

Variations à court terme des compartiments planctoniques d'un lac humique du Bouclier canadien

Short term variations of the planktonic compartments in a humic Canadian Shield lake

B. Pinel-Alloul, J. Devaux, C. Amblard, G. Bourdier, O. Marvalin, N. Angeli, M. Gawler et D. Pont

Volume 2, numéro 4, 1989

URI : <https://id.erudit.org/iderudit/705053ar>
DOI : <https://doi.org/10.7202/705053ar>

[Aller au sommaire du numéro](#)

Éditeur(s)

Université du Québec - INRS-Eau, Terre et Environnement (INRS-ETE)

ISSN

0992-7158 (imprimé)
1718-8598 (numérique)

[Découvrir la revue](#)

Citer cet article

Pinel-Alloul, B., Devaux, J., Amblard, C., Bourdier, G., Marvalin, O., Angeli, N., Gawler, M. & Pont, D. (1989). Variations à court terme des compartiments planctoniques d'un lac humique du Bouclier canadien. *Revue des sciences de l'eau / Journal of Water Science*, 2(4), 755–775. <https://doi.org/10.7202/705053ar>

Résumé de l'article

Les variations spatio-temporelles à court terme des compartiments planctoniques ont été étudiées simultanément du 30 juillet au 5 août 1986 dans un lac humique du Bouclier canadien. L'abondance du bactérioplancton fluctue de $1,4$ à $1,7 \cdot 10^6$ cell. ml^{-1} (coloration DAPI) ou de $2,7$ à $7,7 \cdot 10^6$ cell. ml^{-1} ; (coloration Acridine Orange). La production du bactérioplancton estimée par incorporation de ^3H méthyl thymidine, varie de 4 à $24 \cdot 10^6$ cell. $\text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$. Les valeurs d'activité hétérotrophe potentielle bactérienne estimée par assimilation de ^{14}C glucose, s'échelonnent de $0,007$ à $0,065 \mu\text{g C} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. La biomasse pigmentaire (chlore. a et pheopigments) varie de $6,8$ à $21,7 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$. La production primaire est très faible (max. : $10 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$; $20 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) et décroît très rapidement avec la profondeur (25 % à 82 % dans le premier mètre). Le microzooplancton (Rotifères, *Bosmina*, nauplies) représente plus de 90 % du peuplement zooplanctonique et les taux de broutage global du macrozooplancton sont faibles (25 % j^{-1}). Les compartiments hétérotrophes prédominent dans le métabolisme du lac par rapport au compartiment autotrophe. Les patrons de variation spatiale reflètent la stratification verticale des compartiments et des processus autotrophes et hétérotrophes. Les maxima de photosynthèse, d'ATP et de production bactérienne se situent dans les eaux épilimnétiques tandis que les maxima d'abondance du bactérioplancton et des pigments se rencontrent dans l'hypolimnion. Le zooplancton est plus dense et broute d'avantage dans la strate 1-3 m. Ces variations spatiales semblent influencer l'activité hétérotrophe potentielle du bactérioplancton. Nos résultats montrent aussi des variations temporelles à court terme de la production primaire, de l'assimilation hétérotrophe et du broutage du macrozooplancton. Cette étude préliminaire met en lumière la nécessité de tenir compte des variations à court terme lors des études des relations trophodynamiques dans les écosystèmes planctoniques.

Variations à court terme des compartiments planctoniques d'un lac humique du Bouclier canadien

Short term variations of
the planktonic compartments in
a humic Canadian Shield lake

B. PINEL-ALLOUL(1), J. DEVAUX(2), Ch. AMBLARD(2), G. BOURDIER(2),
O. MARVALIN(2), N. ANGELI(3), M. GAWLER(3), D. PONT(4)

RÉSUMÉ

Les variations spatio-temporelles à court terme des compartiments planctoniques ont été étudiées simultanément du 30 juillet au 5 août 1986 dans un lac humique du Bouclier canadien. L'abondance du bactérioplancton fluctue de $1,4$ à $1,7 \cdot 10^6$ cell. ml^{-1} (coloration DAPI) ou de $2,7$ à $7,7 \cdot 10^6$ cell. ml^{-1} (coloration Acridine Orange). La production du bactérioplancton estimée par incorporation de ^3H méthyl thimidine, varie de 4 à $24 \cdot 10^6$ cell. $\text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$. Les valeurs d'activité hétérotrophe potentielle bactérienne estimée par assimilation de ^{14}C glucose, s'échelonnent de $0,007$ à $0,065 \mu\text{g C.l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. La biomasse pigmentaire (chloro. α et pheopigments) varie de $6,8$ à $21,7 \text{ mg.m}^{-3}$. La production primaire est très faible (max. :

* Contribution n° 342 du Groupe de Recherches en Ecologie des Eaux Douces, Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal.

- (1) Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128 Succ "A", Montréal, Qué. H3C 3J7, Canada.
- (2) Groupe de Zoologie et de Protistologie, U.A. CNRS 138, Université de Clermont-Ferrand, Complexe Scientifique des Cézeaux, B.P. 45, 63177 Aubière, France.
- (3) Station d'Hydrobiologie Lacustre de Thonon, INRA, avenue de Corzent, B.P. 11 F, 74203 Thonon-les-Bains Cedex, France.
- (4) Laboratoire d'Hydrobiologie, Université de Provence Saint-Charles, 3, Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 3, France.

10 mg C. m⁻³.h⁻¹ ; 20 mg C.m⁻².h⁻¹) et décroît très rapidement avec la profondeur (25 % à 82 % dans le premier mètre). Le microzooplancton (Rotifères, *Bosmina*, nauplies) représente plus de 90 % du peuplement zooplanctonique et les taux de broutage global du macrozooplancton sont faibles (25 % j⁻¹). Les compartiments hétérotrophes prédominent dans le métabolisme du lac par rapport au compartiment autotrophe. Les patrons de variation spatiale reflètent la stratification verticale des compartiments et des processus autotrophes et hétérotrophes. Les maxima de photosynthèse, d'ATP et de production bactérienne se situent dans les eaux épilimnétiques tandis que les maxima d'abondance du bactérioplancton et des pigments se rencontrent dans l'hypolimnion. Le zooplancton est plus dense et broute d'avantage dans la strate 1-3 m. Ces variations spatiales semblent influencer l'activité hétérotrophe potentielle du bactérioplancton. Nos résultats montrent aussi des variations temporelles à court terme de la production primaire, de l'assimilation hétérotrophe et du broutage du macrozooplancton. Cette étude préliminaire met en lumière la nécessité de tenir compte des variations à court terme lors des études des relations trophodynamiques dans les écosystèmes planctoniques.

Mots clés : Variations spatio-temporelles, bactérioplancton, phytoplancton, zooplancton, lac humique, Bouclier canadien.

SUMMARY

Short term spatial and temporal variations in planktonic compartments were studied simultaneously, from July 30th to August 5th, 1986, in a humic lake on the Canadian Shield. Abundance of bacterioplankton ranged from 1,4 to 1,7 10⁶ cell. ml⁻¹ (DAP1) or from 2,7 to 7,7 10⁶ cell. ml⁻¹ (Acridine Orange). Bacterial production, as measured by incorporation of ³H methyl-thymidine, was estimated at 4-24 10⁶ cells. l⁻¹. h⁻¹ and potential heterotrophic bacterial activity ranged from 0,007 to 0,065 µg C.l⁻¹. h⁻¹, as estimated by ¹⁴C glucose incorporation. Pigments biomass (chloro. *a* and phaeopigments) varied from 6,8 to 21,7 mg m⁻³. Primary production was low (max. : 10 mg C.m⁻³. h⁻¹ ; 20 mg C.m⁻². h⁻¹) and decreased rapidly with depth (25-82 % in 1 m depth). Microzooplankton (rotifera, *Bosmina*, nauplii) accounted for more than 90 % of total numbers and macrozooplankton global grazing rates were low (25 % d⁻¹). The heterotrophic compartments play a greater role in the lake metabolism than the autotrophic compartment. Spatial variations reflect the stratification of the heterotrophic and autotrophic organisms and processes with depth. Maximum levels in primary production, ATP and bacterial production occur in epilimnetic waters, while maxima in bacterial numbers and algal pigments occur in the hypolimnion. Zooplankton density and macrozooplankton grazing rates were higher in the 1-3 m strata. These spatial patterns seem to influence the vertical profiles of the bacterial potential heterotrophic activity. Our results also show short term temporal

variations in primary production, potential heterotrophic activity of bacterioplankton and macrozooplankton grazing rates. This preliminary study stresses the importance of short term variations in the assessment of the trophodynamics of the planktonic food web.

Key-words : *Spatial and temporal variations, bacterioplankton, phytoplankton, zooplankton, humic lake, Canadian Shield.*

INTRODUCTION

Une grande majorité des petits lacs de la forêt boréale du Bouclier canadien au nord du Québec (LEGENDRE *et al.*, 1980), et de l'Ontario (CLEUGH et HAUSER, 1971) ainsi qu'au Labrador (ENGSTROM, 1987) et à Terre-Neuve (KEREKES, 1974) ont un faciès humique et dystrophe. En raison de la nature géologique du Bouclier canadien et de la présence de substances humiques, ces lacs ont des eaux peu tamponnées, faiblement minéralisées et légèrement acides (BOBEE et LACHANCE, 1984 ; LACHANCE *et al.*, 1984). Les matières humiques dissoutes exercent un rôle majeur sur le fonctionnement de ces écosystèmes en limitant d'une part, l'activité biologique des autotrophes par fixation des métaux-traces et des phosphates (JACKSON et HECKY, 1980), d'autre part en induisant une importante coloration des eaux, limitant ainsi l'épaisseur de la zone euphotique (GUILDFORD *et al.*, 1987).

Les études limnologiques des lacs humiques sont encore peu nombreuses et présentent souvent un caractère fragmentaire. Certains travaux traitent de l'influence de la morphométrie, de l'hydrologie et de la végétation sur les apports en matières humiques (KEREKES, 1974 ; RAPP *et al.*, 1985 ; CRONAN et AIKEN, 1985 ; ENGSTROM, 1987), d'autres études abordent divers aspects de l'écologie du plancton : variations saisonnières et diurnes de la production primaire et de la respiration du phytoplancton (ARVOLA, 1983 et 1984 ; SALONEN *et al.*, 1983), importance relative du broutage des Daphnies sur les Algues et les Bactéries (KANKAALA, 1988). Seulement deux lacs humiques de Finlande ont fait récemment l'objet d'analyses simultanées des diverses composantes du plancton (RASK *et al.*, 1986 ; ARVOLA *et al.*, 1986).

L'étude présentée ici traite de l'écologie planctonique d'un petit lac humique du bouclier canadien : le lac Cromwell. Les objectifs sont d'analyser simultanément les variations spatio-temporelles à court terme et les relations trophodynamiques des différents compartiments du plancton. Sachant que les interrelations entre les organismes planctoniques sont liées à des processus trophiques présentant une dynamique importante sur de courtes échelles spatio-temporelles (RIEMANN et SONDERGAARD, 1986), nous avons analysé deux axes de variation : l'axe spatial lié à la profondeur et à la stratification thermique et physico-chimique du lac, l'axe temporel lié aux changements diurnes et hebdomadaire durant trois cycles nycthéméraux consécutifs. Nous ne présentons ici que les résultats globaux de l'analyse des variations spatio-temporelles à court terme des réponses numériques (structure, abondance et biomasse) et fonctionnelles (production, assimilation hétérotrophe

et broutage) des compartiments bactéri-, phyto- et zooplanctoniques. L'analyse détaillée de chacun des compartiments et de leurs interrelations est en cours et fera l'objet de publications ultérieures.

Plusieurs aspects de la limnologie physique et de l'écologie du plancton du lac Cromwell ont déjà été étudiés : 1) variations saisonnières de la distribution spectrale de la lumière dans la colonne d'eau (HEINERMANN et ALI, 1988), 2) cycles de développement et variations annuelles de l'abondance, de la biomasse et de la structure en taille des Crustacés planctoniques (PAQUETTE et PINEL-ALLOUL, 1982 ; LOUBIER, 1983 ; MARTIN et PINEL-ALLOUL, 1988), 3) variations saisonnières de la structure en taille du phytoplancton (JORDAN *et al.*, 1988), et 4) contribution des différentes classes de taille du phytoplancton à la biomasse et à la production primaire (LAFOND *et al.*, 1989). Toutefois, ces travaux portaient sur des échelles temporelles annuelles et n'appréhendaient pas de façon simultanée les différentes composantes du plancton.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Situé sur les contreforts du Bouclier canadien à 80 km au nord de Montréal (74° Ouest - 46° Nord), le lac Cromwell (figure 1) est un petit lac d'origine glaciaire, humique, peu profond et de faible superficie. Le tableau 1 résume ses principales caractéristiques morphométriques et physico-chimiques. Son régime thermique est de type dimictique (MARTIN et PINEL-ALLOUL, 1988).

L'échantillonnage a été effectué avec un pas de temps de 4 h, à 5 profondeurs (0, 1, 2, 3 et 5 m) représentatives des strates épi-, méta- et hypolimnétiques dans la zone la plus profonde du lac. La période d'échantillonnage s'étend sur trois cycles nycthémeraux réalisés entre le 30 juillet et le 5 août 1986. Des échantillons d'eau ont été récoltés à chaque profondeur avec un hydrocapteur Van Dorn de 6 litres, pour estimer les concentrations en phosphore total (PT), en nitrates ($\text{NO}_2 + \text{NO}_3$) et en ammoniacque (NH_4) selon les méthodes indiquées au tableau 1. L'énergie lumineuse (E_2) transmise dans la colonne d'eau a été mesurée avec un intervalle de profondeur de 0,5 m durant chaque cycle lors des prélèvements de 13, 17 et 9 heures. Le coefficient d'extinction (K) a été calculé à partir des données de transmission lumineuse obtenues à 13 heures par régression du log naturel de E_2 en fonction de la profondeur z . La transparence de l'eau a été estimée par la profondeur de disparition du disque de Secchi lors des prélèvements de 13 heures. Les profils de température ($^{\circ}\text{C}$) et d'oxygène (mg.l^{-1}) ont été établis lors de chaque prélèvement et les concentrations en oxygène ont ensuite été converties en pourcentages de saturation (WETZEL et LIKENS, 1979). Les variations des teneurs des éléments nutritifs (NO_2 - NO_3 , NH_4 , PT), de la transparence de l'eau (Secchi), du coefficient d'extinction (K) et de la profondeur de la zone euphotique durant la période d'échantillonnage sont rapportées au tableau 1. La stratification thermique et physico-chimique fut très stable durant la période d'étude (figure 2). La thermocline, très prononcée, se situait entre 2,5 et 4 mètres. Les couches profondes ($> 3,5$ m) étaient totalement anoxiques, ce qui se reflétait par de très fortes teneurs en ammoniacque (tableau 1).

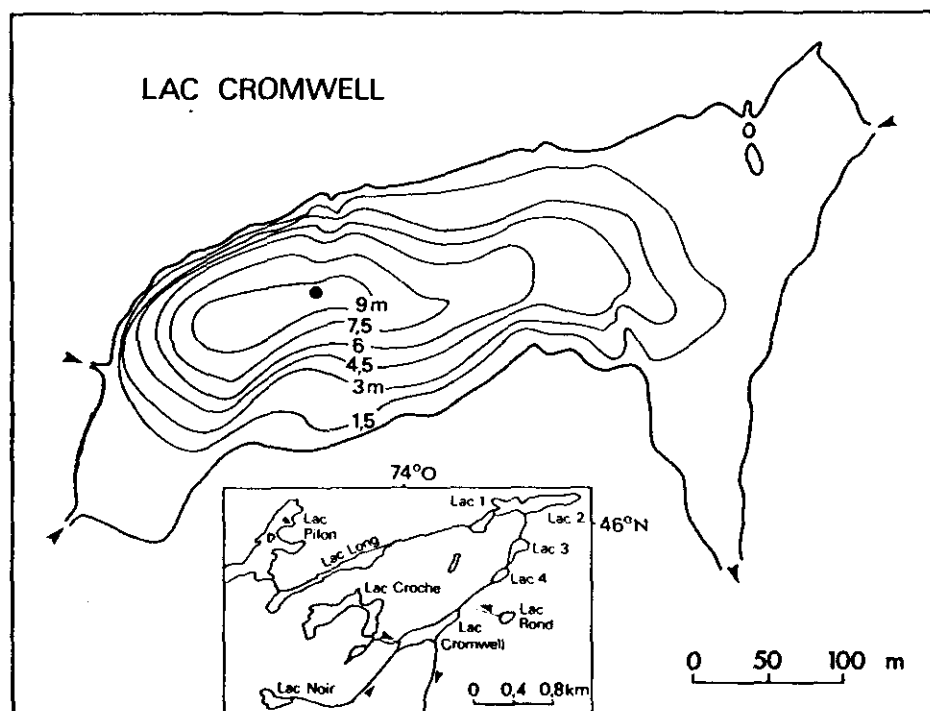


Figure 1. - Carte bathymétrique du lac Cromwell et site d'échantillonnage.

Figure 1. - Bathymetric map of lake Cromwell and sampling site.

Echantillonnage et analyses des compartiments planctoniques

Les échantillons de bactérioplancton ont été préfiltrés sur filet à vide de maille de $64\ \mu\text{m}$ et fixés à la formaldéhyde (concentration finale de 2 %). Des sous-échantillons de 3 à 10 ml ont ensuite été filtrés sur membranes noires Nucléopore de $0,22\ \mu\text{m}$ de porosité. Le comptage des Bactéries par épifluorescence a été fait selon deux méthodes : après coloration au DAPI ($0,1\ \mu\text{g ml}^{-1}$) (PORTER et FEIG, 1980) et après coloration à l'Acridine orange (0,01 %) (HOBBIE *et al.*, 1977). La production du bactérioplancton a été mesurée lors du 3ème cycle nycthéral par incubation *in situ*, durant 30 mn d'échantillons de 20 ml d'eau inoculés avec 5 μl de ^3H méthyl thymidine (activité de 73 Ci/mmole) selon la méthode de FUHRMANN et AZAM (1982) et SERVAIS (1988). L'activité hétérotrophe potentielle du bactérioplancton a été estimée à chacun des cycles par assimilation à l'obscurité, *in situ*, pour une période de 4 heures, de D-U ^{14}C Glucose (240 mCi/mmole) (OVERBECK, 1979 ; MARVALIN, 1987).

Tableau 1. - Caractéristiques morphométriques, physico-chimiques et trophiques du lac Cromwell.

Table 1. - Morphometric, physical, chemical, and trophic characteristics of lake Cromwell.

MORPHOMETRIE ^a		PHYSICO-CHIMIE ET TROPHIE ^a	
Surface (ha)	9,17	Trans. (Secchi m)	2,39 ± 0,27
		Trans. (Secchi m) ^c	1,85 - 2,10
Prof. max. (m)	9,00	Cond. (µS cm ⁻¹)	35,12 ± 10,61
Prof. moy. (m)	3,04	PT (µg l ⁻¹)	11,47 ± 3,59
		PT (µg l ⁻¹) ^c	6,93 ± 4,78
Volume (10 ³ m ³)	279,20	Alc. (mg CaCO ₃ l ⁻¹)	9,83 ± 1,55
Del. Vol. (DV)	1,02	pH ^b	6,34 ± 0,26
Del. Riv. (DL)	1,77	% saturation O ₂ hypolimnétique	2,00
Périmètre (km)	2,01	Coeff. Extinc. (K) ^c	1,31
Longueur (km)	0,63	Prof. euphot. (m) ^c	1,25 - 3,00
		NO ₂ -NO ₃ (mg l ⁻¹) ^c	< 0,01
		NH ₄ (mg l ⁻¹) épi- ^c méta- ^c	0,025 ± 0,018
		NH ₄ (mg l ⁻¹) hypo- ^c	0,211 ± 0,052

a) Moyennes estivales ($\bar{X} \pm Sx$) : Lafond (1985) ; Lafond *et al.*, 1989.

b) Moyennes estivales ($\bar{X} \pm Sx$) : Paquette et Pinel-Alloul (1982).

c) Présente étude : 30 juillet - 5 août 1986 ($\bar{X} \pm Sx$)

Méthodes : PT : colorimétrie après digestion au persulfate (APHA, 1980)

NO₂-NO₃ : réduction sur colonne de cadmium (BREWER et RILEY, 1965)

NH₄ : méthode AFNOR au bleu d'indophénol

L'analyse du phytoplancton a été réalisée sur deux classes de taille (0,45-64 µm ; 12-64 µm), la troisième classe 0,45-12 µm étant estimée par différence. L'activité photosynthétique a été mesurée à chacun des cycles, par incorporation de ¹⁴C (3 µCi de NaH ¹⁴CO₃) selon la méthode de STEEMANN-NIELSEN (1952). Le dosage des pigments (chlorophylle *a* et phéopigments) a été fait sur des extraits acétoniques de sous-échantillons de 100 ml (0,45-64 µm) ou de 200 ml (12-64 µm). Les concentrations en pigments ont été calculées à partir des équations de STRICKLAND et PARSONS (1972). Les nucléotides adényliques ont été extraits au DMSO (99 %) (AMBLARD et EL MAGOURI, 1985) sur des sous-échantillons de 20 ml (0,45-64 µm) ou de 50 ml (12-64 µm), le dosage étant réalisé par la méthode à la luciférase après conversion enzymatique de l'AMP et de l'ADP en ATP (AMBLARD, 1986). Selon la nature du composé adénylique considéré, les coefficients de variation évoluent de 7 à 11 %.

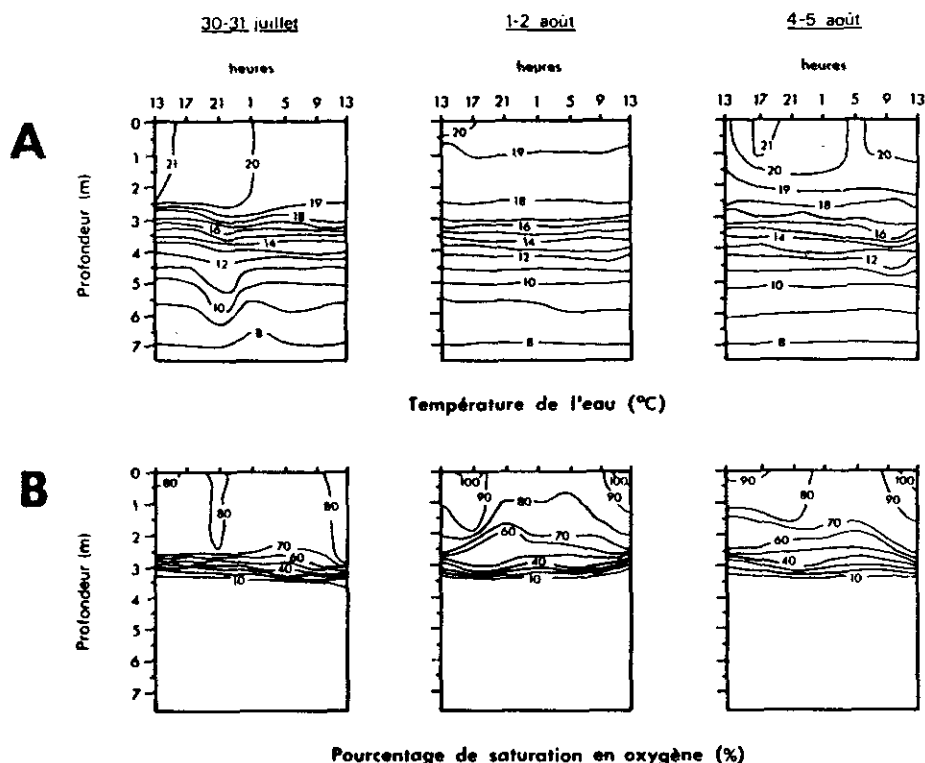


Figure 2. - Isothermes ($^{\circ}\text{C}$) (A) et isoplèthes du pourcentage de saturation en oxygène (B) en fonction de la profondeur.

Figure 2. Isotherms ($^{\circ}\text{C}$) (A) and isopleths of the percentage of oxygen saturation (B) in relation to depth.

Le zooplancton fut récolté à chaque profondeur avec une trappe à plancton Schindler-Patalas de 32,5 litres (SCHINDLER, 1969), munie d'un filet de 53 μm de vide de maille, puis fixé à la formaldéhyde (concentration finale 2 %). L'abondance des taxons du zooplancton a été évaluée par comptage de sous-échantillons de 5 ml (PINEL-ALLOUL et METHOT, 1984). Les Diptères *Chaoborus* ont été dénombrés sur la totalité de l'échantillon. Des expériences de broutage global du macrozooplancton ($> 250 \mu\text{m}$) furent réalisées en triplicats durant le dernier cycle nycthéral avec une chambre de type Haney modifiée (GAWLER et CHAPUIS, 1987). Des Algues du genre *Chlamydomonas* ont été utilisées comme radiotraceurs. Elles furent maintenues durant 24 h dans un milieu AAP carencé en carbone, puis marquées par incubation pour la même durée en présence d'une solution de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (activité spécifique de 30-60 Ci/mmmole). La taille des Algues marquées correspond à celle des espèces dominantes au lac Cromwell (JORDAN *et al.*, 1988). L'ajout d'Algues marquées a été maintenu au-dessous de 10 % des teneurs naturelles (JARVIS, 1966) et la période de broutage a varié de 5 à 6 minutes. Les témoins ont été établis avec des organismes préalablement tués à la formaldéhyde concentrée. Les taux de filtration du macrozooplancton ($\text{ml.ind.}^{-1}\text{j}^{-1}$) et les taux de broutage global ($\% \text{ j}^{-1}$) ont été calculés selon les équations proposées par GAWLER et ANGELI (1987).

RÉSULTATS

Bactérioplancton

L'abondance du bactérioplancton varie en moyenne de $1,36$ à $1,74 \cdot 10^6$ cell.ml⁻¹ (DAPI) ou de $2,7$ à $7,7 \cdot 10^6$ cell.ml⁻¹ (acridine orange) (tableau 2). Dans la strate 1-3 m, l'abondance du bactérioplancton varie peu mais elle semble légèrement plus élevée dans l'hypolimnion anoxique (5 m), quelle que soit la méthode utilisée. Avec la méthode DAPI, nous n'avons pas noté pour aucune profondeur, de variations importantes et systématiques de l'abondance en fonction de l'heure. Avec la méthode à l'acridine orange, un maximum d'abondance cellulaire apparaît de nuit (1 h) à toutes les profondeurs sauf 2 m. La majorité du peuplement bactérien pélagique est formée de cocci de $0,3$ à $0,7 \mu\text{m}$ de diamètre (moyenne de $0,5 \mu\text{m}$), ayant un biovolume de $0,014$ à $0,180 \mu\text{m}^3$ (moyenne de $0,065 \mu\text{m}^3$). En utilisant $0,121 \text{ pg C par } \mu\text{m}^3$ comme facteur de conversion (RIEMANN et SONDERGAARD, 1986), la biomasse du bactérioplancton dans le lac Cromwell varie en moyenne de $8,26$ à $13,68 \mu\text{g C.l}^{-1}$ (DAPI) ou de $21,2$ à $60,6 \mu\text{g C.l}^{-1}$ (Acridine orange).

Tableau 2. - Abondance du bactérioplancton (nb. cell. 10^6 ml^{-1}) à différentes profondeurs.

Table 2. - The cell density ($10^6 \text{ cell. ml}^{-1}$) in bacterioplankton at different depths.

PROFONDEUR	n	DAPI ^a	n	ACRIDINE ORANGE ^b
		$\bar{X} \pm Sx$		(Extrêmes)
1 m	7	$1,36 \pm 0,62$	7	(2,7 - 5,6)
2 m	7	$1,20 \pm 0,49$	7	(2,8 - 5,2)
3 m	7	$1,05 \pm 0,42$	7	(2,7 - 5,6)
5 m	6	$1,74 \pm 0,54$	7	(4,0 - 7,7)
1-5 m	27	$1,32 \pm 0,55$	28	$4,15^c$
	27	(0,37 - 2,79)	28	(2,7 - 7,7)

a) Valeurs moyennes et écarts types lors du cycle nycthéméral du 4-5 août.

b) Valeurs extrêmes basées sur la moyenne de 3 réplicats d'analyse lors du cycle nycthéméral du 4-5 août.

c) Valeur moyenne.

La production du bactérioplancton estimée par incorporation de méthyl thymidine tritiée durant la série journalière du 4-5 août, varie de $4,07$ à $23,78 \cdot 10^6 \text{ cell. l}^{-1}$ ($\bar{X} \pm Sx = 10,35 \pm 4,85$; $n = 27$). En moyenne, les maxima sont enregistrés à 2 m ($13,16 \pm 2,61$) et 3 m ($13,13 \pm 5,16$) et les minima à 5 m ($4,75 \pm 0,62$) (figure 3A). Une baisse de production est observée à 5 heures dans la strate 1-3 m. Les profils verticaux d'activité hétérotrophe potentielle mettent en évidence une importante variabilité spatio-temporelle (figure 3B). Les valeurs s'échelonnent

d'un minimum de $0,007 \mu\text{g C.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ relevé à 2 m entre 1 et 5 heures à un maximum de $0,065 \mu\text{g C.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ relevé à 3 m durant la même période. La valeur moyenne de l'assimilation hétérotrophe est de $0,029 \mu\text{g C.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$. Il existe deux zones de forte activité hétérotrophe potentielle, l'une dans l'épilimnion (1 m) et l'autre dans le méta- et l'hypolimnion (3-5 m).

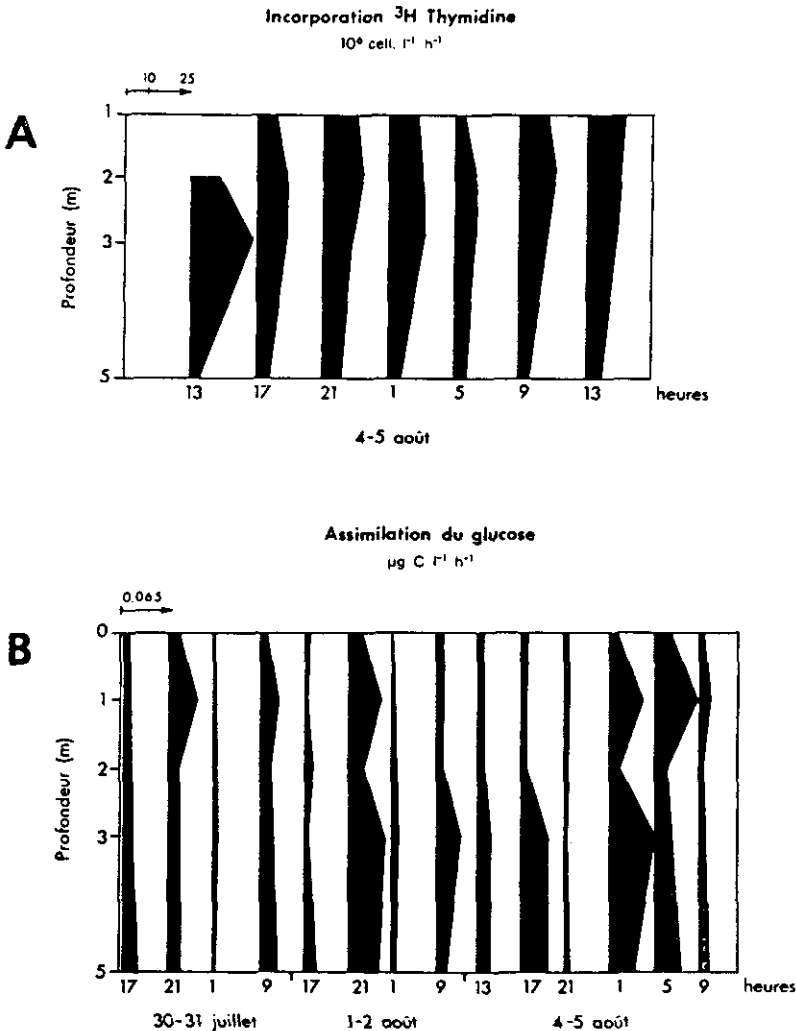


Figure 3. - Variations spatio-temporelles de la production (A) et de l'activité hétérotrophe potentielle (B) du bactérioplancton.

Figure 3. - Spatial and temporal variations of bacterial production (A) and heterotrophic potential activity (B).

Phytoplankton

La biomasse des classes de taille du phytoplancton exprimée par les concentrations en chlorophylle *a* et en phéopigments (figure 4), fluctuent dans la strate 0-3 m de 6,82 à 21,67 mg.m⁻³ pour la classe de taille 0,45-64 µm et de 3,07 à 16,22 mg.m⁻³ pour la classe de taille 12-64 µm. La sédimentation et la concentration du phytoplancton dans l'hypolimnion se reflètent par des maxima de pigments à 5 m (18,23 à 31,44 mg.m⁻³). La classe de taille inférieure à 12 µm avec des concentrations en pigments variant de 0,46 à 10 mg.m⁻³, constitue selon les profondeurs et les heures, de 2 à 83 % (en moyenne 35 %) de la teneur en pigments de la classe de taille 0,45-64 µm. Ces valeurs sont voisines de celles rapportées par LAFOND *et al.* (1989) pour un ensemble de 10 lacs situés dans la même région où la classe de taille inférieure à 10 µm représente dans la zone épilimnique de 45 à 65 % de la biomasse (chlor. *a*) de la fraction 0,45-64 µm.

Les teneurs en ATP et en nucléotides adényliques totaux (ATP + ADP + AMP) pour chaque classe de taille durant les trois cycles nycthéméraux sont rapportées au tableau 3. La classe de taille inférieure à 12 µm constitue de 30 à 44 % (en moyenne 35 %) des concentrations en ATP et de 50 à 55 % de l'ensemble des nucléotides adényliques de la classe de taille 0,45-64 µm. En général, les concentrations en ATP sont relativement homogènes dans la strate 0-3 m et s'abaissent légèrement à 5 m (figure 5). La somme des nucléotides adényliques suit un patron de répartition verticale similaire à celui de l'ATP. Comparés à la répartition verticale des pigments (figure 4), ces résultats indiquent qu'une part importante du seston présent dans l'hypolimnion est de nature détritique.

Tableau 3. - Concentrations (p moles l⁻¹) en ATP et en nucléotides adényliques (ε : ATP + ADP + AMP) pour les classes de taille du phytoplancton : moyenne et extrêmes ().

Table 3. - ATP and adenine nucleotides (ε : ATP + ADP + AMP) concentrations (p moles l⁻¹) in the phytoplankton size classes : mean and range.

CYCLES	0,45 - 64 µm		12 - 64 µm	
	ATP	ε	ATP	ε
30-31 juil.	1574 (929-2158)	6160 (3620-8400)	1095 (694-1390)	3300 (1905-4416)
1-2 août	1795 (1079-2408)	7461 (5608-9562)	1146 (740-1623)	3359 (2260-4010)
4-5 août	1511 (1050-2023)	4585 (2781-7739)	849 (557-1183)	1832 (1182-2324)

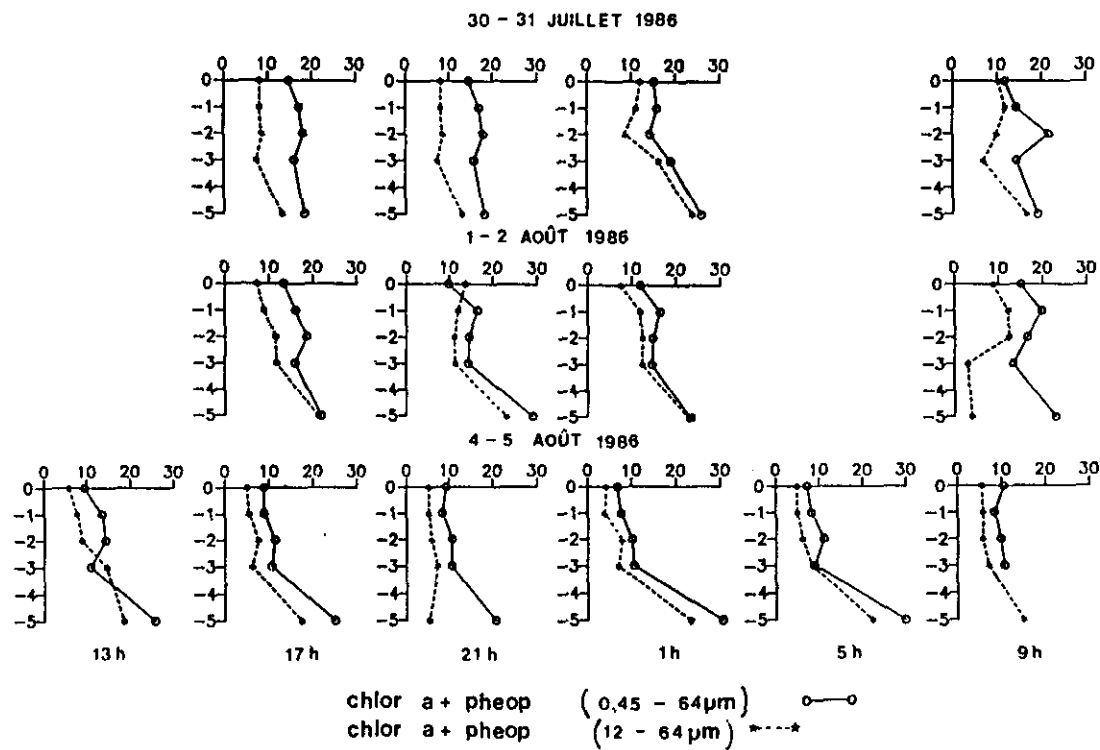


Figure 4. - Profils verticaux des concentrations en chlorophylle *a* et en phéopigments des classes de taille 0,45-64 μm et 12-64 μm du phytoplancton.

Figure 4. - Vertical profiles of chlorophyll *a* and phaeopigments concentrations in the 0,45-64 μm and 12-64 μm phytoplankton size classes.

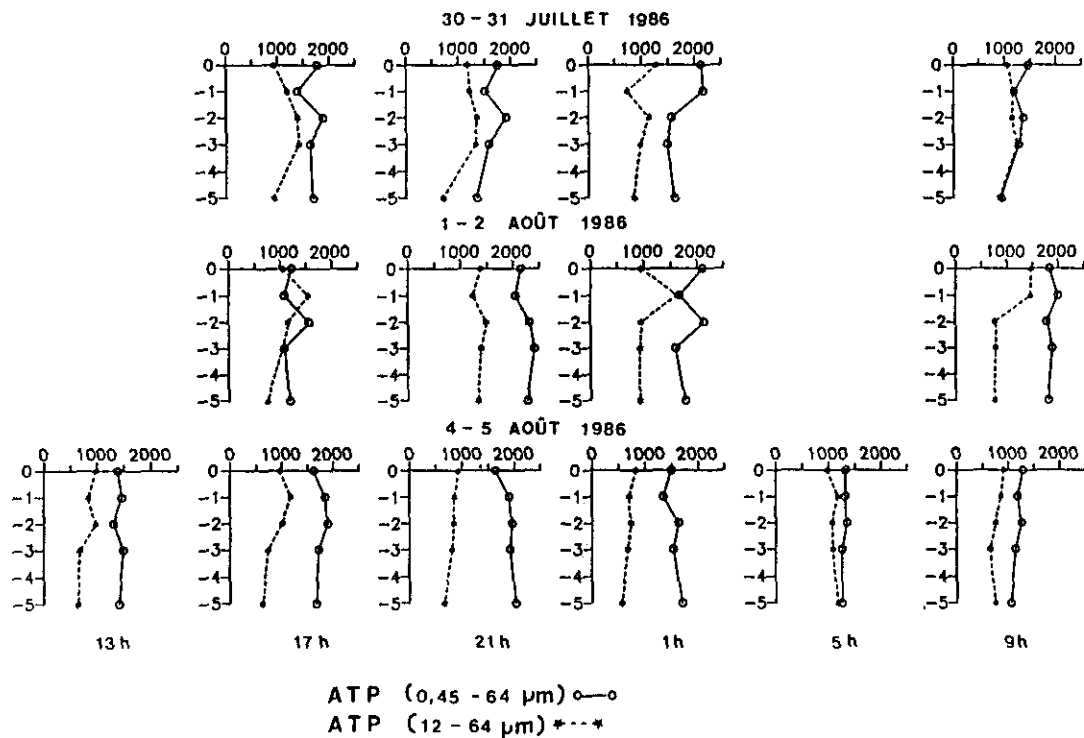


Figure 5. - Profils verticaux des concentrations en ATP des classes de taille 0,45-64 µm et 12-64 µm du phytoplancton.

Figure 5. - Vertical profiles of ATP concentrations in the 0,45-64 µm and 12-64 µm phytoplankton size classes.

La production primaire est généralement faible et se limite surtout à l'épilimnion (figure 6). Les valeurs maximales, notées en surface (0 m) durant les périodes d'incubation de 9-13 h et 13-17 h, varient de 6,9 à 10,52 mg C.m⁻³.h⁻¹ pour la classe de taille 0,45-64 µm et de 5,13 à 9,46 mg C.m⁻³.h⁻¹ pour la classe de taille 12-64 µm. Exprimée par unité de surface, la production primaire de la fraction 0,45-64 µm varie de 7,95 à 18,47 mg C.m⁻² pour la période de 13-17 h et de 9,21 à 19,68 mg C.m⁻² pour la période de 9-13 h. Les valeurs correspondantes pour la fraction 12-64 µm sont respectivement de 5,47 à 14,35 et de 6,49 à 15,80 mg C.m⁻². Au crépuscule et à l'aube, les productions sont évidemment beaucoup plus faibles (1,34 à 5,66 mg C.m⁻² pour la fraction 0,45-64 µm et 0,71 à 4,91 mg C.m⁻² pour la fraction 12-64 µm). Lors des deux derniers cycles, l'activité photosynthétique est plus importante à 2 et 3 m qu'elle ne l'était durant le premier cycle (figure 6). La contribution de la fraction 0,45-12 µm à la production autotrophe est très variable (0-86 % ; en moyenne 27 %). LAFOND *et al.* (1989) rapportent également d'importantes variations dans la contribution du nanoplankton (< 10 µm) à la production primaire dans 10 lacs du Bouclier canadien.

Zooplancton

La communauté zooplanctonique est dominée numériquement par les Rotifères (tableau 4). Le microzooplancton de taille inférieure à 250 µm essentiellement composé de Rotifères, du Cladocère *Bosmina longirostris* et de nauplies de Copépodes (MARTIN et PINEL-ALLOUL, 1988), représente plus de 90 % du peuplement. La stratification thermique et physico-chimique du lac (figure 2) influe fortement sur la répartition verticale des peuplements qui se concentrent préférentiellement dans la strate 1-3 m (tableau 4), à l'exception des Diptères *Chaoborus* spp., très rares dans les eaux superficielles en période diurne durant laquelle ils ne sont rencontrés que dans l'hypolimnion. Ils présentent un patron de migrations journalières très marqué avec des maxima d'abondance entre 1 et 3 m à 2 heures (tableau 4).

L'activité de broutage du macrozooplancton (tableau 5) est très réduite à 5 m, ce qui traduit la limitation exercée par l'hypolimnion anoxique. Le même schéma de répartition verticale du broutage a été noté par HANEY (1973) dans un petit lac eutrophe de Nouvelle-Angleterre ayant aussi un hypolimnion anoxique. Le macrozooplancton du lac Cromwell, dominé par des Copépodes, a un taux de broutage global (Bg) plus élevé de jour que de nuit (tableau 5). Les taux de broutage individuel (Bm) varient de 1,72 à 24,71 ml.ind⁻¹.j⁻¹. Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles rapportées pour *Diaptomus sicilis* (1,3-32,3 ml.ind⁻¹.j⁻¹) par NARITA et WARD (1972) ; elles sont par contre supérieures à celles obtenues pour *Skistodiaptomus oregonensis* par HANEY (1973) (0,24-1,4 ml.ind⁻¹.j⁻¹) et McQUEEN (1970) (0,11-1,43 ml.ind⁻¹.j⁻¹) et pour *Diaptomus minutus* par CHOW-FRASER (1986) (2,86-4,41 ml.ind⁻¹.j⁻¹). Bien que des variations d'un facteur de 10 dans les taux de filtration chez les Crustacés planctoniques soient couramment observées (THOMPSON *et al.*, 1982), ces variations sont sans doute en partie attribuables au fait que nos valeurs correspondent à une moyenne individuelle calculée à partir du broutage de la communauté macrozooplanctonique totale, au sein de laquelle se rencontrent quelques Cladocères tels que *Diaphanosoma* sp. et *Daphnia* spp. dont les taux de filtration sont plus élevés que ceux des Diaptomidae.

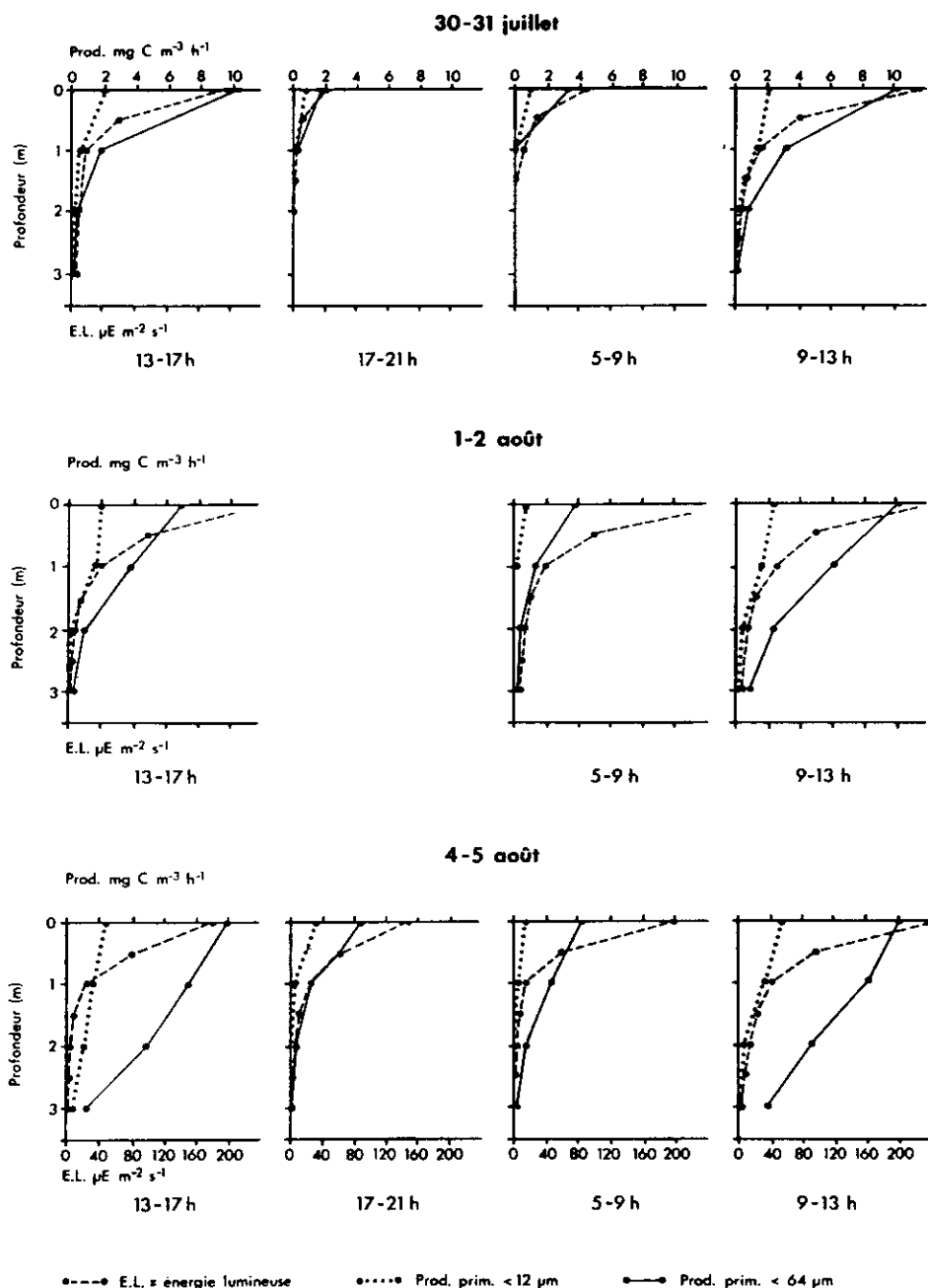


Figure 6. - Profils verticaux de l'énergie lumineuse (E.L.) et de la production primaire des classes de taille 0,45-64 µm et < 12 µm du phytoplancton.

Figure 6. - Vertical profiles of underwater irradiance (E.L.) and primary production of the 0,45-64 µm and < 12 µm phytoplankton size classes.

Tableau 4. - Variations des abondances (Nb.ind.l⁻¹) des principaux groupes et espèces zooplanctoniques aux différentes profondeurs.

Table 4. - Variations in the abundances (Nb.ind.l⁻¹) of zooplanktonic groups and species at different depths.

TAXONS	0 m	1 m	2 m	3 m	5 m
ROTIFERES	72-197	129-236	140-257	157-357	13-146
<i>Conochilus</i> sp.	8-20	11-29	13-24	7-24	1-4
<i>Kellicottia bostoniensis</i>	5-21	10-25	10-26	26-119	92-35
<i>Kellicottia longispina</i>	33-99	57-107	67-121	88-131	4-55
<i>Keratella cochlearis</i>	10-40	24-48	23-56	20-53	1-13
<i>Keratella taurocephala</i>	6-20	12-28	13-28	6-33	1-9
<i>Polyarthra vulgaris</i>	3-8	7-12	6-12	5-9	1-3
<i>Trichocerca</i> sp.	5-7	7-8	7-9	4-9	1-6
CLADOCERES	2-9	4-11	3-10	3-14	1-3
<i>Bosmina longirostris</i>	1-8	3-9	2-7	2-11	1-2
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1-2	1-2	1-3	1-2	0-1
COPEPODES CYCLOPOIDES	3-31	12-37	14-35	29-71	2-13
<i>Mesocyclops edax</i> (C ₆)	0-1	1-2	1-2	1-3	0-1
<i>Tropocyclops prasinus</i> (C ₆)	1-2	1-2	1-3	1-6	0-1
<i>Copépodites</i> (C ₁ -C ₃)	1-5	2-7	3-8	2-8	1-2
<i>Copépodites</i> (C ₄ -C ₅)	1-2	1-3	1-2	1-5	0-1
Nauplii cyclopoïdes	1-23	7-25	8-23	16-49	2-9
COPEPODES CALANOIDES	4-23	14-30	14-28	12-30	1-5
<i>Skistodiaptomus oregonensis</i> (C ₆)	1-6	3-8	5-10	3-7	0-1
<i>Copépodites</i> (C ₁ -C ₃)	1-3	2-6	2-5	2-4	0-1
<i>Copépodites</i> (C ₄ -C ₅)	1-4	4-7	3-8	4-10	1-2
Nauplii calanoides	2-14	4-14	4-14	4-16	1-3
DIPTERES					
<i>Chaoborus</i>	13-17 h	0	0	0	0-1
	2 h	6	15	11	21
	6 h	1	0	0	0

Tableau 5. - Taux de broutage global (B_g : % j^{-1}) et taux de broutage individuel (B_m : ml ind. j^{-1}) du macrozooplankton à différentes profondeurs au cours du cycle nycthémeral du 4-5 août : moyenne et écart type.

Table 5. - Global grazing rates (B_g : % d^{-1}) and individual grazing rates (B_m : ml ind. d^{-1}) of macrozooplankton at different depths on the diel cycle of the 4-5 th August : mean and standard deviation.

	PROFONDEUR	B_g	B_m
JOUR	1 m	19,48 ± 4,35	24,71
	3 m	22,42 ± 2,05	4,95
	5 m	0,58 ± 1,00	9,38
NUIT	1 m	7,50 ± 0,44	1,72
	3 m	18,48 ± 3,39	6,63
	5 m	1,64 ± 0,06	11,96

DISCUSSION

Les résultats obtenus lors de la présente étude, tant au niveau des paramètres abiotiques que biotiques reflètent bien l'influence majeure exercée par les matières humiques dissoutes dans la régulation des processus fonctionnels au sein du lac Cromwell, confirmant ainsi le caractère dystrophe de cet écosystème.

L'abondance et la biomasse du bactérioplancton sont comparables aux valeurs ($1,4-4,2 \cdot 10^6$ cell.ml $^{-1}$ et $5,5-13,1$ $\mu\text{gC.l}^{-1}$) enregistrées dans des lacs humiques de Finlande de niveau trophique similaires (PT : $7-13$ $\mu\text{g.l}^{-1}$, ARVOLA *et al.*, 1986) ou plus élevé (PT : $100-130$ $\mu\text{g.l}^{-1}$, RASK *et al.*, 1986). Des densités bactériennes analogues (de l'ordre de $4 \cdot 10^6$ cell.ml $^{-1}$) sont également rapportées pour des écosystèmes eutrophes (HOBBIE, 1979 ; PEDROS-ALIO *et* BROCK, 1982 ; KATO, 1985 ; MARVALIN, 1987). Toutefois, dans ce dernier type de lacs, les biomasses bactériennes estivales peuvent être beaucoup plus élevées que celle mesurées ici en raison de l'existence de cellules de plus grandes tailles (MARVALIN, 1988). Cependant TRANVIK (1988) a tout récemment démontré qu'à niveau trophique similaire, les lacs humiques présentent des densités et des biomasses bactériennes plus élevées que les lacs aux eaux claires. Ceci va dans le sens de nos observations et semble conforter l'hypothèse selon laquelle, au sein des lacs dystrophes, le compartiment bactérien jouerait un rôle prépondérant dans le transfert de la matière organique vers les maillons supérieurs du réseau trophique.

Les concentrations en pigments (chloro. a . phéopigments) dans les eaux épi- et métalimniques du lac Cromwell ($3-22$ mg.m $^{-3}$) sont du même ordre de grandeur que celles mesurées par ARVOLA (1984) dans un lac

très humique de Finlande mais supérieures aux valeurs rapportées par JACKSON et HECKY (1980) et GUILFORD *et al.* (1987) pour les lacs et réservoirs enrichis en matières humiques du Nord du Manitoba. Toutefois, la production primaire, très faible (maximum $10 \text{ mg C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$, $20 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) est voisine de celle rapportée pour ces derniers écosystèmes.

La réduction de l'épaisseur de la zone trophogène, en liaison avec l'abondance des matières humiques dissoutes, est très certainement en grande partie à l'origine de cette faible production (ARVOLA, 1983), les profils verticaux d'activité photosynthétique étant caractérisés par une très rapide décroissance de ce processus avec la profondeur (de 25 à 82 % dans le premier mètre). La comparaison entre les patrons de distribution verticale des pigments photosynthétiques (figure 4) et de l'ATP (figure 5) confirment par ailleurs la sénescence des cellules présentes dans l'hypolimnion.

Le peuplement zooplanctonique, très dense ($16\text{--}150.10^3 \text{ ind.m}^{-3}$) est principalement composé de Rotifères microfiltreurs et détrivores (*Kellicottia longispina*, *K. bostoniensis*, *Keratella cochlearis*, *K. taurocephala*, pour la plupart très tolérants à l'acidité (ARVOLA *et al.* 1986). BLOUIN *et al.* (1984) et MALLIN (1984) ont également noté la prépondérance numérique des Rotifères dans les lacs humiques, riches en matières organiques, de Nouvelle Ecosse et de Caroline du Sud (USA). Pour ces organismes comme pour les Cladocères, l'importance des Bactéries comme source de nourriture directe ou indirecte, via les Microflagellés, déjà bien connue dans les milieux océaniques, a également été mise en évidence pour les écosystèmes dulçaquicoles (PORTER, 1984) et notamment humiques (KANKAALA, 1988). Ceci pourrait expliquer la prépondérance du microzooplancton dans le lac Cromwell.

Du point de vue fonctionnel, l'évolution spatio-temporelle à court terme de l'abondance et de l'activité métabolique des différents compartiments planctoniques démontre toute l'importance de la stratification verticale au sein du lac Cromwell. Bien qu'aucune relation de causalité entre processus ne puisse être dégagée avec certitude à partir des mesures réalisées lors de cette étude, la concomitance spatiale entre activité photosynthétique et production microbienne (estimée par incorporation de méthyl thymidine) laisse supposer que le taux de renouvellement du bactérioplancton est largement stimulé par les excréments phytoplanctoniques (BELL et SAKSHAUG, 1980 ; FEUILLADE *et al.*, 1986). Bien que le peuplement microbien soit très nettement moins dense dans l'épique dans l'hypolimnion, la métabolisation de ces excréments est très vraisemblablement à l'origine des importantes valeurs d'activité hétérotrophe potentielle mesurées à 1 m (figure 3B) conformément aux hypothèses de RIEMANN et SONDERGAARD (1986) et ALEYA *et al.* (1988). En profondeur, bien que très abondante, la communauté bactérienne semble en stade de latence, physiologiquement peu active, comme en témoignent les faibles valeurs de production mesurées à 5 mètres, mais susceptible de développer une importante activité hétérotrophe potentielle. Sur ce dernier point, le pic d'assimilation de glucose mesuré à 3 m (figure 3B) suggère l'existence d'une influence non négligeable du peuplement zooplanctonique, abondant à cette profondeur (tableau 4) et susceptible d'apporter par son excrétion, les substrats organiques indispensables au métabolisme bactérioplanctonique. Toutefois, les importantes discordances entre profils verticaux d'activité photosynthétique et d'assimilation hétérotrophe potentielle (figures 3A et 3B) peuvent également traduire la présence d'organismes phytoplanctoniques susceptibles d'assimiler les composés organiques aux concentrations naturelles *in situ* (MOLL, 1984). La prépondérance de Microflagellés facultativement hété-

rotrophes dans le peuplement phytoplanctonique du lac Cromwell (JORDAN *et al.*, 1988) pourrait en effet être partiellement responsable de ces pics d'activité hétérotrophe potentielle et compliquer de ce fait l'interprétation de la distribution verticale de ce paramètre métabolique.

Notre étude met aussi en évidence des variations importantes sur des échelles temporelles hebdomadaire et journalière de l'activité des organismes planctoniques, en particulier au niveau de la production primaire, de l'assimilation hétérotrophe du bactérioplancton et des taux de broutage du macrozooplancton.

Sur une échelle hebdomadaire, un meilleur ensoleillement lors des deux derniers cycles, s'est traduit par une production primaire plus intense à 1 et 2 mètres. Ces variations temporelles à court terme sont analogues à celle rapportées par ARVOLA (1984) durant quatre cycles diurnes dans un lac très humique de Finlande. Cet auteur attribue ces variations aux migrations verticales des Microflagellés des genres *Cryptomonas*, *Mallomonas* et *Chrysochromulina*, bien représentés dans les deux classes de taille numériquement dominantes au lac Cromwell (JORDAN *et al.*, 1988). Les cycles diurnes de la production primaire, clairement mis en évidence lors de cette étude (figure 6), doivent influencer la production et l'activité du bactérioplancton, ce qui sera testé par des analyses ultérieures. Au stade actuel de l'interprétation, nous notons une baisse importante de la production bactérienne à la fin de la nuit (5 heures) dans la strate 1-3 m. Pour sa part, l'activité hétérotrophe potentielle est très variable tant au cours d'un même cycle d'observation que d'un cycle à l'autre. Les patrons de variations temporelles diffèrent également selon les profondeurs : en surface (0-1 m), nous obtenons des pics d'activité nocturnes à 21 heures lors des deux premiers cycles et à 1 et 5 heures les 4-5 août ; à 2 mètres, l'activité est toujours faible, à 3 et 5 mètres, les maxima sont obtenus à 21 heures durant le cycle du 1-2 août et à 17 et 1 heures durant le cycle du 4-5 août (figure 3B).

Dans les lacs humiques tels que le lac Cromwell, l'activité de broutage du macrozooplancton diffère grandement des modèles classiquement décrits dans les lacs aux eaux claires, à la fois par le patron des variations diurnes et l'intensité du broutage. Ces différences sont attribuables en grande partie à la nature qualitative des organismes dominant les peuplements macrozooplanctoniques de ces deux types d'écosystèmes. Dans les lacs dystrophes, la communauté est dominée par des Diaptomidés ayant un taux de broutage global inférieur à $25 \text{ } \mu\text{g j}^{-1}$. Elle est par contre principalement constituée de Daphnidae, filtreurs efficaces ($11\text{-}75 \text{ } \mu\text{g j}^{-1}$) dans les lacs aux eaux claires (GAWLER et ANGELI, 1987). Dans les lacs dystrophes, le peuplement microzooplanctonique (Rotifères, *Bosmina*, nauplies), très abondant, devrait donc jouer un rôle plus important que le macrozooplancton dans l'évolution du compartiment bactérien, à la fois par l'effet négatif dû à la prédation et par l'effet positif dû à l'excrétion et à la production de matières organiques d'origine fécale. Ces hypothèses feront l'objet des prochains travaux.

REMERCIEMENTS

Cette étude a pu être réalisée grâce au soutien français accordé du Programme de Coopération Franco-Québécois (projet n° 20-02-50) résultant d'une convention établie entre le GRECO/CNRS n° 81 "Fonctionnement des Systèmes Lacustres" et l'Université de Montréal.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALEYA L., DEVAUX J., MARVALIN O. (1988). Production primaire et activité bactérienne hétérotrophe potentielle au sein d'un lac eutrophe (lac d'Aydat, Puy-de-Dôme). *Rev. Sci. Eau*, 1, 23-34.
- AMBLARD C. (1986). A study of spatial and temporal variability in the adenine nucleotides of lakes phytoplankton during a diel cycle (Lac Pavin, France). *Hydrobiologia*, 137, 159-173.
- AMBLARD C., ELMAGURI H. (1985). Incidence de la méthode d'extraction des nucléotides adénilyques sur les valeurs de la charge énergétique des peuplements microplanctoniques. *Rev. Fr. Sci. Eau*, 4, 270-292.
- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION, AMERICAN WATER WORKS ASSOCIATION AND WATER POLLUTION CONTROL FEDERATION (1980). Standard methods for the examination of water and wastewater. 15th ed. Washington D.C. 1134 p.
- ARVOLA L. (1983). Primary production and phytoplankton in two small, polyhumic forest lakes in Southern Finland. *Hydrobiologia*, 101, 105-110.
- ARVOLA L. (1984). Diel primary production and the vertical distribution of phytoplankton in a polyhumic lake. *Arch. Hydrobiol.*, 101, 503-519.
- ARVOLA L., SALONEN K., BERGSTROM I., HEINANEN A., OJALA A. (1986). Effects of experimental acidification on phyto-, bacterio- and zooplankton in enclosures of a highly humic lake. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, 71, 737-758.
- BELL H.H., SAKSHAUG E. (1980). Bacterial utilisation of algal extracellular products. 2. Adinetic study of natural populations. *Limnol. Oceanogr.*, 25, 1021-1033.
- BLOUIN A.C., COLLINS T.M., KERESKES J.J. (1984). Plankton of an acid-stressed lake (Kejimikujik National Park, Nova Scotia, Canada). Part 2. Population dynamics of an enclosure experiment. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22, 401-405.
- BOBEE B., LACHANCE M. (1984). Multivariate analysis of parameters related to lake acidification in Québec. *Water Res. Bull.*, 20, 545-556.
- BREWER P.G., RILEY J.P. (1965). The automatic determination of nitrate in sea water. *Deep-Sea Res.*, 12, 765-772.
- CHOW-FRASER P. (1986). An empirical model to predict *in situ* grazing rates of *Diaptomus minutus* Lilljeborg on small algal particles. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43, 1065-1070.
- CLEUGH T.R., HAUSER B.W. (1971). Results of the initial survey of the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. *J. Fish. Res. Bb. Canada*, 28, 129-137.
- CRONAN C.S., AIKEN G.R. (1985). Chemistry and transport of soluble humic substances in forested watersheds of the Adirondack Park. New York. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 49, 1697-1705.
- ENGSTROM D.R. (1987). Influence of vegetation and hydrology on the humus budgets of Labrador lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44, 1306-1314.
- FEUILLADE M., DUFOUR P., FEUILLADE J., PELLETIER J. (1986). Excrétion de carbone organique par le phytoplancton lémanique. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 48, 18-33.
- FURMAN J.A., AZAM F. (1982). Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results. *Mar. Biol.*, 66, 109-120.
- GAWLER M., CHAPUIS R. (1987). An improved version of the Haney grazing chamber. *Freshwat. Biol.*, 18, 1-4.
- GRAWLER M., ANGELI N. (1987). Intensité du broutage dans le lac Léman en relation avec la structure en taille des particules: variations nyctémérales. *Naturaliste Can. (Rev. Ecol. Syst.)*, 114, 405-412.

- GUILDFOORD S.J., HEALEY F.P., HECKY R.E. (1987). Depression of primary production by humic matter and suspended sediment in limnocorral experiments at Southern Indian Lake, northern Manitoba. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 1408-1417.
- HANEY J.P. (1973). An *in situ* examination of the grazing activities of natural zooplankton communities. *Arch. Hydrobiol.*, **72**, 87-132.
- HEINERMANN P.H., ALI M.A. (1988). Seasonal changes in the underwater light climate of two Canadian Shield lakes. *Hydrobiologia*, **169**, 107-121.
- HOBBIE J.E., DALEY R.J., ASPER S. (1977). Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Envir. Microbiol.*, **33**, 1225-1228.
- HOBBIE J.E., 1979. Activity and bacterial biomass. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **12**, 59-63.
- JACKSON T.A., HECKY R.E. (1980). Depression of primary production by humic matter in lake and reservoir waters of the boreal forest zone. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**, 2300-2317.
- JARVIS A.C. (1986). Zooplankton community grazing in a hypertrophic lake. *J. Plankton Research*, **8**, 1065-1078.
- JORDAN I.T., ROSS P.E., PINEL-ALLOUL B. (1988). Seasonal variations in phytoplankton size structure in Lake Cromwell (Laurentian Shield). Québec. *Hydrobiologia*, **169**, 167-182.
- KANKAALA P. (1988). The relative importance of algae and bacteria as food for *Daphnia longispina* (Cladocera) in a polyhumic lake. *Freshwater Biol.*, **19**, 285-296.
- KATO K. (1985). Seasonal observations of heterotrophic activity and active bacterial number in lake Constance. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, **66**, 349-319.
- KEREKES J.J. (1974). Limnological conditions in five small oligotrophic lakes in Terra Nova National Park, Newfoundland. *J. Fish. Res. Board Can.*, **31**, 555-583.
- LACHANCE M., BOBEE B., GRIMARD Y. (1984). Sensitivity of southern Québec lakes to acidic precipitation. *Water. Air. and Soil Pollut.*, **25**, 115-132.
- LAFOND M. (1985). Biomasse et production du nanoplankton par classes de taille dans dix lacs du Bouclier canadien : relations avec la transparence de l'eau. Mémoire de maîtrise, Université de Montréal, 99 p.
- LAFOND M., PINEL-ALLOUL B., ROSS P. (1989). Biomass and photosynthesis of size fractionated phytoplankton in Canadian Shield lakes. *Hydrobiologia*, (sous presse).
- LEGENDE P., CHODOROWSKI A., CHODOROWSKA W., PICHET P., POTVIN P. (1980). Qualité des eaux : interprétation des données lacustres (1971-1977). Rapport du CERSE (Centre de Recherche en Sciences de l'Environnement), Université du Québec à Montréal. Ministère de l'Environnement du Québec, Direction Générale des Inventaires et de la Recherche, Service de la Qualité des Eaux. 409 p.
- LOUBIER S. (1983). Variations spatiale et temporelle des communautés pélagiques et littorales des crustacés planctoniques dans le lac Cromwell, Saint-Hippolyte, Québec. Mémoire de Maîtrise, Université de Montréal, 84 p.
- MALLIN M.A. (1984). The plankton community of an acid blackwater South Carolina power plant impoundment. *Hydrobiologia*, **112**, 167-177.
- MARTIN L., PINEL-ALLOUL B. (1988). Structures en taille des crustacés planctoniques d'un lac dimictique du Bouclier canadien. *Can. J. Zool.*, **66**, 1570-1577.
- MARVALIN O. (1987). Successions et stratégies de développement au sein des communautés bactériennes. *Naturaliste Can. (Rev. Ecol. Syst.)*, **11**, 413-420.
- MARVALIN O. (1988). Abondance, biomasse, activité et relations trophiques des communautés bactériennes hétérotrophes du lac d'Aydat (Puy de Dôme). Contribution à l'étude du fonctionnement des systèmes aquatiques. Thèse de docteur d'université, Université Blaise Pascal, Clermont II, 104 p.
- MCQUEEN D.J. (1970). Grazing rates and food selection in *Diaptomus oregonensis* (Copepoda) from Marion Lake, British Columbia. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **27**, 13-20.
- MOLL R. (1984). Heterotrophy by phytoplankton and bacteria in lake Michigan. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **22**, 431-434.
- NARITA T., WARD F.J. (1972). Ingestion and incorporation by *Daphnia similis* from carbon-14 labelled *Scenedesmus* cultures. *Jap. J. Limnol.*, **33**, 36-43.
- OVERBECK J. (1979). Studies on heterotrophic functions and glucose metabolism of microplankton in Pluss-See. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **13**, 56-76.

- PAQUETTE M., PINEL-ALLOUL B. (1982). Cycles de développement de *Skistodiaptomus oregonensis*, *Tropocyclops prasinus* et *Cyclops scutiger* dans la zone limnétique du lac Cromwell, Saint-Hippolyte, Québec. *Can. J. Zool.*, 60, 139-151.
- PEDROS-ALIO C., BROCK T.D. (1982). The importance of attachment to particles for plankton bacteria. *Arch. Hydrobiol.*, 98, 354-379.
- PINEL-ALLOUL B., METHOT G. (1984). Etude préliminaire des effets de la mise en eau du réservoir de LG-2 (territoire de la Baie James, Québec) sur le seston grossier et le zooplancton des rivières et des lacs. *Int. Rev. Gesam. Hydrobiol.*, 69, 57-78.
- PORTER K.G., FEIG Y.S. (1980). The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, 25, 943-948.
- PORTER K.G. (1984). Natural bacteria as food resources for zooplankton. In : M.J. KLUG and C.A. REDDY (Eds.), *Current Perspectives in Microbial Ecology*, pp. 340-354. American Society for Microbiology.
- RAPP Jr., ALLERT J.D., LIUKKONEN B.W., ILSE J.A., LOUCKS O.L., GLASS G.E. (1985). Acid deposition and watershed characteristics in relation to lake chemistry in northeastern Minnesota. *Environ. Int.*, 11, 425-440.
- RASK M., HEINANEN A., SALONEN K., ARVOLA L., BERGSTROM I., LIUKKONEN M., QJALA A. (1986). The limnology of a small, naturally acidic, highly humic forest lake. *Arch. Hydrobiol.*, 106, 351-371.
- RIEMANN B., SONDERGAARD M. (1986). Carbon dynamics in eutrophic temperate lakes. Elsevier Science Publishers B.V., 284 p.
- SALONEN K., KONONEN K., ARVOLA L. (1983). Respiration of plankton in two small, polyhumic lakes. *Hydrobiologia*, 101, 65-70.
- SCHINDLER D.W. (1969). Two useful devices for vertical plankton and water sampling. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 26, 1948-1955.
- SERVAIS P. (1988). Mesure de la production bactérienne par incorporation de thymidine tritiée. *Rev. Sci. Eau.*, 1, 217-238.
- STEEMAN-NIELSEN E. (1952). The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 18, 117-140.
- STRICKLAND J.D.H., PARSONS T.R. (1972). A practical handbook of seawater analysis. 2nd ed. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 167, 310 p.
- THOMPSON J.M., FERGUSON A.J.D., REYNOLDS C.S. (1982). Natural filtration rates of zooplankton in a closed system : the derivation of a community grazing index. *J. Plankton Res.*, 4, 545-559.
- TRANVIK L.J. (1988). Availability of dissolved organic carbon for planktonic bacteria in oligotrophic lakes of differing humic content. *Microb. Ecol.*, 16, 311-322.
- WETZEL R.G., LIKENS G.E. (1979). Limnological analyses. W.B. Saunders Company, Philadelphia, 357 p.