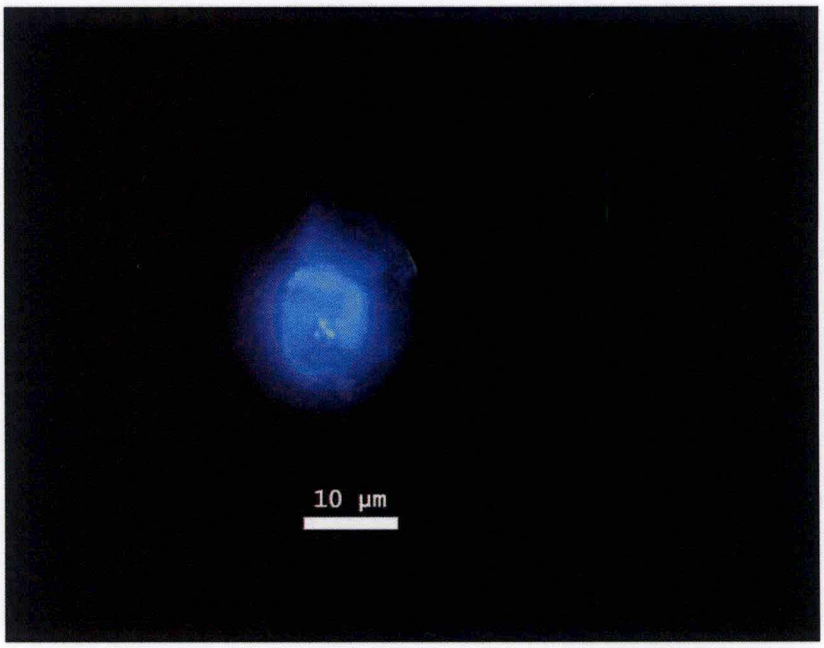


Fig. 70 *: Photo de Strombidium (prise en microscopie à épifluorescence) ayant ingéré des proies fluorescentes.*

Lorsque l'on examine les taux de filtration, tous protozoaires et tous types de proies confondus, nous remarquons, comme Stenuite *et al.* (2007), que les grands protozoaires sont caractérisés par des taux plus importants de filtration que les protozoaires de plus petite taille, tels les flagellés par exemple. En effet, le taux moyen de filtration obtenu pour les ciliés était de $6,97.10^{-5}$ ml cilié$^{-1}$ h^{-1} tandis que celui obtenu pour les flagellés était de $1,62.10^{-5}$ ml flagellé$^{-1}$ h^{-1}.

Par ailleurs, si l'on considère le taux moyen de filtration des picocyanobactéries (FLA) et des bactéries hétérotrophes (FLB) obtenu pour tous les protozoaires pour FLA et le même taux moyen pour les FLB, nous pouvons également observer que le taux obtenu pour les FLA est supérieur à celui obtenu pour les FLB.

En outre, malgré leur taux de filtration plus faible, nous pouvons remarquer que les flagellés ont un impact, au point de vue broutage, plus important que les ciliés. Cette importance étant, bien sûr, due à leur plus grande abondance.

En ce qui concerne enfin le temps de doublement des populations de protozoaires, nous obtenons des valeurs inférieures à celles obtenues par Stenuite *et al.* (2007). En effet, nous obtenons des valeurs de 0,83 jour pour les flagellés et de 9,2 jours pour les ciliés. Ce temps de doublement a été estimé en divisant la valeur de Ln (2) par le taux d'ingestion spécifique et en supposant une efficacité de croissance brute de 30 % (Straile, 1997 *in* Stenuite *et al.*, 2007).

Les valeurs que nous obtenons pour la proportion de bactéries hétérotrophes broutée par jour par les protozoaires sont situées dans la même gamme que celles obtenues par Stenuite *et al.* (2007). En effet, notre étude montre une valeur de 12.65 % pour une valeur de 9 % obtenue par Stenuite *et al.* (2007).
Néanmoins, la comparaison entre la proportion de *Synechococcus* broutées par jour par les différents protozoaires et le taux de croissance par jour de celles-ci, montre une proportion de picocyanobactéries broutées par jour qui dépasse le taux de croissance journalier de la population.

Nous pouvons essayer d'expliquer ces valeurs inattendues de la manière suivante : nous pensons que le nombre de particules comptées comme ayant été ingérées par les protozoaires a pu être surestimé. En effet, une erreur due à l'expérimentateur est très probable étant donné que les comptages sont réalisés visuellement. De plus, cette erreur peut être accentuée par le fait que les FLA ou les FLB situées sous le protozoaire considéré peuvent parfois être observés par transparence et l'expérimentateur a, dans ce cas, tendance à compter également ces proies comme étant des proies qui ont été ingérées.

	Rsyn	Rbact	Psyn	Pbact	Si syn	Si bact
Flagellés	0,820	0,180	0,111	0,889	0,973	0,027
Strombidium	0,896	0,104	0,111	0,889	0,986	0,014

Tab. 6 *: Valeurs de R_i et P_i calculées pour l'indice de sélectivité*

Nous pouvons aussi tenter d'expliquer le fait que les valeurs de la proportion de picocyanobactéries broutées dépassent leur taux de croissance journalier. En effet, si l'on émet l'hypothèse que les taux de filtration des protozoaires ne restent pas constants dans le temps, le fait que notre expérience a toujours été réalisée durant la même période de la journée (en début d'après-midi) pourrait expliquer les pourcentages élevés de proies mangées par jour.

Enfin, le calcul de l'indice de sélectivité alimentaire de Chesson (*Tab. 6*) a montré que tous les types de protozoaires ont une préférence pour les *Synechococcus*.

En effet, une sélection positive est observée lorsque la valeur de l'indice de sélectivité est supérieur à 1/n avec n correspondant au nombre de type de proies considérées (2 dans notre cas). Or, les valeurs de cet indice étaient égales, en moyenne, à 0.9 pour les *Synechococcus* et à 0.02 pour les bactéries aussi bien pour les flagellés que pour le cilié *Strombidium*.

Cette sélectivité nettement plus élevée des protistes hétérotrophes en faveur des *Synechococcus* implique sans doute un bénéfice alimentaire que ne leur apportent pas - ou dans une moindre mesure - les bactéries.

Discussion générale

Conclusion & Perspectives

Discussion générale

Cette étude, réalisée au lac Tanganyika durant la saison des pluies 2007 avait pour objectifs de poursuivre, dans un premier temps, les mesures de biomasse et de production du picophytoplancton et de mettre ensuite en évidence son rôle dans l'alimentation du protozooplancton. De plus, une étude réalisée au lac Kivu durant la même période nous a également permis de réaliser une certaine comparaison entre ces deux grands lacs tropicaux.

Lors de nos expériences, nous nous sommes donc intéressés plus particulièrement aux populations de protozoaires ainsi qu'à leurs proies. Nous avons ensuite tenté de caractériser le broutage, relation de prédation existant entre les deux.
Durant la période d'échantillonnage, les caractéristiques physico-chimiques observées étaient semblables à celles rapportées pour les années précédentes en saison des pluies : une stratification stable de la colonne d'eau, une zone euphotique profonde et des concentrations faibles en nutriments.

Nos résultats nous ont, tout d'abord, permis de constater que l'abondance maximale des protozoaires était observée aux alentours de 20 mètres de profondeur là où l'abondance de leurs proies est également maximale.
Au niveau des protozoaires, deux groupes distincts ont pu être observés : les flagellés et les ciliés. Nous avons ainsi pu observer que ce sont les flagellés qui dominent au point de vue abondance. En effet, ces derniers contribuaient à plus de 99 % de la biomasse des protozoaires tout comme en 2002 (Pirlot *et al.*, 2005). Les ciliés, quant à eux, dominaient au point de vue biomasse. Au sein du groupe des ciliés, nous nous sommes intéressés plus particulièrement à *Strombidium* et *Vorticella.* Durant la saison des pluies, le cilié *Strombidium* était très présent et contribuait à presque 45 % de l'abondance des ciliés tandis que le cilié *Vorticella* ne représentait pas plus de 1,5 %. Ces valeurs sont en accord avec celles rapportées par Pirlot *et al.* (2006) qui observait que le cilié *Strombidium* représentait 28 à 73 % de l'abondance totale des ciliés.

Les taux de broutage des *Synechococcus* et des bactéries hétérotrophes au lac Tanganyika ont été calculés grâce à deux méthodes différentes : la méthode de l'inhibiteur sélectif et la méthode d'ingestion de proies fluorescentes (FLA, FLB).

La technique de l'inhibiteur sélectif d'eucaryotes (cycloheximide) nous a donné une valeur moyenne de 0,21 j^{-1} pour les *Synechococcus* et de 0,17 j^{-1} pour les bactéries au lac Tanganyika contre des valeurs de 1,17 j^{-1} pour les *Synechococcus* et de 0,80 j^{-1} pour les bactéries au lac Kivu.

Nous avons ainsi observé, d'une part, que les taux de broutage des cyanobactéries étaient légèrement supérieurs à ceux des bactéries hétérotrophes aussi bien au lac Tanganyika qu'au lac Kivu et, d'autre part, que les taux de broutage calculés pour le lac Kivu étaient supérieurs à ceux du lac Tanganyika. Néanmoins, après comparaison de nos valeurs obtenues en microscopie à épifluoresence avec celles obtenues dans le cadre du projet CAKI par la technique de l'incubation à la H^3, nous pouvons remarquer que nous obtenons des valeurs beaucoup plus élevées pour le lac Kivu.

Comparé à la technique de l'inhibiteur sélectif, celle de l'ingestion de proies fluorescentes nous renseigne plus en détails sur le broutage. En effet, les données obtenues nous ont permis de connaître les taux de broutage spécifiques pour chaque type de proies et chaque type de protozoaires mais aussi de calculer le temps de doublement de la population des différents types de protozoaires, la proportion de proies ingérées par jour ainsi que l'indice de sélectivité alimentaire de Chesson (1983).
Ce dernier nous permettant de savoir si les protozoaires ont tendance à brouter préférentiellement les *Synechococcus* plutôt que les bactéries hétérotrophes ou inversement.

Le calcul des taux de filtration nous a permis de montrer que les flagellés, dominant de part leur abondance, avaient un impact de broutage plus important que celui des ciliés. Malgré le fait que les grands protozoaires possèdent des taux de filtration plus importants que les protozoaires de plus petite taille, ceux-ci sont moins abondants et sont donc relégués au second rang au point de vue de l'impact de broutage.

Le calcul du pourcentage du nombre de *Synechococcus* broutées par jour obtenu avec cette technique a révélé des valeurs supérieures à leur taux de croissance journalier. Ces résultats nous ont permis d'émettre deux hypothèses :

- Une surestimation possible, lors du comptage, du nombre de FLA ou de FLB ingérés a pu avoir lieu suite à une certaine « transparence » des prédateurs. Effectivement, du fait de cette transparence, certaines proies fluorescentes ont pu être comptées comme ayant été ingérées alors qu'elles se trouvaient en réalité en-dessous du prédateur.
- Il est possible que les taux de filtration des protozoaires ne restent pas constants dans le temps. En effet, les pourcentages obtenus lors de nos expériences correspondent à un temps donné de la journée (même plage horaire pour chaque sortie) mais il se peut que cette période soit une période caractérisée par une activité de broutage plus intense des protozoaires. Dans ce cas, il serait possible que, calculé sur une période plus longue, les pourcentages obtenus ne dépassent pas les taux de croissance observés.

Il existe, en réalité, un grand nombre de techniques utilisées pour quantifier les taux de broutage. Néanmoins, chacune d'elles possède aussi bien des avantages spécifiques que des faiblesses propres et des ambiguïtés qui empêchent de les appliquer dans toutes les conditions (Landry, 1994). Au cours de ce mémoire deux techniques permettant de calculer les taux de broutage ont été utilisées : la technique de l'inhibiteur sélectif et la technique de l'ingestion de proies fluorescentes. Une troisième technique a été évoquée pour le lac Kivu : l'utilisation de l'isotope radioactif H^3.

Par ailleurs, une conséquence de la relation de prédation a pu être mise en évidence lors de l'observation des profils d'abondance des protozoaires et des profils des biovolumes des *Synechococcus*. En comparant ces données à l'aide d'un graphique du biovolume des picocyanobactéries en fonction de l'abondance des protozoaires, nous avons remarqué, tout comme Callieri *et al.* (2002) pour le lac Majeur, qu'il existait une bonne corrélation entre ces deux paramètres au lac Tanganyika. Nous pouvons donc dire que, plus la pression de prédation est présente, plus les algues de petites tailles seront sélectionnées.

Enfin, grâce au calcul de l'indice de sélection alimentaire (S_i) de Chesson (1983), nous avons pu mettre en évidence une sélection positive des *Synechococcus*. Nous avions effectivement remarqué que le taux de filtration moyen observé pour tous les protozoaires était plus élevé pour les FLA que pour les FLB.

Les valeurs de S_i observées pour les *Synechococcus* étaient en effet nettement supérieures à 0.5 (1/n avec n=2 proies). Au vu de ses valeurs, nous nous sommes posé la question de savoir comment et pourquoi les prédateurs broutaient ces proies de manières préférentielles. Une étude effectuée sur la reconnaissance biochimique des proies par les protozoaires planctoniques (Wooton *et al.*, 2006) pourrait nous apporter des éléments de réponses.

Durant leur étude, ces scientifiques ont examiné les récepteurs qui pourraient être impliqués dans la reconnaissance des proies et se sont plus particulièrement intéressés aux lectines comme candidats potentiels. En effet, une des fonctions clé des lectines consiste en l'interaction entre cellules. De plus, elles ont été rapportées comme étant présentes en grand nombre chez les protistes parasites.
Les résultats qu'ils ont obtenus ont fourni des preuves de l'existence d'un mécanisme biochimique utilisé par les protozoaires planctoniques dans la reconnaissance de leurs proies et la présence, sur la membrane plasmique des proies considérées, de résidus mannose.
La présence d'une protéine lectine Ca^{++} dépendante utilisée comme récepteurs dans la reconnaissance des proies a, notamment, été observée sur le dinoflagellé marin *Oxyrrhis marina*.

Ces découvertes révèlent donc qu'il existe des mécanismes moléculaires impliqués dans la reconnaissance des proies par les protozoaires et indiquent aussi qu'il existe une similitude fonctionnelle entre l'identification cellulaire employée par les protozoaires planctoniques pour discriminer leurs proies et celle employée par des cellules du sang des métazoaires phagocytaires pour reconnaître l'envahissement par un microorganisme.

Ce type d'interactions pourrait peut-être s'appliquer au cas des protozoaires observés au lac Tanganyika pour la reconnaissance des proies et jouer ainsi un rôle au point de vue sélectivité.

Une autre étude, réalisée dans le cadre d'une thèse sur l'impact des apports en nutriments sur le réseau trophique planctonique en Nouvelle-Calédonie (Jacquet, 2005) dans laquelle est cité le rapport de Kirshman *et al.* (1994) révèle que les bactéries sont réputées pour présenter des rapports C:N et C:P inférieurs à celui du phytoplancton et des protozoaires. Peut-être existe-t-il, dans ces observations, des éléments de réponse pour l'explication de la sélectivité positive des *Synechococcus* par les protozoaires.

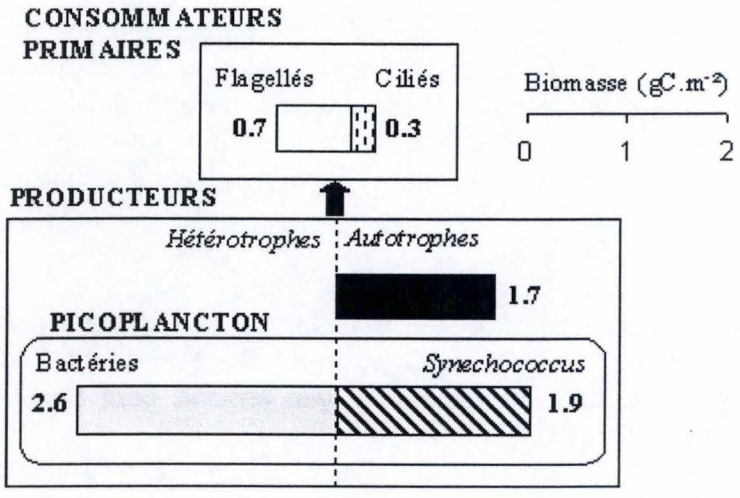


Fig. 70 : Pyramide de la biomasse (g C m²) de différents maillons de la chaîne trophique du lac Tanganyika, à Mpulungu durant la saison des pluies 2007

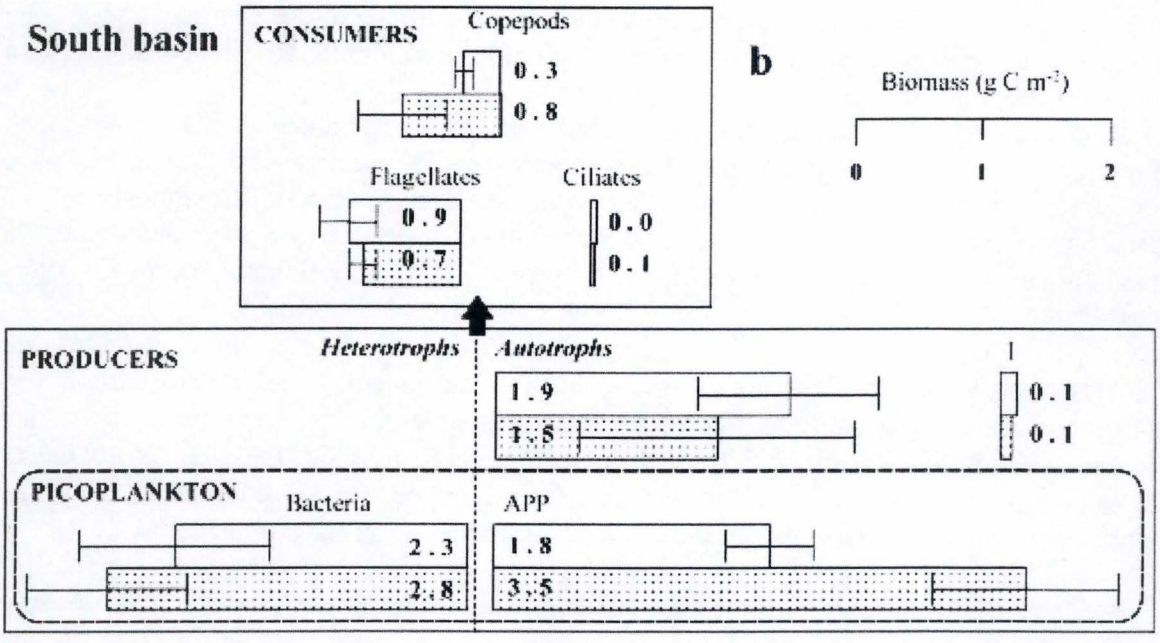


Fig. 71 : *Pyramide de la biomasse (g C m²) de différents maillons de la chaîne trophique du lac Tanganyika, durant la saison sèche (grisé) et durant la saison des pluies (blanc), dans le bassin Sud (Pirlot, 2006)*

Nous pourrions, en effet, imaginer que la sélectivité positive des *Synechococcus* par les protozoaires permettrait à ces derniers d'obtenir une quantité plus importante du carbone nécessaire à leur métabolisme. Dans ce cas, le bénéfice alimentaire que fourniraient les *Synechococcus* aux protozoaires serait un apport en carbone plus important que celui que les bactéries pourraient leur fournir. De plus, malgré leur petite taille, les *Synechococcus* sont plus grandes que les bactéries et seraient donc plus facilement broutées par les protozoaires.
Il serait donc, non seulement plus évident pour les protozoaires de brouter les *Synechococcus* mais en plus, ces dernières leur apporteraient une quantité supérieure de carbone.

Au vu de la constatation de Kirsham *et al.* (1994) sur les rapports C : N et C : P, nous pourrions émettre une seconde hypothèse. Si les bactéries étaient sélectionnées positivement comme proies par les protozoaires, elles leurs apporteraient peut-être plus d'azote et de phosphore qu'ils n'en n'ont besoin pour leur métabolisme. Dans ce cas, ils devraient utiliser de l'énergie pour excréter les nutriments qui ne seraient pas nécessaires à leur équilibre.

Depuis quelques années, de nombreuses études sont réalisées sur les acides gras dans tous les domaines. Certaines études se sont d'ailleurs intéressées à la composition en acide gras des micro-algues et plus particulièrement à celle des cyanobactéries. Dans son rapport sur la composition en acide gras et sur la composition chimique des micro-algues en eaux douces, Ahlgren *et al.* (1992), montrent que les acides gras d'un groupe de cyanobactéries (*Oscillatoria* et *Microsystis*) étaient similaires à ceux d'algues vertes avec de grandes quantités en acide gras à 18 atomes de carbone de type oméga 3 alors que d'autres groupes contenaient plus d'acides gras de type oméga 6.
En 1997, Sakamoto *et al.*, rapportaient également que les cyanobactéries contenaient des acides gras au niveau de leur membrane et que les *Synechoccocus* possédaient aussi des enzymes capables de convertir les acides gras à 18 atomes de carbone en acide α-linolénique (ALA).

Or, l'acide α-linolénique est considéré, avec l'acide linoléique (LIN), comme faisant partie des acides gras essentiels lorsque les réserves des autres acides gras essentiels (ARA, EPA, DHA) sont épuisées. En effet, à partir de LIN et de ALA, il est possible de synthétiser l'acide arachidonique (ARA) et l'acide eicasopentaenoic (EPA).

Si les *Synechococcus* contiennent effectivement ces acides gras essentiels, nous pouvons comprendre qu'elles constituent un intérêt important pour le protozooplancton.

Pour terminer, nos résultats nous ont permis de calculer la biomasse, exprimée en g C m^{-2}, des différents maillons d'une partie de la chaîne trophique au lac Tanganyika (*Fig. 70*).

Cette figure, peut être comparée à celle réalisée par Pirlot *et al.* (2006) (*Fig. 71*). Nous observons que les biomasses calculées lors de notre étude sont relativement proches de celles qu'ils avaient obtenues pour la même saison. Cependant, nous pouvons remarquer une biomasse plus importante des ciliés en 2007. Il est probable que, comparé aux campagnes précédentes, la période à laquelle ont eu lieu nos échantillonnages aie été sujette à un pic d'abondance de la population des ciliés. Ce qui pourrait aussi expliquer l'observation de taux de broutage plus importants.

Conclusion et perspectives

Durant la réalisation de ce mémoire notre objectif principal était donc d'étudier la relation de prédation existante entre les protozoaires (ciliés et flagellés), d'une part, et les *Synechococcus* et les bactéries, d'autre part.

Grâce à la réalisation de nos expériences effectuées sur le lac Tanganyika (Mpulungu) durant la saison des pluies 2007, à l'apprentissage et à l'utilisation de différentes techniques telles que la microscopie à épifluorescence et la cytométrie de flux, ainsi qu'aux résultats obtenus dans le cadre du projet CAKI, nous avons pu rapporter quelques caractéristiques intéressantes concernant le broutage des *Synechoccocus* et des bactéries par les ciliés et les flagellés au lac Tanganyika.

Néanmoins, les campagnes d'échantillonnages ayant été effectuées sur une courte période, les résultats rapportés dans ce mémoire ne constituent qu'une première approche de cette relation existante entre proies et prédateurs.
De plus, nous pensons que certaines améliorations peuvent encore être apportées aux expériences réalisées.

Lors de notre étude du broutage par la technique de l'inhibiteur sélectif, nous avons obtenu des valeurs trop élevées dont l'origine pourrait être un problème d'apport d'énergie lumineuse non identique dans les différentes bouteilles. Il serait, dès lors, intéressant d'imaginer un système, tel que celui utilisé pour les mesures de production primaire, permettant de maintenir chaque bouteille à une profondeur identique afin qu'elles reçoivent chacune la même intensité lumineuse.

En ce qui concerne la microscopie à épifluorescence, il n'est pas toujours évident de pouvoir discriminer les proies fluorescentes ingérées de celles observées par transparence, il est donc important de rester concentré et d'être le plus attentif possible afin de savoir si les FLA ou les FLB observés ont été ingérés ou non.
Pour cette même expérience, il pourrait également être intéressant de réaliser les incubations à d'autre moment de la journée et pendant plusieurs jours consécutifs afin de savoir s'il existe, pour les prédateurs, des périodes d'activité de broutage plus importantes que d'autres. En effet, cela pourrait peut-être expliquer les valeurs élevées obtenues dans le calcul du pourcentage de proies ingérées par jour.

Lors de ce mémoire, nous avons pu mettre en évidence une sélectivité positive des *Synechococcus* par les protozoaires. Pour ces résultats, il serait intéressant, d'une part, de continuer à calculer l'indice de sélectivité alimentaire afin de confirmer la présence de cette sélectivité et, d'autre part, d'étudier cette relation proies-prédateurs à partir d'une approche plus moléculaire qui permettrait de caractériser les interactions biochimiques qui pourraient exister entre ces individus.

Enfin, seul l'expérience de broutage par la technique de l'inhibiteur sélectif a été réalisée au lac Kivu dans le cadre de ce mémoire. Il serait donc intéressant de pouvoir réaliser une étude plus approfondie des populations de protozoaires et du broutage dans ce lac, notamment grâce à la technique d'ingestion de proies fluorescentes.

Bibliographie

Bibliographie

1. Agawin, Duarte, C. M. & Agusti, S. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. Limnol. Oceanogr 45, 591-600 (2000).

2. Ahlgren, G., Gustafsson, I.-B. & Boberg, M. Fatty acid content and chemical composition of freshwater Micoalgae. J. Phycol. 28, 37-50 (1992).

3. Alleman, L. Y. et al. Silicon isotopic fractionation in Lake Tanganyika and its main tributaries. Journal of Great Lakes Research 31, 509-519 (2005).

4. Azam, F., T., Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L.A. Meyer-Reil, F. Thingstad. The ecological role of water-column microbes in the sea. Mar. Ecol. Progr. Ser. 10, 257-263 (1983).

5. Beadle, L. C. The inland waters of tropical Africa, an introduction to tropical limnology (Longman, London, 1981).

6. Beauchamp, R. S. A. The Rift Valley lakes of Africa. Verh. Internat. Verein. Limnol. 15, 91-99 (1964).

7. Borsheim, K. Y. a. G. B. Cell volume to cell carbon conversion factors for a bacterivorous Monas sp. enriched from seawater. Mar. Ecol. Prog. Ser 36, 171-175 (1987).

8. Burgis, M. J. An estimate of zooplankton biomass for lake Tanganyika. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22, 1199-1203 (1984).

9. Callieri, C., Karjalainen, S. M. & Passoni, S. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy. Journal of Plankton Research 24, 785-796 (2002).

10. Callieri Cristiana, S. J. Picocyanobacteria success in ologotrophic lakes: fact or fiction? J. Limnol. 59, 72-76 (2000).

11. Chesson, J. The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging model. Ecology 64, 1297-1304 (1983).

12. Chrzanowski, T. H., J.G., Hubbard. Bacterial utilization of algal extracellular products in a southwestern reservoir. Hydrobiologia 179, 61-71 (1989).

13. Cole, J. J., S., Findlay, M.L., Pace. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. Mar. Ecol. Progr. Ser. 43, 1-10 (1988).

14. Coulter, G. W. Lake Tanganyika and its life (Natural History Museum and Oxford University press, 1991).

15. Crul, R. C. M. Management and conservation of the African Great Lakes (UNESCO, 1998).

16. Cuevas, L. A. & Morales, C. E. Nanoheterotroph grazing on bacteria and cyanobacteria in oxic and suboxic waters in coastal upwelling areas off northern Chile. Journal of Plankton Research 28, 385-397 (2006).
17. De Wever, A. et al. Bacterial community composition in Lake Tanganyika: vertical and horizontal heterogeneity. Applied and Environmental Microbiology 71, 5029-5037 (2005).

18. Degens Egon T., V. H. R. P., Wong How-Kin, Deuser, W.G & Jannasch, H.W. Lake Kivu : Structure, Chemistry and Biology of an East African Rift Lake. Geol. Rundsch 62, 245-277 (1973).

19. Degens Egon T., V. H. R. P., Wong How-Kin. Lake Tanganyika: Water Chemistry, Sediments, Geological Structure. Naturwissenschaften 58, 229-241 (1971).

20. Descy J.-P., H. M.-A., Stenuite S., Pirlot S., Leporcq B., Kimirei L., Sekadende B., Mwaitega S. R., Sinyenza D. . Phytoplankton pigments and community composition in Lake Tanganyika. Freshwater Biology 50, 668-684 (2005).

21. Edmond J. M., S. R. F., Craig H., Craig V., Weiss R. F., Coulter G. W. Nutrient chemistry of the water column of Lake Tanganyika. Limnol. Oceanogr 38, 725-738 (1993).

22. Falkner Kelly Kenison, M. C. I., Herbelin Sarah E., Edmond John M. The major and minor element geochemistry of Lake Baikal. Limnol. Oceanogr 36, 413-423 (1991).

23. Gasol, J. M. How to count picoalgae and bacteria with the FACScalibur flow cytometer (Departement de Biologia Marina i Oceanografia, Institut de Ciències del Mar, CSIC. Barcelona, 1999).

24. Guilford, S. J., Hecky, R. E., Taylor, W. D., Mugidde, R. & Bootsma, H. A. Nutrient enrichment experiments in tropical great lakes Malawi/Nyasa and Victoria. J. Great Lakes Res. 29, 89-106 (2003).

25. Hall J. A., V. W. F. Vertical and horizontal structure in the picoplankton communities of a coastal upwelling system. Marine Biology 106, 465-471 (1990).

26. Hecky R. E., K. H. J., Winnipeg. Phytoplankton ecology of the great lakes in the rift valleys of Central Africa. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 25, 197-228 (1987).

27. Hecky, R. E. The Kivu-Tanganyika basin : the last 14,000 years. Polskie Archiwum Hydrobiologii 25 (1978).

28. Hecky, R. E. in Lake Tanganyika and its life (ed. Coulter, G. W.) 90-110 (Oxford University Press, Oxford, 1991).

29. Hecky, R. E., Bootsma, H. A., Mugidde, R. M. & Bugenyi, F. W. B. in The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African Lakes (ed. Johnson, T. C. O., E.O.) 205-223 (Gordon & Breach Publ., Amsterdam, 1996).

30. Hecky, R. E., Fee, E. J., Kling, H. & Rudd, J. W. M. Studies in the planktonic ecology of lake Tanganyika. Fisheries & Marine Service, technical report 816, 11-51 (1978).

31. Hecky, R. E., Fee, E. J., Kling, H. J. & Rudd, J. W. Relationship between primary production and fish production in Lake Tanganyika. Trans. Am. Fisher. Soc. 110, 336-345 (1981).
32. Hecky, R. E. & Kilham, P. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. Limnol. Oceanogr 33, 796-822 (1988).

33. Hecky, R. E. & Kling, H. The phytoplankton and protozooplankton of the euphotic zone of Lake Tanganyika: Species composition, biomass, chlorophyll content, and spatio-temporal distribution. Limnol. Oceanogr. 26, 548-564 (1981).

34. Hillebrand Helmut, D. C.-D., Kirschtel David, Pollingher Utsa, Zohary Tamar Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. J. Phycol. 35, 403-424 (1999).

35. Homblette, N. in URBO 63 (FUNDP, 2006).

36. Jeffrey, S. W., R.F.C., M. & S.W, W. Phytoplankton Pigments in Oceanography. SCOR-UNESCO (1997).

37. Jerôme, T. in URBO 48 (FUNDP, 2004).

38. Kilham, S. S. & Kilham, P. Endless summer: internal loading processes dominate nutrient cycling in tropical lakes. Freshwater Biology 23, 379-389 (1990).

39. kurki, H., I. Vuorinen, E. Bosma, D. Bwebwa. Spatial and temporal changes in copepod zooplankton communities of lake Tanganyika. Hydrobiologia 407, 105-114 (1999).

40. Landry, M. R. Methods and controls for measuring the grazing impact of planktonic protists. Marine Microbial Food Webs 8, 37-57 (1994).

41. Lewis William M., J. in Perspectives in Tropical Limnology (ed. Schiemer, F. B., K.T.) (Academic Publishing, AmsterdamAcademic Publishing, 1996).

42. Lowe-McConnell, R. Recent research in the African Great Lakes: Fisheries, biodiversity and cichlid evolution (ed. Rouen, K.) (Freshwater Biological Association, Ambleside, Cumbria, UK, 2003).

43. Mackey, M. D., D. J. Mackey, H. W. Higgins, S. W. Wright. CHEMTAX — A program for estimating class abundances from chemical markers: Application to HPLC measurements of phytoplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser 144, 265-283 (1996).

44. Naithani, J., Deleersnijder, E. & Plisnier, P.-D. Analysis of wind-induced thermocline oscillations of lake Tanganyika. Environmental Fluid Mechanics 3, 23-39 (2003).

45. O'Reilly, C. M., Alin, S. R., Plisnier, P.-D., Cohen, A. S. & McKee, B. A. Climate change decreases aquatic ecosystem productivity in Lake Tanganyika, Africa. Nature 424, 766-768 (2003).

46. Pernthaler, J. Predation on prokaryoes in the water column and its ecological implications. Nat Rev Microbiology 3, 537-546 (2005).

47. Petit M., G. P. A., P. Lavandier. Phytoplanktonic exudation, bacterial reassimilation and production for three diel cycles in different trophic conditions. Arch. Hydrobiol. 146, 285-309 (1999).

48. Pirlot, S. et al. in URBO (FUNDP, 2006).

49. Pirlot Samuel, J.-P. D., Pierre Servais. Corrigendum: Correction of biomass estimates for heterotrophic micro-organisms in Lake Tanganyika. Freshwater Biology (2006).

50. Pirlot Samuel, J. V., Descy Jean-Pierre, Servais Pierre. Abundance and biomass of heterotrophic microorganisms in Lake Tanganyika. Freshwater Biology 50, 1219-1232 (2005).

51. Plisnier, P.-D. Limnological sampling during a second annual cycle (1994-1995) and some comparisons with year one on lake Tanganyika. Research for the management of the fisheries on lake Tanganiyka (1996).

52. Plisnier, P.-D. Recent climate and limnology changes in Lake Tanganyika. Verh. internat. Verein. Limnol. 27, 2670-2673 (2000).

53. Plisnier, P. D. et al. Limnological annual cycle inferred from physical-chemical fluctuations at three stations of Lake Tanganyika. Hydrobiologia 407 (1999).

54. Plisnier, P.-D. & Coenen, E. J. in The Great Lakes of the World (GLOW): food-web, health and integrity (ed. Munawar, M. H., R.E.) 83-96 (Backhuys, Leiden, 2001).

55. Putt, M. a. D. K. S. An Experimentally Determined Carbon : Volume Ratio for Marine "oligotrichous" Ciliates from Estuarine and Coastal Waters. Limnol. Oceanogr 34, 1097-1103 (1989).

56. Rufli, H. D. W. C. Preliminary analysis of zooplankton sampling and estimates of fish abundance in lake Tanganyika in october 1975. United Nations Food and Agriculture Organization Report (1976).

57. Sakamoto, T., Higashi, S., Wada, H., Murata, N. & Bryant, D. A. Low-temprerature-induced desaturation of fatty acids and expression of desaturase genes in the cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC 7002. FEMS Microbiology Letters 152, 313-320 (1997).

58. Sarmento, H., Isumbisho, M. & Descy, J. P. Phytoplankton ecology of Lake Kivu (eastern Africa). Journal of Plankton Research 28, 815-829 (2006).

59. Sarvala, J. et al. Trophic structure of Lake Tanganyika: carbon flows in the pelagic food web. Hydrobiologia 407, 140-173 (1999).

60. Sautour Benoît, F. A. L., Delmas Daniel, Herbland Alain, Laborde Pierre. Grazing impact of micro- and mesozooplankton during a spring situation in coastal waters off the Gironde estuary. 22, 531-552 (2000).

61. Sherr Evelyn B., S. B. F. in Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology (ed. Lewis) (1993).

62. Sieburth, J. M., Smetacek, V. & Lenz., J. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. Limnol. Oceanogr 23, 1256-1263 (1978).

63. Sondergaard M., B. R., N.O.G. Jorgensen. Extracellular organic carbon (EOC) released by phytoplankton and bacterial production. Oikos 45, 323-332 (1985).

64. Stenuite, S. in URBO 61 (FUNDP, 2003).

65. Stenuite Stephane, F. U., Hugo Sarmento, Samuel Pirlot, Anne-Laure Tarbe, Josep M. Gasol, Jean-Pierre Descy. Picoplankton of Lake Tanganyika: seasonality, spatial distribution and trophic fate. (2007).

66. Talling J.F., T. I. B. The Chemical Composition of African Lake Waters. Int. Revue ges. Hydrobiol. 50, 421-463 (1965).

67. Vanucci S., B. V. Presence or absence of picophytoplankton in the western Ross Sea during spring 1994 : a matter of size definition. Polar Biol. 20, 9-13 (1998).

68. Veldhuis J.W, K. R. T., Peter Croot, Bas van der Wagt. Picophytoplancton; a comparative study of their biochemical composition and photosynthétic properties. Journal of Sea research 53, 7-24 (2005).

69. Verburg, P., Hecky, R. E. & Kling, H. Ecological consequences of a century of warming in Lake Tanganyika. Science 301, 505-507 (2003).

70. Vörös Lajos, C. C., V.-Balogh Katalin, Bertoni Roberto Freshwater picocyanobacteria along a trophic gradient and light quality range. Hydrobiologia 369, 117-125 (1998).

71. Wetzel, R. G. Limnology (W.B. saunders company, 1983).

72. Wetzel, R. G. & Likens, G. E. Limnological Analyses (ed. Springer-Verlag) (1991).

73. Wootton, E. C. et al. Biochemical prey recognition by planktonic protozoa. Environmental Microbiology (2006).