

# Les réseaux trophiques lacustres: structure, fonctionnement, interactions et variations spatio-temporelles

## Lake trophic food webs: structure, function, interactions and spatio-temporal variations

B. Pinel-Alloul, A. Mazumber, G. Lacroix and X. Lazzaro

Volume 11, Special Issue, 1998

URI: <https://id.erudit.org/iderudit/705337ar>

DOI: <https://doi.org/10.7202/705337ar>

[See table of contents](#)

Publisher(s)

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

ISSN

0992-7158 (print)

1718-8598 (digital)

[Explore this journal](#)

Cite this article

Pinel-Alloul, B., Mazumber, A., Lacroix, G. & Lazzaro, X. (1998). Les réseaux trophiques lacustres: structure, fonctionnement, interactions et variations spatio-temporelles. *Revue des sciences de l'eau / Journal of Water Science*, 11, 163–197. <https://doi.org/10.7202/705337ar>

Article abstract

Comparative analysis of lake food webs is a focal point of research in contemporary limnology and lake management. The study of ecological processes determining foodweb structure and function lead to the emergence of contrasting hypotheses and intense debates on the relative role of nutrients and food web structure in regulating temperate lake ecosystems. In contrast, studies in tropical lakes are in general descriptive and the search for integrate concepts and models is yet in development. This review paper presents an overview and a critical analysis of actual knowledge, methodological approaches, regulation models and controversies on foodweb structure and function in temperate and tropical lakes. Our synthesis suggests that the apparent diversity in models of lake foodwebs could reflect a gradient (or continuum) of intermediate foodweb situations, regulated by various environmental factors. The differences among lakes could be related to three main biotic factors, independently of the climatic, geographical and trophic conditions:

1. the important cascading effect of strictly piscivorous fish in temperate lakes compared to the weak cascades induced by opportunistic omnivorous fish in tropical lakes,
2. the primacy of omnivory and opportunistic feeding behaviour of tropical fish,
3. the key role of herbivorous macrozooplankton (cladocerans, mostly *Daphnia* spp.) in temperate lakes where they are both selective preys of planktivorous fish and efficient grazers of nanophytoplankton, and
4. the synchronous reproduction of fish with seasonal plankton succession in temperate lakes, compared to continuous reproduction of fish and lack of seasonal coupling in tropical lakes.

Consequently, food webs regulation ranges along a gradient of situations with two extreme models:

1. a model with intense cascading (top-down) regulation and attenuation of bottom-up effects typical of oligo-mesotrophic temperate lakes, characterized by the dominance of piscivorous fish and large herbivorous zooplankton (*Daphnia* spp.), and
2. a model with intermediate regulation encountered in eutrophic temperate lakes and most of tropical lakes, characterized par the dominance of filter omnivorous fish and small size zooplankton.

Our synthesis also emphasizes the importance of coupling experimental approaches in mesocosms or whole-lake biomanipulation with long-term monitoring and modelisation to fully understand and predict the functioning of lake ecosystems over different spatial and temporal scales

# Les réseaux trophiques lacustres : structure, fonctionnement, interactions et variations spatio-temporelles

Lake trophic food webs:  
structure, function, interactions  
and spatio-temporal variations

B. PINEL-ALLOUL<sup>1</sup>, A. MAZUMDER<sup>2</sup>, G. LACROIX<sup>3</sup> et X. LAZZARO<sup>4</sup>

---

## SUMMARY

Comparative analysis of lake food webs is a focal point of research in contemporary limnology and lake management. The study of ecological processes determining foodweb structure and function leads to the emergence of contrasting hypotheses and intense debates on the relative role of nutrients and food web structure in regulating temperate lake ecosystems. In contrast, studies in tropical lakes are in general descriptive and the search for integrate concepts and models is yet in development. This review paper presents an overview and a critical analysis of actual knowledge, methodological approaches, regulation models and controversies on foodweb structure and function in temperate and tropical lakes. Our synthesis suggests that the apparent diversity in models of lake foodwebs could reflect a gradient (or continuum) of intermediate foodweb situations, regulated by various environmental factors. The differences among lakes could be related to four main biotic factors, independently of the climatic, geographical and trophic conditions: (1) the important cascading effect of strictly piscivorous fish in temperate lakes compared to the weak cascades induced by opportunistic omnivorous fish in tropical lakes, (2) the primacy of omnivory and opportunistic feeding behaviour in tropical fish, (3) the key role of herbivorous macrozooplankton (cladocerans, mostly *Daphnia* spp.) in temperate lakes where they are both selective prey of planktivorous fish and efficient grazers of nanophytoplankton, and (4) the synchronous reproduction of fish with seasonal plankton succession in tempe-

---

1 Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL), Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-ville, Montréal, P.Q. H3C 3J7, Canada.

2 Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL), Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-ville, Montréal, P.Q. H3C 3J7, Canada.

3 École normale supérieure, Écologie URA CNRS 258, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris cedex 05, France.

4 ORSTOM – Projet Açudes, Département des pêches, Université fédérale rurale du Pernambuco, Recife, PE 52175-030, Brésil.

rate lakes, compared to the continuous reproduction of fish and lack of seasonal coupling in tropical lakes. Consequently, food webs regulation ranges along a gradient of situations with two extreme models: (1) a model with intense cascading (top-down) regulation and attenuation of bottom-up effects typical of oligo-mesotrophic temperate lakes, characterized by the dominance of piscivorous fish and large herbivorous zooplankton (*Daphnia* spp.), and (b) a model with intermediate regulation encountered in eutrophic temperate lakes and most of tropical lakes, characterized par the dominance of filter-feeding omnivorous fish and small-sized zooplankton. Our synthesis also emphasizes the importance of coupling experimental approaches in mesocosms or whole-lake biomanipulation with long-term monitoring and modelling to fully understand and predict the functioning of lake ecosystems over different spatial and temporal scales, and of varying climatic, geographical and trophic conditions.

**Key-words:** *food webs, lakes, structure, function, interactions, temperate and tropical lakes, empirical and experimental studies, biomanipulation, spatial and temporal variations.*

## RÉSUMÉ

L'analyse comparative des réseaux trophiques lacustres est d'un grand intérêt pour le développement de la limnologie contemporaine et l'aménagement des lacs. L'analyse des mécanismes écologiques déterminant la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques dans les lacs tempérés a permis l'émergence de plusieurs modèles, souvent contradictoires, et suscité d'intenses débats sur le rôle respectif des ressources et des prédateurs. Par contre, dans les lacs tropicaux, les études sont en majorité descriptives et la recherche de principes généraux et de concepts unificateurs y est rare. Cette synthèse présente l'état des connaissances, les approches méthodologiques, les modèles de régulation concernant la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques lacustres. Les réseaux trophiques semblent varier selon un gradient de situations intermédiaires entre deux modèles extrêmes : (a) les milieux à cascades trophiques intenses et à effet atténué des ressources (lacs tempérés oligo-mésotrophes) caractérisés par la présence de poissons piscivores et de zooplancton herbivore de grande taille (tels *Daphnia* spp.) et (b) les milieux à régulation intermédiaire (lacs tempérés méso-eutrophes et la plupart des lacs tropicaux), caractérisés par la présence de poissons filtreurs microphages omnivores et de zooplancton herbivore de petite taille. Notre synthèse souligne aussi l'importance d'allier les approches expérimentales en enceintes ou par biomanipulation à des suivis à long terme et des modélisations pour avoir une bonne compréhension et des prédictions précises du fonctionnement des écosystèmes lacustres à différentes échelles spatiales et temporelles et pour différentes conditions climatiques, géographiques ou trophiques.

**Mots clés :** *réseaux trophiques, lacs, structure, fonctionnement, interactions, milieux tempérés et tropicaux, études empiriques et expérimentales, biomanipulation, variations spatiales et temporelles.*

## 1 – INTRODUCTION

Les bases de la théorie des réseaux trophiques lacustres reposent sur le modèle initial de LINDEMAN (1942) selon lequel les réseaux trophiques sont créés

par les interactions multiples entre des guildes d'espèces utilisant les mêmes ressources. L'analyse des mécanismes écologiques déterminant la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques dans les lacs tempérés a permis l'émergence de plusieurs modèles, souvent contradictoires, et suscité d'intenses débats sur les rôles respectifs des ressources et des prédateurs (DeMELO *et al.*, 1992 ; LAZZARO et LACROIX, 1995). Bien que plusieurs synthèses aient déjà traité de la complexité des réseaux trophiques (CARPENTER, 1988) et de leur rôle dans le fonctionnement des écosystèmes lacustres (LACROIX *et al.*, 1996), il manque encore une analyse globale et critique des approches empiriques et expérimentales et des modèles de réseaux trophiques établis pour une large gamme de lacs, *incluant les lacs tempérés et des lacs tropicaux, ce qui offrirait une perception plus holistique de la variabilité, du rôle et du fonctionnement des réseaux trophiques lacustres.*

L'analyse comparative des réseaux trophiques lacustres est d'un grand intérêt pour le développement de la théorie écologique car plusieurs attributs structurels ou fonctionnels des réseaux trophiques (types d'interactions et longueur des réseaux trophiques, présence d'espèces clés ou de groupes fonctionnels, taille et composition du plancton, taux de renouvellement et productivité, types de peuplements piscicoles) jouent un rôle essentiel dans les transferts d'énergie et de carbone (PERSSON *et al.*, 1988), le contrôle de la biomasse des algues (MAZUMDER, 1994a), la croissance des salmonidés (STOCKNER et SHORTREED, 1988), la bioaccumulation des contaminants (VANDER ZANDEN et RASMUSSEN, 1996), le recyclage et la sédimentation des nutriments (MAZUMDER *et al.*, 1989), la stœchiométrie du plancton (STERNER *et al.*, 1992), le contrôle de la structure physique des lacs (MAZUMDER *et al.*, 1990a), et les échanges de carbone avec l'atmosphère (SCHINDLER *et al.*, 1997).

Cet article présente une synthèse globale sur l'état des connaissances, les approches méthodologiques, les modèles de régulation et sur les controverses scientifiques concernant la structure, le rôle et le fonctionnement dynamique des réseaux trophiques lacustres. Outre une description des connaissances de base acquises dans le cadre des études empiriques et expérimentales, nous offrons une première comparaison des caractéristiques et des modèles de régulation des réseaux trophiques des lacs tempérés et tropicaux. Nous traitons aussi de leur variabilité spatiale en fonction des gradients environnementaux naturels ou anthropiques et de leur variabilité temporelle saisonnière ou à long terme.

## **2 – RÔLE DES RÉSEAUX TROPHIQUES DANS LES PROCESSUS ÉCOLOGIQUES DES LACS TEMPÉRÉS : ANALYSE EMPIRIQUE**

Le rôle interactif des réseaux trophiques et des nutriments dans le fonctionnement des écosystèmes lacustres est un point d'intérêt majeur de la limnologie contemporaine (BRETT et GOLDMAN, 1996). Les études expérimentales en enceintes ou par biomanipulation des lacs indiquent que les réseaux trophiques exercent un effet notable sur les processus biologiques, chimiques et physiques au sein des écosystèmes lacustres, en interaction avec les nutriments (MAZUMDER 1994b ; CARPENTER *et al.*, 1996). Les approches empiriques démontrent

aussi l'existence d'effets significatifs des apports en nutriments et de la structure des réseaux pélagiques (taille du zooplancton herbivore) sur le contrôle des producteurs primaires (CARPENTER *et al.*, 1991 ; SARNELLE, 1992a ; MAZUMDER, 1994a).

## 2.1 Influence des réseaux trophiques et des nutriments sur les processus biologiques

Au cours des dernières décennies, de nombreux articles ont été publiés sur les relations entre les nutriments et la biomasse des algues (voir PRAIRIE *et al.*, 1989 ; WATSON *et al.*, 1992) tandis que d'autres articles traitaient du rôle potentiel de la structure des réseaux trophiques dans le contrôle de la biomasse des algues (BROOKS et DODSON, 1965 ; CARPENTER *et al.*, 1985 ; MCQUEEN *et al.*, 1986). Bien que l'influence des nutriments et de la prédation sur le fonctionnement des réseaux trophiques ait été démontrée dès 1960, le rôle des nutriments, en particulier du phosphore, dans l'eutrophisation des lacs est demeuré l'enjeu central en limnologie. Très peu d'efforts ont été faits pour intégrer ces deux mécanismes (ressources et prédation) dans un modèle de contrôle du fonctionnement des écosystèmes lacustres. Ce n'est qu'au milieu des années 1980, que l'on a reconnu que les nutriments et les réseaux trophiques influencent de façon simultanée et interactive la biomasse des algues et la structure des communautés pélagiques et que l'importance relative de ces deux mécanismes peut varier d'un lac à l'autre, et au cours du temps (MAZUMDER *et al.*, 1988 ; SARNELLE, 1992a et 1996 ; MAZUMDER et LEAN, 1996).

La relation classique Chlorophylle *a* (Chl. *a*)-Phosphore total (PT) représente le processus biologique fondamental de la productivité des lacs. MAZUMDER (1994a) a montré que, dans les lacs tempérés, cette relation est influencée par le régime thermique (lacs avec ou sans stratification) et la structure des réseaux trophiques (lacs avec ou sans grands zooplanctontes herbivores) (fig. 1). D'une part, la concentration en Chl. *a* par unité de PT diminue en présence de grands herbivores, que le lac soit stratifié ou non, et d'autre part, les concentrations en Chl. *a* et en PT sont toujours plus fortes dans les lacs non stratifiés que dans les lacs stratifiés. La relation Chl *a*-TP sur une large gamme d'état trophique (PT : 1-1 000  $\mu\text{g}\cdot\text{L}$ ) est de forme sigmoïde et semble liée à la transition des systèmes stratifiés aux systèmes non stratifiés le long du gradient de PT. La figure 2 et le tableau 1 présentent une synthèse des principaux modèles proposés pour décrire l'impact combiné des nutriments et des réseaux trophiques sur la biomasse des algues et du zooplancton. Le modèle basé sur la dépendance des ressources (modèle a : fig. 2 ; modèle ratio-dépendant : tabl. 1) prédit une augmentation de la biomasse des algues et du zooplancton proportionnellement à l'augmentation des nutriments, quelque soit le type de réseau trophique (ARDITI et GINZBURG, 1989). Le modèle Bottom-up : Top-down (McQUEEN *et al.*, 1986) (modèle b : fig. 2), le modèle des cascades trophiques (CARPENTER *et al.*, 1985) (modèle c : fig. 2) et le modèle proie-dépendant (tabl. 1) (PERSSON *et al.*, 1988) tiennent compte de l'impact des prédateurs sur le zooplancton et prédisent qu'en présence de poissons planctonophages, donc de zooplancton de petite taille, la biomasse du zooplancton diminuera ou sera plus ou moins constante tandis que celle du phytoplancton augmentera, le patron étant inversé lorsque la communauté du zooplancton est dominée par les grands herbivores. Dernièrement, MAZUMDER (1994a, 1994b, 1994c) a proposé un modèle intégré de contrôle multiple par les nutriments et la structure des réseaux trophiques (modèle d : fig. 2)

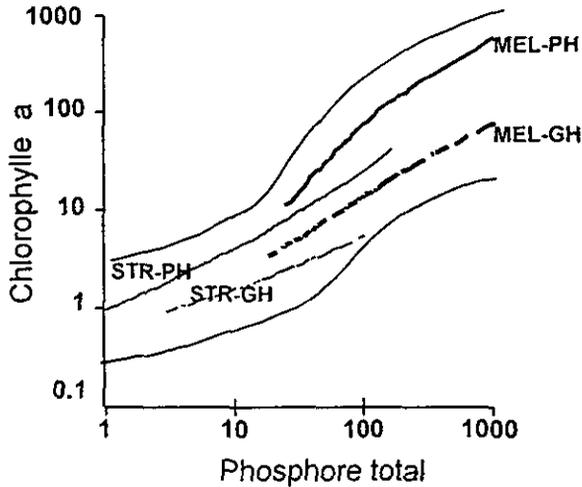
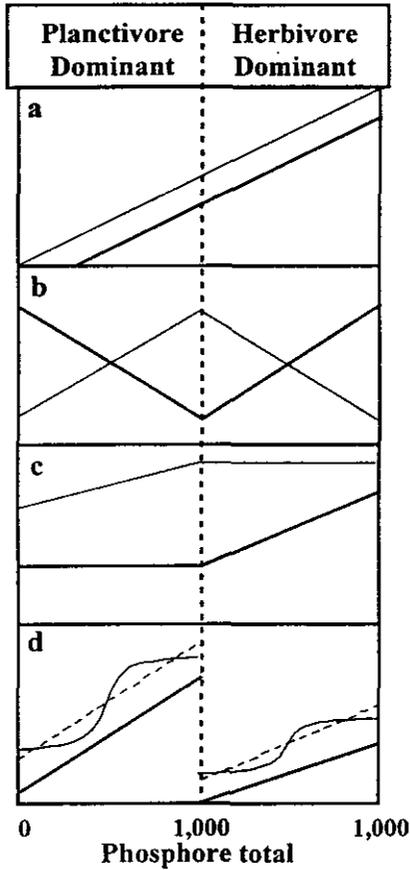


Figure 1

Modèles empiriques de la relation Chlorophylle a ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}$ ) – Phosphore total ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}$ ) dans une large gamme d'état trophique (PT : 1-1 000  $\mu\text{g}\cdot\text{L}$ ) de lacs selon différents types de régime thermique (avec et sans stratification) et structure de réseaux trophiques (avec et sans grand zooplancton herbivore). STR-PH : ligne fine en haut à gauche : cas des lacs stratifiés avec petit zooplancton herbivore ; STR-GH : ligne fine pointillée en bas à gauche : cas des lacs stratifiés avec grand zooplancton herbivore ; MEL-PH : ligne forte en haut à droite : cas des lacs non stratifiés (mélangés) avec petit zooplancton herbivore ; MEL-GH : ligne forte pointillée en bas à droite : cas des lacs non stratifiés (mélangés) avec grand zooplancton herbivore.

*Empirical models of Phosphorus-Chlorophyll relationships over a large range of lake trophity (PT: 1-1 000  $\mu\text{g}\cdot\text{L}$ ) and under contrasting thermal mixing regimes (with and without stratification) and foodweb structures (with or without large herbivores). STR-PH: upper left fine line: stratified lakes with small herbivorous zooplankton. STR-GH: bottom left fine dotted line: stratified lakes with large herbivorous zooplankton. MEL-PH: upper right coarse line: unstratified lakes with small herbivorous zooplankton. MEL-GH: bottom right coarse dotted line: unstratified lakes with large herbivorous zooplankton. (modified from MAZUMDER 1994a).*

qui prédit une réponse non linéaire du phytoplancton à l'augmentation des nutriments. La biomasse des algues est plus faible dans les lacs stratifiés (souvent plus profonds et moins productifs) que dans les lacs non stratifiés (moins profonds et plus productifs), mais la biomasse ainsi que l'intensité de la réponse des algues aux apports en nutriments sont toujours plus faibles en présence de grands herbivores. Ce modèle simplifié, basé sur des variables globales de biomasse planctonique, permet d'intégrer les effets des ressources et de la structure des réseaux trophiques pour expliquer les variations de la biomasse du phyto- et du zooplancton selon le gradient de trophie et le niveau de stratification des lacs. Il met aussi en évidence le rôle crucial de guildes trophiques (grands herbivores filtreurs) ou d'espèces clés (daphnies) dans le contrôle de la biomasse des algues. Toutefois, il ne prédit pas les changements plus subtils dans la taille et la composition du plancton ainsi que les changements au niveau des processus physiques et chimiques dans les lacs.



**Figure 2**

Modèles de régulation de la biomasse du plancton dans une large gamme d'état trophique de lacs (PT: 0-1000  $\mu\text{g}\cdot\text{L}$ ) en fonction des interactions nutriments x structure des réseaux trophiques (avec une dominance de poissons planctonophages ou avec une dominance de grand zooplancton herbivore). Modèle **a**: modèle ratio-dépendant (ARDITI et GINZBURG, 1989); Modèles **b** et **c**: Modèles Bottom-up: Top down (McQUEEN *et al.*, 1986) et des cascades trophiques (CARPENTER *et al.*, 1985; PERSSON *et al.*, 1988); Modèle **d**: modèle sigmoïde intégrant l'effet simple et combiné des nutriments, de la structure des réseaux trophiques et du régime thermique des lacs.

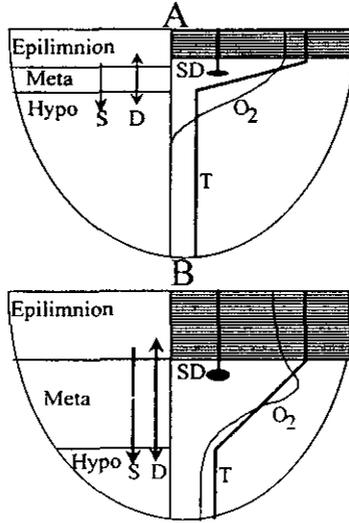
*Regulation models of phytoplankton and zooplankton biomass over a large range of lake trophy (PT: 1-1 000  $\mu\text{g}\cdot\text{L}$ ) by nutrients and foodweb structure interactions (with dominance of planktivorous fish or with dominance of large herbivorous zooplankton). Model **a**: ratio-dependent hypothesis model (ARDITI and GINZBURG, 1989); models **b** and **c**: Bottom-up: Top-down model (McQUEEN *et al.*, 1986) and trophic cascade hypothesis model (CARPENTER *et al.*, 1985; PERSSON *et al.*, 1988); model **d**: sigmoid hypothesis model accounting for simple and interactive effects of nutrients, foodweb structure and thermal mixing regimes in lakes.*

**Tableau 1** Principaux modèles de réseaux trophiques des lacs tempérés.**Table 1** *Principal models of trophic foodwebs in temperate lakes.*

Modèle	Caractéristiques principales	Références
Hypothèse des cascades trophiques ou modèle de transmission de variance	(a) corrélation positive ressources - productivité primaire (b) 50 % de la variabilité de cette productivité inexpliqués par les ressources (c) variabilité non expliquée liée aux effets en cascade des prédateurs, des poissons piscivores aux producteurs primaires	CARPENTER <i>et al.</i> , 1985
Modèle bottom-up-top-down	(a) biomasse maximale des niveaux trophiques contrôlée par les ressources (b) forte régulation des algues par les nutriments ; contrôle ascendant (« bottom-up ») atténué aux niveaux supérieurs (c) forte régulation du zooplancton par les poissons ; contrôle descendant (« top-down ») atténué aux niveaux inférieurs (d) variabilité des effets des ressources expliquée par les effets de la prédation (e) interaction ressources x prédation → modèle non linéaire de contrôle simultané par ressources et réseaux trophiques	McQUEEN <i>et al.</i> , 1986  (Modèle d, fig. 2 de la présente synthèse)
Modèle proie-dépendant	(a) biomasse à l'équilibre de chaque niveau trophique dépendante du nombre de niveaux (b) prédateurs de sommet de chaîne limités par les ressources et limitant leurs proies (c) lacs à 3 niveaux trophiques : zooplancton contrôlé par les poissons et algues par les nutriments augmentation nutriments → accroissement des algues et des poissons mais pas du zooplancton (d) lacs à 2 ou 4 niveaux trophiques : le zooplancton peut contrôler les algues augmentation nutriments → accroissement du zooplancton et des piscivores, mais pas des algues et des planctonophages	PERSSON <i>et al.</i> , 1988
Modèle ratio-dépendant	Augmentation nutriments → accroissement de la densité et de la biomasse de chaque niveau trophique, indépendamment du nombre de niveaux trophiques	ARDITI et GINZBURG, 1989

## 2.2 Influence des réseaux trophiques et des nutriments sur les processus chimiques

Les nutriments et les poissons, en changeant la structure en taille et la biomasse du phytoplancton et du zooplancton, peuvent modifier des processus chimiques très importants pour le fonctionnement des lacs, comme le recyclage des nutriments et le déficit en oxygène (fig. 3). L'impact de la prédation sélective des poissons sur le zooplancton peut modifier indirectement la régénération du phosphore, un processus étroitement dépendant de la taille du zooplancton et du contenu en phosphore des algues ingérées. La plupart des écologistes aquatiques pensent qu'une plus grande biomasse de petits herbivores suite à une prédation intense des poissons planctonophages, se traduira par une régénération accrue de phosphore (NAKASHIMA et LEGGETT, 1980 ; SCHINDLER, 1992). Toutefois, lorsque le zooplancton est de petite taille, le phytoplancton tend à être dominé par des algues de petite taille, même à des états trophiques élevés. Les algues de



**Figure 3**

Illustration schématique des effets des réseaux trophiques sur la structure physique et chimique des lacs. **A** : lacs avec une dominance de petit zooplancton et une forte densité de phytoplancton de petite taille ; **B** : lacs avec une dominance de gros zooplancton herbivore et une forte densité de phytoplancton de grande taille. **S** = taux de sédimentation journalier des algues de la zone euphotique ; **D** = diffusion des substances minérales et des gaz à travers le métalimnion. Les flèches plus épaisses pour **S** et **D** indiquent des taux de sédimentation ou de diffusion plus élevés ; **SD** = profondeur du disque de Secchi ou transparence de l'eau ; **O<sub>2</sub>** = Profil d'oxygène dissous ; **T** = profil de température.

*Schematic illustration of the effects of contrasting foodweb structure on physical and chemical processes in lakes. **A**. Lakes with small zooplankton and high density of small phytoplankton. **B**. Lake with large zooplankton and dominance of large phytoplankton. **S** = percent of epilimnetic algae sedimenting per day; **D** = diffusion of ions and gases across metalimnion. Thicker arrows for **S** and **D** mean greater sedimentation or diffusion. **SD** = Secchi depth or water transparency; **O<sub>2</sub>** = Dissolved oxygen profile; **T** = Temperature profile.*

petite taille, ayant un rapport surface : volume élevé, sont aussi plus facilement limitées par le phosphore que les algues de grande taille (MAZUMDER *et al.*, 1988). En conséquence, dans les milieux carencés en phosphore, les algues de petite taille auront un contenu en phosphore plus faible. Dans ce cas, le petit zooplancton ne pourrait pas accumuler ni régénérer de fortes quantités de phosphore. Des études récentes ont en effet démontré que les grands herbivores comme les daphnies ont des contenus en phosphore plus élevés que les petits cladocères et les copépodes (ELSER *et al.*, 1988), ce qui permet un plus grand piégeage du phosphore dans le zooplancton, accroît le phosphore dissous plutôt que particulaire, et entraîne une production plus faible de chlorophylle par rapport au phosphore (MAZUMDER, 1994b). Compte tenu des divergences dans les études actuelles, il est encore difficile de bien comprendre le rôle des réseaux trophiques dans le recyclage des nutriments. Il est nécessaire de réaliser d'autres expériences avec différents niveaux de nutriments et des réseaux trophiques

contrastés, pour évaluer l'impact des nutriments et des réseaux trophiques sur le recyclage du phosphore par le zooplancton.

L'oxygénation des eaux et le déficit en oxygène dans l'hypolimnion sont des caractéristiques chimiques fondamentales des lacs, indicatrices de leur état trophique et de leur productivité biologique. Les nutriments et la structure des réseaux trophiques peuvent influencer l'oxygénation des lacs et le déficit hypolimnétique en oxygène de différentes façons : (1) en diminuant la transmission de la lumière et en empêchant la production d'oxygène par photosynthèse dans les eaux profondes, (2) en accroissant le déficit d'oxygène dans l'hypolimnion suite à la décomposition des algues, et (3) en réduisant les échanges de gaz au niveau du métalimnion (MAZUMDER *et al.*, 1990b). Toutefois, d'autres travaux sont nécessaires pour valider l'impact de ces mécanismes dans les relations entre la structure des réseaux trophiques et l'oxygénation des lacs.

### 2.3 Influence des réseaux trophiques et des nutriments sur les processus physiques

Parmi les processus physiques, la transmission de l'énergie solaire et son transfert en chaleur dans les lacs sont affectés par les changements dans les niveaux de nutriments et les réseaux trophiques (MAZUMDER *et al.*, 1990a). Par exemple, une hausse des nutriments et une forte planctivorie, en augmentant la biomasse des algues, diminue la pénétration de la lumière, la transparence de l'eau et la profondeur de la zone euphotique (*fig. 3*). La taille des algues est aussi un facteur déterminant car les algues de petite taille réfléchissent davantage la lumière incidente vers l'atmosphère et réduisent ainsi la pénétration de l'énergie solaire dans les eaux profondes. Dans les lacs humiques de la forêt boréale, la concentration de carbone organique dissous est aussi un facteur déterminant de la transparence et de l'atténuation de la lumière. La pénétration de l'énergie solaire dans les lacs étant le mécanisme de base associé au transfert de chaleur, toute modification dans la transmission de l'énergie solaire dans la colonne d'eau devrait affecter le budget calorifique et la stratification thermique des lacs. Jusqu'alors, la plupart des études et des monographies en limnologie suggéraient que le budget calorifique et la structure thermique des lacs étaient déterminés par l'impact des vents sur le mélange des eaux, lequel variait selon la taille des lacs et leur exposition aux vents (*fetch*) (GORHAM et BOYCE, 1989 ; LEMMIN, 1995). Cependant, les réseaux trophiques et les nutriments, en modifiant la biomasse et la taille des algues, peuvent aussi affecter la zone de mélange, l'accumulation de chaleur et le gradient thermique dans les lacs tempérés (MAZUMDER *et al.*, 1990a ; MAZUMDER et TAYLOR, 1994). L'hypothèse de base est que l'influence relative des facteurs physiques, liés à la force des vents, sur la structure thermique des lacs va augmenter avec la taille des lacs tandis que l'influence des facteurs biologiques, liés aux apports en nutriments et à la structure des réseaux trophiques, restera significative quelque soit la taille des lacs. En conséquence, une hausse de la biomasse des algues associée à une diminution de leur taille, ce qui est le cas en présence de petits herbivores et d'une forte prédation par les planctonophages, diminuera la profondeur de mélange et la température moyenne de la colonne d'eau en accentuant le gradient thermique au niveau du métalimnion (*fig. 3*). Les caractéristiques intrinsèques des réseaux trophiques, en modifiant la structure physique des lacs, feront donc varier les réponses des lacs vis-à-vis des changements climatiques. En conséquence, il sera difficile d'obtenir une bonne prédiction de la température des lacs selon divers scénarios

de réchauffement climatique, en se basant uniquement sur la température de l'atmosphère et les transferts de chaleur dans les lacs. Il faudra tenir compte des niveaux des nutriments et de la structure des réseaux planctoniques dans les modèles de prédiction.

### 3 – APPORTS ET LIMITES DES APPROCHES EXPÉRIMENTALES

Depuis deux décennies, les approches expérimentales en enceintes et les biomanipulations de lacs ont été des outils performants pour analyser le rôle respectif des ressources et des prédateurs dans le contrôle des réseaux pélagiques. Les modèles de réseaux trophiques des lacs tempérés, à l'origine d'intenses controverses et de progrès importants dans notre compréhension du fonctionnement des écosystèmes lacustres, seront d'abord présentés. Ensuite, les apports, les limites et les contraintes des approches expérimentales en enceintes et par biomanipulation seront examinées.

#### 3.1 Cascades trophiques

L'hypothèse des cascades trophiques (CARPENTER *et al.*, 1985 ; CARPENTER et KITCHELL, 1993) fait intervenir les ressources et la prédation de façon complémentaire (*tabl. 1*). Selon ce modèle, une augmentation de la charge en poissons planctonophages devrait se traduire par une réduction du zooplancton herbivore de grande taille et une augmentation de la biomasse des algues, soumises à une moindre pression de broutage. Les synthèses des études expérimentales sur les réseaux trophiques ont soulevé de vigoureuses controverses (voir DeMELO *et al.*, 1992 ; CARPENTER et KITCHELL, 1993 ; BRETT et GOLDMAN, 1996 ; LACROIX *et al.*, 1996). DeMELO *et al.* (1992) ont suggéré que, loin d'être robuste, l'hypothèse des cascades trophiques était basée sur un grand nombre de demi-vérités et d'extrapolations abusives des données. Cependant, le constat que l'on peut faire sur les expérimentations de terrain en limnologie ne diffère pas de celui d'EBERHARDT et THOMAS (1991) pour l'ensemble de l'écologie : un grand nombre d'expériences se caractérisent par un faible nombre d'unités expérimentales et donc par des erreurs statistiques de type II (incapacité de détecter un effet réel par manque de puissance statistique). Récemment, BRETT et GOLDMAN (1996) ont effectué une nouvelle synthèse par méta-analyse de 54 expériences réalisées en enceintes ou en étangs, ce qui réduit considérablement le risque d'erreur de type II. Contrairement aux analyses antérieures de DeMELO *et al.* (1992), leur étude appuie très fortement la théorie des cascades trophiques telle qu'établie par CARPENTER et KITCHELL (1993).

Pour décrire les effets relatifs des ressources et des prédateurs, McQUEEN *et al.* (1986, 1989) ont proposé l'hypothèse (modèle « Bottom-up : Top-down ») selon laquelle (1) les effets ascendants des ressources (bottom-up), importants à la base des chaînes alimentaires, s'amointrissent aux niveaux supérieurs, et (2) les effets descendants des prédateurs (top-down), importants au sommet des chaînes alimentaires, s'atténuent à la base de celles-ci (*tabl. 1*). L'atténuation des effets descendants semble confirmée par les analyses de DeMELO *et al.* (1992) et

de BRETT et GOLDMAN (1996, 1997). Ces derniers concluent cependant que cette atténuation est assez faible et que la réponse des producteurs primaires aux cascades trophiques s'avère très variable. Ceci amène les auteurs à douter de la possibilité d'utiliser les biomanipulations pour contrôler de manière efficace la biomasse algale.

### 3.2 Interactions entre les ressources et la structure des réseaux trophiques

Plusieurs théories ont été proposées concernant les effets interactifs des ressources et des prédateurs dans l'organisation des réseaux pélagiques (tabl. 2). McQUEEN *et al.* (1986) ont proposé que les effets des herbivores sont maximums dans les milieux oligotrophes et s'atténuent avec l'augmentation de l'eutrophie, notamment du fait du développement d'algues peu consommables et de cyanobactéries filamenteuses, tandis qu'ELSER et GOLDMAN (1991) appuient l'hypothèse d'effets maximums des cascades trophiques en milieux mésotrophes où la prédation des poissons planctonophages et l'abondance des herbivores sont suf-

**Tableau 2** Principales hypothèses sur les effets interactifs des poissons et de l'état trophique dans les lacs tempérés.

**Table 2** *Principal hypotheses on interactions between fish and trophic state in temperate lakes.*

Hypothèse	Caractéristiques principales	Références
Atténuation par les nutriments	Effets descendants des prédateurs atténués dans les lacs eutrophes du fait de la présence d'algues peu consommables (cyanobactéries filamenteuses ou coloniales)	McQUEEN <i>et al.</i> , 1986
Maximum d'effets des prédateurs en milieu mésotrophes	(a) effets en cascade des poissons maximal dans les lacs mésotrophes (b) faibles probabilités de rencontre entre prédateurs et proies dans les lacs oligotrophes (c) algues peu consommables empêchant le contrôle du phytoplancton par le zooplancton dans les lacs eutrophes	ELSER et GOLDMAN, 1991
Déstabilisation	(a) apports en nutriments déstabilisant les interactions trophiques (b) en présence de grand zooplancton herbivore, apports plus intenses nécessaires à la déstabilisation	CARPENTER <i>et al.</i> , 1992
Seuil efficace de biomanipulation	(a) phytoplancton contrôlé par le zooplancton si charge externe en PT < 0,6 g/m <sup>2</sup> /an (en liaison avec la taille maximale des colonies d'algues consommables) (b) efficacité des biomanipulations dépendante de la dynamique de P mobilisé dans macrophytes et poissons	BENNDORF, 1990
Effet seuil ou état stable alternatif	(a) proportion de poissons planctonophages augmentant avec l'eutrophie des lacs (de 50 % des poissons de plus de 10 cm à 22 µgPT/L à 80 % à plus de 100 µg PT/L) (b) à long terme, élimination des planctonophages → réduction des algues uniquement si P = 0,5-2,0 g/m <sup>2</sup> /an (ou P ≈ 80-150 µgP/L en été) (c) restauration plus efficace dans les lacs plats (à algues vertes) que dans les lacs profonds (avec blooms de cyanobactéries), du fait du rôle épurateur des macrophytes submergés et des algues microbenthiques	JEPPESEN <i>et al.</i> , 1990

fisamment importantes pour exercer un contrôle du phytoplancton. Les modèles proies-dépendants (PERSSON *et al.* 1988) prévoient une réponse positive des algues à l'enrichissement du milieu en nutriments en présence de poissons planctonophages (réseaux à 3 niveaux trophiques) et une absence d'augmentation des algues en milieux sans poissons ou avec une forte charge en poissons piscivores (réseaux à 2 ou 4 niveaux trophiques). Ce modèle a été reconfirmé sur une vaste gamme de lacs par MAZUMDER (1994a, b, c) qui met en évidence le rôle clé des grandes daphnies, dans le contrôle de la biomasse des algues. Enfin, selon CARPENTER (1992), des apports en nutriments plus élevés sont nécessaires pour déstabiliser des réseaux avec de grands herbivores par comparaison à des réseaux sans ces grands herbivores. Ces hypothèses ne sont pas nécessairement exclusives et il est difficile en l'état actuel de nos connaissances d'apporter une réponse synthétique sur cette question.

Pour évaluer le rôle des espèces-clés dans les réseaux planctoniques, SARNELLE (1992b) a fait une synthèse des résultats d'expérimentations en enceintes ou en lacs dans lesquelles la biomasse des daphnies a été manipulée directement ou indirectement à travers la charge en poissons planctonophages. Il a démontré que la biomasse algale augmentait beaucoup plus faiblement avec la charge en phosphore en présence d'une forte biomasse de daphnies qu'en présence d'une faible biomasse, quelque soit l'état trophique des lacs, conformément au modèle de MAZUMDER (1994a) (modèle d, *fig. 2*). De plus, SARNELLE (1992b) n'observe aucune tendance claire à l'augmentation des algues peu consommables en situation de forte pression de broutage par les daphnies. Des résultats très contradictoires ont été publiés sur cette question. Si plusieurs expériences en enceintes indiquent que le broutage par les daphnies favorise les algues peu consommables (LAMPERT *et al.*, 1986 ; KERFOOT *et al.*, 1988), d'autres expériences aboutissent au résultat inverse (SHAPIRO et WRIGHT, 1984 ; CHRISTOFFERSEN *et al.*, 1993 ; SARNELLE, 1993). Ces contradictions indiquent clairement que l'issue des interactions entre producteurs primaires, herbivores et poissons ne repose pas uniquement sur le caractère consommable ou non des algues, mais aussi sur d'autres facteurs, tels que les modifications du recyclage et de l'équilibre des nutriments (ELSER *et al.*, 1988 ; VANNI et FINDLAY, 1990 ; LYCHE *et al.*, 1996a) et de l'atténuation de la lumière par l'action des herbivores (MAZUMDER *et al.*, 1990a ; MAZUMDER et TAYLOR, 1994) ou l'existence de seuils de densité à partir desquels les algues peu consommables ne peuvent plus être régulées par le zooplancton (GLIWICZ, 1990).

Les plans factoriels d'expérience croisant les gradients de nutriments et de charges en poissons sont les plus à même d'apporter des réponses précises sur l'interaction ressources x prédateurs. La plupart des expériences ont été faites avec des poissons chassant à vue comme les ménés, les crapets, les perchaudes, et les larves de dorés (VANNI, 1987 ; MAZUMDER *et al.*, 1988 ; DRENNER *et al.*, 1989, 1990 ; PROULX *et al.*, 1996). Elles ont permis de mettre en évidence des effets très variables des interactions nutriments x poissons sur la structure du plancton (composition taxonomique, structure en taille) ou certaines caractéristiques physico-chimiques. En revanche, l'effet des poissons (ou de la structure des réseaux trophiques : absence ou présence de grands herbivores) sur la biomasse algale s'avère toujours statistiquement indépendant de celui des nutriments, tel que démontré par MAZUMDER (1994a) et BRETT et GOLDMAN (1997). Ceci amène à considérer les hypothèses d'atténuation des effets des prédateurs (MCQUEEN *et al.*, 1986 ; ELSER et GOLDMAN, 1991) ou les hypothèses reliant l'effet des res-

sources à la longueur des chaînes trophiques (PERSSON *et al.*, 1988) comme peu probables dans les lacs dominés par des poissons chassant à vue. Très peu d'expériences factorielles croisant nutriments x poissons ont été réalisées avec des poissons ayant un comportement plus opportuniste de filtreur omnivore tels que gardons (LACROIX et LESCHER-MOUTOUÉ, 1991 ; LACROIX *et al.*, 1996) et alose à gésier (DRENNER *et al.*, 1996). Dans toutes ces expériences, l'augmentation de la chlorophylle ou la diminution de la transparence en présence de poissons filtreurs omnivores sont plus importantes dans les enceintes enrichies. D'après DRENNER *et al.* (1990), les poissons filtreurs omnivores diffèrent des chasseurs visuels par leur action très importante de pompage et de recyclage des nutriments. Des expériences croisées nutriments x poissons faisant intervenir des poissons ayant des comportements alimentaires contrastés sont nécessaires pour juger des effets séparés et interactifs des différents types de poissons planctonophages (voir LAZZARO *et al.*, 1992 ; LAZZARO et LACROIX, 1995).

### 3.3 Structure des réseaux trophiques et dynamique des nutriments

La structure des réseaux trophiques a des effets potentiels multiples et complexes sur le recyclage des nutriments et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques (CARPENTER *et al.*, 1992 ; SCHINDLER *et al.*, 1993) car tous les composants des réseaux trophiques sont potentiellement des sources et des pièges pour les nutriments. Prédateurs et ressources, en modifiant la composition et la taille du plancton, affectent sa composition stœchiométrique (STERNER *et al.*, 1992). Comme les daphnies se comportent comme des pièges à phosphore alors que les cyclopoïdes sont des sources de phosphore (LYCHE *et al.*, 1996a), une augmentation de la taille des herbivores (dominance de daphnies) peut entraîner une limitation en phosphore pour le phytoplancton, alors qu'une réduction de la taille du zooplancton (dominance des petits cladocères et des cyclopoïdes) peut induire une limitation en azote des producteurs primaires (ELSER *et al.*, 1988, SARNELLE, 1992b). L'excrétion par les poissons pourrait également jouer un rôle important (BRABAND *et al.*, 1990 ; VANNI et FINDLAY, 1990 ; SCHINDLER, 1992 ; VANNI *et al.*, 1997) indépendamment de leurs effets en cascade sur l'herbivorie, et expliquer une part substantielle des effets descendants ou de cascade trophique sur les assemblages phytoplanctoniques.

### 3.4 Importance de la boucle microbienne

La plupart des modèles sur l'organisation des réseaux trophiques pélagiques ne prennent pas en compte les communautés microbiennes (*tabl. 1*). Toutefois, grâce aux progrès réalisés en écologie microbienne depuis une décennie, des modèles intégrant la boucle microbienne dans les réseaux pélagiques classiques sont maintenant proposés (STOCKNER et PORTER, 1988 ; RIEMANN et CHRISTOFFERSEN, 1993 ; PACE et COLE, 1994 ; PORTER, 1996). Ils ont contribué à améliorer notre compréhension des mécanismes de contrôle du réseau microbien en montrant l'importance des nutriments, de la lyse algale, de l'excrétion de carbone organique par le phytoplancton ainsi que du gaspillage de nourriture (« sloppy feeding ») et de l'excrétion du zooplancton pour le contrôle ascendant du bactérioplancton. Les mécanismes de contrôle descendant de la boucle microbienne sont plus controversés. RIEMANN (1985), STOCKNER et SHORTREED (1988) et CHRISTOFFERSEN *et al.* (1993) ont montré que les daphnies jouent un rôle essentiel, en absence de poissons planctonophages, dans le contrôle du bactérioplanc-

ton et des flagellés et favorisent ainsi un transfert efficace de carbone et de matière vers les niveaux supérieurs. Par contre, le couplage entre la boucle microbienne et le réseau pélagique classique semble négligeable en absence de daphnies (LYCHE *et al.*, 1996b), les bactéries se trouvant reliées au reste du réseau trophique par l'intermédiaire d'une boucle moins directe, et plus ou moins efficace, passant par les flagellés, les ciliés, les rotifères, et les copépodes, ce qui entraîne une diminution du transfert de carbone vers les horizons trophiques supérieurs.

### 3.5 Des expériences en enceintes aux biomanipulations lacustres

CARPENTER (1996) a souligné le risque d'extrapoler les résultats obtenus en enceintes de petites dimensions et sur des courtes durées à des écosystèmes lacustres. Les enceintes expérimentales se caractérisent par des effets de parois, une plus faible turbulence, une sédimentation accrue et le développement du périphyton, phénomènes d'autant plus accentués que le volume des enceintes est faible (BLOESCH *et al.*, 1988). D'autres biais potentiels sont dus aux extinctions d'espèces plus fréquentes en conditions expérimentales qu'en milieux naturels du fait de la taille réduite et de l'homogénéité spatiale des enceintes (SOTO, 1989). Dans les faits, des similitudes entre enceintes et milieux naturels ont été notées à la fois dans des grandes enceintes (MAZUMDER *et al.*, 1990a, b) et avec des petits mésocosmes (CHRISTOFFERSEN *et al.*, 1993). De même, les synthèses de SARNELLE (1992b) et DeMELO *et al.* (1992) mettent en évidence une absence de relation entre le résultat des manipulations et la taille des enceintes ou la durée des expériences.

Les approches expérimentales en enceintes sont volontairement des modèles simplifiés de communautés naturelles. Elles peuvent donc manquer de réalisme. Elles constituent cependant des outils performants pour évaluer les réponses des communautés aquatiques aux gradients environnementaux car elles permettent de prendre en compte d'éventuelles réponses non linéaires, et d'associer variations écologiquement réalistes et manipulations extrêmes de l'environnement. KITCHELL et CARPENTER (1988) estiment en effet qu'il est peu probable que les mécanismes écologiques soient élucidés dans les gammes typiques de variation naturelle des facteurs en cause. CROWDER *et al.* (1988) soulignent au contraire que l'usage de manipulations extrêmes peut apporter des résultats statistiquement significatifs mais ayant peu de signification écologique. Les biomanipulations lacustres, en revanche, en raison des problèmes de réplication et de puissance statistique, nécessitent probablement des traitements extrêmes pour rendre compte du fonctionnement des écosystèmes (CARPENTER, 1989). Il existe cependant des approches statistiques adaptées à l'absence de réplicats (CARPENTER *et al.*, 1989). En définitive, plusieurs études soulignent l'importance des échelles spatiales et temporelles dans la compréhension des relations entre les réseaux trophiques et le fonctionnement des écosystèmes lacustres ainsi que la nécessité de jumeler les approches expérimentales à l'échelle de milieux lacustres et les suivis à long terme (CARPENTER, 1989, 1996 ; BENNDORF, 1990 ; SHAPIRO, 1990 ; CARPENTER et KITCHELL, 1993).

## 4 – RÉSEAUX TROPHIQUES DES LACS TEMPÉRÉS ET TROPICAUX

### 4.1 Analyse comparée des réseaux trophiques des lacs tropicaux et tempérés

Les processus écologiques des lacs tempérés et tropicaux sont fondamentalement les mêmes. Leur complexité biotique est également comparable, excepté pour les grands lacs tectoniques africains dont l'âge géologique a favorisé des coévolutions et stratégies adaptatives complexes entre les espèces et la profusion de niches et régimes alimentaires.

#### 4.1.1 Poissons

Dans les lacs tropicaux, le rôle des poissons dans les réseaux trophiques est amplifié par la présence des filtreurs omnivores. En effet, alors que les poissons zooplanctonophages sont dominants dans les lacs tempérés, les filtreurs omnivores qui consomment du phytoplancton et du seston pélagique, en plus du zooplancton, dominent les communautés piscicoles des lacs tropicaux (CARMOUZE *et al.*, 1983). Grâce à leur régime alimentaire opportuniste, ces filtreurs omnivores (clupéidés, cyprinidés, cichlidés), ont une croissance rapide et atteignent des capacités de charge bien supérieures (60-900 kg/ha jusqu'à 2 800 kg/ha : GWAHABA, 1975 ; BALON, 1973) à celles des poissons zooplanctonophages (rarement plus que 200 kg/ha : CARLANDER, 1977 ; MIRANDA, 1983). Les grands ichtyophages pélagiques, prédateurs dominants des lacs tempérés (achigan à grande bouche, grand brochet, doré jaune nord américain, sandre européen) n'ont pas d'équivalents tropicaux, excepté pour quelques espèces (capitaine, poissons-tigres, pirarucu amazonien) dans les lacs plats africains et les grands réservoirs du Nordeste brésilien. Ils sont remplacés par des carnivores généralistes souvent de plus petite taille (comme les cichlidés tucunaré et apaïari, l'erythrinidé traïra et le sciaenidé pescada du Piauí, dans les réservoirs du Nordeste brésilien).

La gestion halieutique par biomanipulation, telle qu'effectuée en Amérique du Nord (DEVRIES et STEIN, 1990), est encore rarement employée dans les lacs et réservoirs tropicaux. Par contre, la surpêche ou l'introduction d'espèces prédatrices ou exotiques (en provenance d'autres bassins hydrographiques) est une pratique courante. Ceci peut provoquer des déséquilibres écologiques dans les réseaux trophiques suite à la disparition des espèces natives (FERNANDO, 1991) tout en augmentant les rendements halieutiques lorsqu'il s'agit de filtreurs omnivores tel que le tilapia (FERNANDO et HOLCIK, 1991). Des effets importants de cascades trophiques ont été observés par ZARET et PAINE (1973) dans le lac Gatun au Panama (bien avant sa formalisation par les équipes de CARPENTER et McQUEEN) et par PETRERE (1996) dans les grands réservoirs brésiliens. En éliminant les poissons zooplanctonophages obligatoires et les poissons insectivores natifs, l'introduction de poissons piscivores favorise le développement de cladocères (*Ceriodaphnia* sp.) et des populations de moustiques (*Anopheles*, *Culex* et *Mansonia*, vecteur de la malaria). Au Brésil, l'introduction ou la coexistence d'espèces prédatrices dans les réservoirs (traïra et pescada du Piauí ou apaïari) et les lacs (tucunaré et piranha) en présence d'espèces fourrages (crevettes et tilapia du Nil), résulte souvent dans des rendements de pêche plus élevés et une élimination des poissons de petite taille (PAIVA *et al.*, 1994 ; GODINHO *et al.*, 1994). Dans les réservoirs du Haut Parana dominés par les espèces fourrages, la

prédation sélective sur le macrozooplancton est responsable de la faible densité du zooplancton et de la taille réduite des calanoides. Par contre, dans les réservoirs où les espèces fourrages sont peu abondantes, les densités du macrozooplancton sont en moyenne 7 fois supérieures, bien que les organismes soient de taille réduite à cause de la compétition entre les herbivores (SANTOS *et al.*, 1994).

Dans les lacs tropicaux, la reproduction asynchrone et le recrutement continu des alevins entraînent une prédation accrue sur le macrozooplancton tout au long de l'année, ce qui favorise les plus petites formes du zooplancton et le développement des cyanobactéries filamenteuses ou coloniales. Par ailleurs, il existe aussi des différences entre les lacs tempérés et tropicaux dans l'évolution des communautés piscicoles au cours de leur ontogénèse. Les communautés piscicoles des lacs tempérés évoluent avec l'état trophique des lacs, en passant de la prédominance des salmonidés en milieux oligotrophes, à celle des percidés en milieux mésotrophes, puis aux cyprinidés en milieux eutrophes (PERSSON *et al.*, 1988). Dans les lacs tropicaux, ces groupes n'existent pas et de tels changements n'interviennent pas. Il semblerait donc, qu'indépendamment de leur état trophique, les lacs tropicaux se comportent d'avantage comme des lacs tempérés eutrophes.

#### 4.1.2 Invertébrés prédateurs

Dans les lacs tropicaux, la prédation par les invertébrés (larves de diptères : *Chaoborus*, *Anopheles* et *Culex*) peut être intense toute l'année. Elle n'est pas saisonnière comme dans le cas des prédateurs invertébrés des lacs tempérés (*Leptodora*, *Mysis*, *Neomysis*), mais variable selon les rythmes d'émergence et de migration verticale. Le macrozooplancton ne peut donc pas atteindre de fortes biomasses dans les lacs tropicaux, même en absence de poissons zooplanctonophages. Dans des enclos sans poissons dominés par les larves de *Chaoborus*, seuls les petits cladocères et cyclopoïdes sont abondants, les rotifères, proies sélectionnées par les stades juveniles, étant rares (ROCHE *et al.*, 1993). Les invertébrés prédateurs des milieux tropicaux constituent aussi un élément important de la diète des poissons carnivores opportunistes.

#### 4.1.3 Zooplancton

Contrairement aux lacs tempérés, les grands cladocères herbivores, en particulier les daphnies, sont rares ou absents dans les lacs tropicaux (FERNANDO, 1980) pour des raisons diverses et controversées : prédation amplifiée par l'absence de refuge dans les milieux plats, besoins énergétiques élevés en milieux chauds, limitant la croissance, conditions méso-eutrophes propices à la dominance d'algues non consommables ou toxiques. En conséquence, le zooplancton y est constitué d'espèces de tailles réduites, principalement des cladocères comme les petites daphnies (*D. gessneri*, *D. laevis* et *D. ambigua*) (ROCHA *et al.*, 1995), mais aussi *Ceriodaphnia*, *Diaphanosoma*, *Moina* et *Bosmina*, ou bien il est dominé par les rotifères, compétiteurs inférieurs (NILSSEN, 1984 ; THRELKELD, 1988). De plus, l'usage non-réglémenté ou incontrôlé de biocides (herbicides, fongicides et insecticides) pour l'agriculture dans les bassins versants des lacs tropicaux, peut avoir des effets néfastes sur la structure et l'abondance du zooplancton, les daphnies étant particulièrement vulnérables (SHAPIRO, 1980).

#### 4.1.4 Phytoplancton

La coévolution entre les poissons herbivores et les algues favorisent certaines adaptations morphologiques, aptes à réduire la consommation des algues par les

brouteurs (grandes tailles, formes coloniales, enveloppes gélatineuses, lignées toxiques). De plus, la petite taille du zooplancton et les faibles taux de broutage entraînent l'augmentation de la taille et de la biomasse du phytoplancton tropical (CARPENTER *et al.*, 1987) et assurent la prédominance des grandes formes de phytoplancton, même si certains cladocères des lacs tropicaux sont capables de les consommer (GRAS *et al.*, 1971 ; INFANTE et RIEHL, 1992). Le nanophytoplancton, bien que de biomasse réduite, peut contribuer majoritairement à la production algale dans les lacs tropicaux à cause de son taux de régénération rapide et de son rapport surface : volume plus élevé permettant d'utiliser plus efficacement les pulses de nutriments.

#### 4.1.5 Macrophytes

Les macrophytes, encore peu étudiés, jouent un rôle important dans les lacs tropicaux (CAMARGO et ESTEVES, 1995). En raison du régime de température élevé et des conditions souvent méso-eutrophes, les macrophytes y croissent plus vite et durant toute l'année, mais leur abondance peut varier en fonction des cycles saisonniers de variation des niveaux d'eau (lacs de plaine d'inondation, réservoirs avec marnage important), de la turbulence et des apports en nutriments et en matériel allochtone. Dans les milieux eutrophes, la prolifération des macrophytes et leur décomposition incontrôlée (cas des jacinthes d'eau) constituent des sources ou des pièges à nutriments très importants mais instables. De plus, les grands herbiers réduisent la pénétration de la lumière et provoquent l'anoxie totale, favorisant ainsi le relargage interne des nutriments et des mortalités massives de poissons. Par contre, dans les réservoirs à fort marnage, l'absence des macrophytes, zone de refuge pour les macroinvertébrés et le zooplancton, limite le recrutement des poissons fourrages dont dépendent les carnivores, réduisant ainsi la capacité de charge halieutique.

#### 4.1.6 Limitation en nutriments et interactions trophiques intra-guilde

L'apport externe en phosphore est le principal facteur responsable de l'eutrophisation des lacs tempérés, tandis qu'il s'agit souvent de l'azote seul ou combiné au phosphore dans les lacs tropicaux (TALLING et TALLING, 1965). La contribution des apports internes en nutriments devrait être plus grande dans les lacs tropicaux où la combinaison d'une biomasse élevée en planctonophages et d'un zooplancton de taille réduite augmenterait l'importance du recyclage et de la régénération des nutriments. En effet, le recyclage du phosphore par les poissons peut atteindre occasionnellement des niveaux comparables à ceux des apports externes (BRABAND *et al.*, 1990). L'azote et le phosphore excrétés par les poissons étant directement assimilables, ceci favorise la croissance du nanophytoplancton (NAKASHIMA et LEGGETT, 1980 ; SCHINDLER, 1992). Les migrations nyctémérales horizontales des poissons entraînent aussi un transport de nutriments des sédiments de la zone littorale vers la zone pélagique. Au niveau des interactions trophiques, des situations de prédation intra-guilde entre les poissons omnivores filtreurs et le zooplancton herbivore qui consomment tous les deux du nanophytoplancton (POLIS et HOLT, 1992), sont fréquentes dans les milieux tropicaux. Elles sont responsables de liens trophiques faibles (rétroactions, effets en retard, etc.) qui empêchent l'établissement de cascades trophiques. Finalement, contrairement aux lacs tempérés où les réseaux trophiques sont très assujettis au cycle des saisons, non seulement la variabilité interannuelle des lacs tropicaux est bien supérieure à leur variabilité saisonnière, mais les caractéristiques

d'année moyenne bien souvent n'existent pas, ce qui limite la précision des modèles de prédiction des variations de la structure et du fonctionnement des réseaux trophiques en milieu tropical (NILSSEN, 1984).

## 4.2 Comparaison des modèles de réseaux trophiques des lacs tempérés et tropicaux

### 4.2.1 Modèles de réseaux trophiques de lacs tempérés

De nombreux modèles de réseaux trophiques, souvent contradictoires, ont été développés pour les lacs tempérés (*tabl. 1*). La plupart d'entre eux sont plutôt représentatifs de chaînes que de réseaux trophiques, les principaux niveaux trophiques étant les poissons ichtyophages, les poissons zooplanctonophages, le zooplancton et le phytoplancton. De nombreuses études expérimentales combinant tests d'hypothèses, suivis à long terme et modélisations, ont été réalisées sur les lacs tempérés sur une large gamme d'échelles spatio-temporelles (voir section 3). Différents modèles, surtout fondés sur des cascades trophiques (modèles b et c, *fig. 2*) ont émergé, engendrant des controverses sur les rôles respectifs des nutriments et des prédateurs dans le fonctionnement des réseaux trophiques pélagiques. La plupart des modèles concernent des milieux où les poissons planctonophages sont dominés par des prédateurs visuels zooplanctonophages. Il en ressort que le rôle des prédateurs invertébrés dans le contrôle descendant des réseaux trophiques en milieu tempéré est généralement négligeable par rapport à celui des poissons, excepté dans les lacs humiques, acides et sans poissons (MASSON et PINEL-ALLOUL, 1997) tandis que les nutriments exercent un fort contrôle ascendant sur le phytoplancton.

### 4.2.2 Modèles de réseaux trophiques de lacs tropicaux

Les approches limnologiques pratiquées dans les lacs tropicaux et subtropicaux sont en majorité toujours descriptives et considèrent comme prépondérant le contrôle ascendant par les ressources (bottom-up), conformément au modèle a (*fig. 2*). La recherche de principes généraux et de concepts unificateurs y est rare, alors que la mise en évidence des particularités entre milieux, focalisée sur la description de leurs dynamiques temporelles respectives, est, le plus souvent, la préoccupation majeure des études. Il s'en suit que les données collectées sur les lacs et réservoirs tropicaux, selon différentes échelles spatiales et temporelles souvent incompatibles, et en l'absence d'expérimentations ou de manipulations complémentaires fondées sur des hypothèses de travail précises, ne sont ni suffisantes, ni adaptées, pour évaluer ou comparer la validité des modèles proposés pour les lacs tempérés. À notre connaissance, il n'existe pas de modèles de réseaux trophiques développés spécifiquement dans des lacs tropicaux, mais seulement des modèles faisant intervenir les poissons filtreurs omnivores (*tabl. 3*), qui dominent les communautés piscicoles tropicales. Ces modèles soutiennent trois hypothèses principales : l'hypothèse de prédation intra-gilde entre les poissons et le zooplancton herbivore, ou entre les stades juvéniles et adultes (IGP : POLIS et HOLT, 1992), l'hypothèse de régulation intermédiaire des prédateurs ichtyophages et du zooplancton par les omnivores filtreurs (STEIN *et al.*, 1995) et l'hypothèse d'interactions entre les omnivores filtreurs et l'état trophique des lacs, qui stimulent la croissance du phytoplancton (DRENNER *et al.*, 1996).

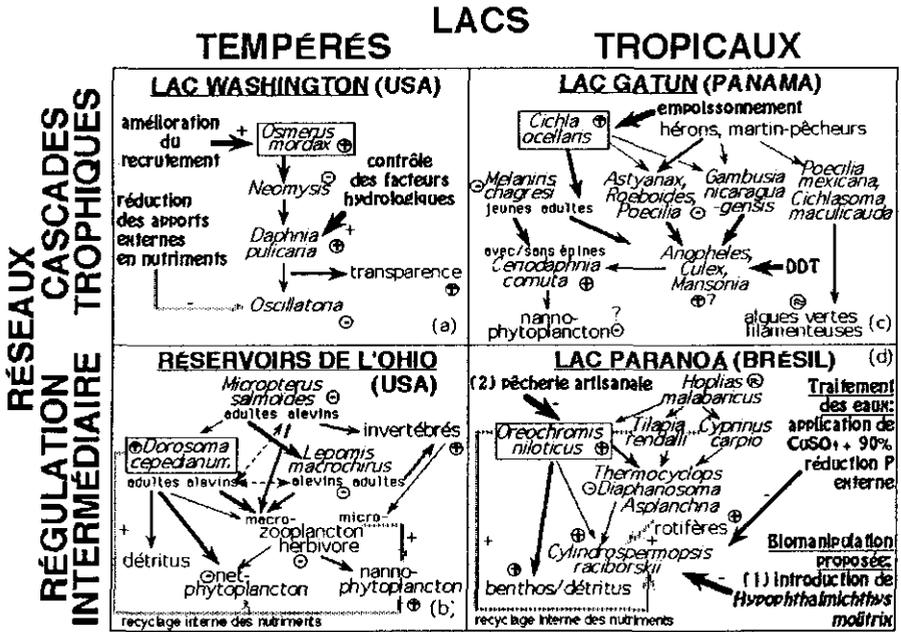
**Tableau 3** Modèles de réseaux trophiques dominés par les poissons omnivores dans les lacs sub-tropicaux et tropicaux.**Table 3** *Models of trophic foodwebs dominated by omnivorous fish in subtropical and tropical lakes.*

Modèle	Caractéristiques principales	Références
Prédation intraguildes ou IGP	(a) IGP : capacité d'un prédateur à consommer des proies qui utilisent le même type de ressource alimentaire que lui. Le prédateur et ses proies sont des compétiteurs potentiels (poisson filtreur omnivore consommant les cladocères herbivores et le nanophytoplancton consommé par ce zooplancton) (b) « Same-Chain Omnivory » : cas spécial d'une relation IGP développée au cours de l'ontogénie des poissons, entre les stades juvéniles et adultes (poisson piscivore, consommateur de macrozooplancton au stade juvénile et des poissons consommateurs de macrozooplancton au stade adulte)	POLIS et HOLT, 1992
Régulation intermédiaire	Des omnivores filtreurs peuvent contrôler la dynamique de leur prédateur, de leur compétiteur et des communautés planctoniques (régulation dite intermédiaire car originaire du coeur du réseau trophique et non de son sommet)	STEIN <i>et al.</i> , 1995
Effets des omnivores en fonction de l'état trophique des lacs	Les poissons filtreurs omnivores stimulent plus la croissance du phytoplancton en conditions eutrophes, suggérant l'existence d'une interaction synergique entre ces poissons et l'état trophique des lacs	DRENNER <i>et al.</i> , 1996

### 4.3 Cas types de réseaux trophiques en milieu tempéré et tropical

#### 4.3.1 Lacs tempérés à cascades trophiques classiques

Au cours des deux dernières décades, les aménagements lacustres par réduction des apports externes en nutriments ou par biomanipulation des réseaux trophiques dans les lacs nord-américains (lac Washington aux États-Unis : EDMONSON et ABELLA, 1988 ; lac Round au Minnesota : SHAPIRO et WRIGHT, 1984 ; lacs Peter, Paul et Tuesday au Michigan : CARPENTER et KITCHELL, 1993 ; lac George au Canada : McQUEEN *et al.*, 1989) et dans les lacs nord-européens (lacs plats eutrophes au Danemark : JEPPESEN *et al.*, 1990 et en Norvège : SANNE et WAERVAGEN, 1990 ; lacs hollandais : VAN LIERE et GULATI, 1992 ; réservoir Bautzen en Allemagne : BENNDORF *et al.*, 1989 ; BENNDORF, 1990) ont fourni des informations essentielles sur les cascades trophiques en milieu tempéré. Ainsi la récupération de la qualité des eaux du Lac Washington durant la période 1968-1976 est un cas historique (*fig. 4a*). Elle a été obtenue par réduction des apports externes en nutriments et contrôle des facteurs hydrologiques permettant la réapparition d'une grande daphnie (*Daphnia pulex*) dont le broutage provoqua l'accroissement de la transparence de l'eau et l'élimination des cyanobactéries *Oscillatoria* spp. Simultanément, l'amélioration des conditions de reproduction de l'éperlan *Osmerus mordax* aurait joué un rôle important dans la prédation sur l'invertébré zooplanctophage *Neomysis*, révélant ainsi l'existence d'une cascade trophique poissons-invertébrés-zooplancton-algues. En Allemagne, le réservoir Bautzen, très eutrophe, a été restauré dans les années 1970-1980 par biomanipulation piscicole. Depuis 1977, des alevins de sandres (*Stizostedion lucioperca*) ont été introduits chaque année pour contrôler l'abondance de la per-



**Figure 4** Cas types de réseaux trophiques à cascades trophiques ou régulation intermédiaire dans les lacs tempérés et tropicaux. Les effets de la prédation et du broutage sont indiqués par des flèches dont la grosseur est proportionnelle à l'intensité des effets. Les stimulations sont indiquées par des signes « + » et les réductions par des signes « - ». Les altérations naturelles et les manipulations anthropiques sont indiquées en lettres grasses et par des flèches épaisses. Les apports externes et les recyclages internes en nutriments sont matérialisés par des flèches en grisé. Les espèces piscicoles clés au sommet de la chaîne trophique (cascades) ou au centre du réseau trophique (régulation intermédiaire) sont encadrées. Cas types : a : Lac Washington, États-Unis, lac tempéré, cascades trophiques ; b : réservoirs plats de l'Ohio, États-Unis, milieux tempérés, régulation intermédiaire ; c : Lac Gatun, Panama, lac tropical, cascades trophiques ; d : Lac Paranoá, Brésil, lac tropical, régulation intermédiaire. Voir détails et références dans le texte.

*Case studies of trophic foodwebs with cascading (top-down) or intermediate regulation in temperate and tropical lakes. Effects of predation and grazing are depicted by arrows which tickness is proportional to the intensity of effect. Positive effects are illustrated by a "+" sign and negative effects by a "-" sign. Natural perturbations and anthropic biomanipulations are indicated by bold letters and arrows. External inputs and internal recycling of nutrients are indicated by grey arrows. Fish species at the top of the foodweb (cascading regulation) or at the center of the foodweb (intermediate regulation) are framed. Case studies: a : Lake Washington, USA, temperate lake, trophic cascades; b : shallow reservoirs in Ohio, USA, temperate lakes, intermediate regulation; c : Lake Gatun, Panama, tropical lake, trophic cascades; d : Lake Paranoá, Brazil, tropical lake, intermediate regulation. See details and references in the text.*

che (*Perca fluviatilis*). Des restrictions sur les captures ont simultanément été imposées sur les piscivores. Cette gestion halieutique a favorisé le développement des invertébrés prédateurs (*Chaoborus*, *Leptodora*) et des daphnies, a

accru la biomasse et le taux de broutage du zooplancton et entraîné une hausse de la transparence des eaux.

#### 4.3.2 Lacs tempérés à régulation intermédiaire

Les réservoirs du centre et sud des États-Unis sont dominés par une guilda de clupéidés filtreurs omnivores, principalement les aloses à gésier (*Dorosoma cepedianum*) et à nageoire effilée (*D. petenense*), les tilapias étant limités à l'extrême sud par les conditions hivernales. Par sa stratégie de reproduction, son comportement alimentaire et sa position au centre du réseau trophique, l'aloise à gésier contrôle aussi bien les niveaux inférieurs que supérieurs (contrôle « middle-out » sensu STEIN *et al.*, 1995), ce qui diffère totalement du contrôle « top-down » unidirectionnel des piscivores et zooplanctonophages des lacs tempérés. Dans les réservoirs plats de l'Ohio (fig. 4b), les juvéniles d'aloise à gésier peuvent atteindre des densités de 86 ind./m<sup>3</sup>, grâce à une reproduction précoce et une fécondité élevée (jusqu'à 500 000 œufs/femelle). Ils sont capables d'éliminer en deux semaines le zooplancton, compromettant la croissance et la survie des larves planctonophages des autres espèces, en particulier du crapet arlequin (*Lepomis macrochirus*), dont la baisse influence négativement la croissance du piscivore dominant, l'achigan à grande bouche (*Micropterus salmoides*). Au niveau alimentaire, la relative petite taille du zooplancton dans ces réservoirs, comparée à celle des lacs tempérés du nord, favorise aussi le recrutement de l'aloise à gésier qui possède une ouverture buccale inférieure à celle des crapets et des dorés jaunes, et préfère le petit zooplancton (0,5-0,7 mm). Il peut aussi s'alimenter de phytoplancton > 60 µm, et favoriser la croissance des petites formes (1-4 µm) par son recyclage des nutriments (DRENNER *et al.*, 1984 ; LAZZARO *et al.*, 1992 ; STEIN *et al.*, 1995 ; SCHAUS *et al.*, 1997). La capacité de l'aloise à gésier de s'alimenter de ressources alternatives lui permet donc d'exercer un effet « top-down » encore plus intense sur le zooplancton, et de persister ainsi à haute capacité de charge dans des réservoirs même après l'élimination du zooplancton.

#### 4.3.3 Lacs tropicaux à cascades trophiques

Les piscivores peuvent engendrer des cascades trophiques dans les lacs tropicaux, quand les espèces fourrages vulnérables sont préférentiellement zooplanctonophages et contrôlent le macrozooplancton herbivore. C'est le cas du lac Gatun au Panama ainsi que des lacs de la vallée du Rio Doce et des réservoirs du bassin du Haut Parana et du Nordeste du Brésil, dominés par des piscivores. Au Lac Gatun (fig. 4c), l'introduction du tucunaré a éliminé le zooplanctonophage (*Melaniris chagresi*) et les insectivores natifs (*Astyanax* et *Gambusia* sp.), favorisant l'augmentation de densité (et de taille moyenne) des cladocères herbivores (*Ceriodaphnia cornuta*, avec dominance de la forme cyclomorphique sans épines préférée de *Melaniris*) et des moustiques (*Anopheles*, *Culex* et *Mansonia*) et une certaine réduction de la densité du phytoplancton (ZARET et PAINE, 1973).

#### 4.3.4 Lacs tropicaux à régulation intermédiaire

Dans l'état actuel des connaissances, on peut considérer qu'il s'agit des (grands) lacs et réservoirs tropicaux dont les communautés piscicoles sont dominées par des filtreurs omnivores, comme par exemple le Lac Paranoá, réservoir eutrophe urbain de Brasilia (Brésil) (fig. 4d). Ce réservoir (38 km<sup>2</sup>) n'a cessé de

s'eutrophiser depuis sa construction en 1959. La biomasse du phytoplancton est dominée à 99 % par des cyanobactéries filamenteuses, *Cylindrospermopsis raciborskii*, qui constituent des fleurs d'eau, que ni les applications quotidiennes de sulphate de cuivre, ni le zooplancton de petite taille (rotifères dominants plus *Thermocyclops decipiens*, *Diaphanosoma birgei* et *Asplanchna girodi*) n'arrivent à contrôler. Résultat d'introductions sporadiques et d'une prohibition de la pêche, la biomasse piscicole estimée à plus de 1 300 kg/ha est dominée par des omnivores : principalement les tilapia du Nil (*Oreochromis niloticus*) et du Congo (*Tilapia rendalli*), la carpe commune (*Cyprinus carpio*), et le crapet arlequin zooplanctonophage (*Lepomis macrochirus*), en l'absence de piscivores effectifs. Le recyclage du phosphore par les tilapias, estimé à 48 kg/j, huit fois supérieur aux apports externes par le bassin versant, limités à 6 kg/jour depuis la mise en service de deux stations tertiaires de traitement des eaux en 1993, serait le principal facteur responsable du maintien des conditions eutrophes. Un programme de bio-manipulation, pionnier pour les tropiques, fondé sur une réduction drastique de la biomasse en tilapias (par développement d'une pêcherie artisanale) et de l'introduction de carpes argentées (*Hypophthalmichthys molitrix*), en cages ou libres, est actuellement en cours pour se substituer au traitement chimique (STARLING et LAZZARO, 1997 ; STARLING et al., 1998).

## 5 – VARIABILITÉ SPATIALE ET TEMPORELLE

Les interactions multiples entre les guildes trophiques et leur environnement abiotique et biotique modulent la structure et la dynamique des réseaux trophiques selon un continuum hiérarchique d'échelles spatiales et temporelles (CARPENTER, 1988). Il est cependant possible de discerner des patrons généraux dans la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques selon différents faciès limnologiques et gradients environnementaux (HARRIS 1996).

### 5.1 Variabilité spatiale des réseaux trophiques

La variabilité des réseaux trophiques selon un continuum d'échelles spatiales résulte des effets interactifs des processus physiques, chimiques et biologiques (tabl. 4). D'après PINEL-ALLOUL (1995a) l'importance relative des processus abiotiques et biotiques dans le contrôle des communautés de zooplancton varie selon les échelles spatiales. Les processus abiotiques seraient plus influents à grande échelle géographique tandis que les processus biologiques auraient plus d'effet à petite échelle. Ce modèle pourrait aussi s'appliquer à l'ensemble du réseau trophique. Ainsi, les gradients climatiques et biogéographiques qui conditionnent la distribution et la dynamique du plancton et des poissons à l'échelle des continents, expliquent les principales singularités des réseaux trophiques des lacs tempérés et tropicaux. À l'échelle régionale, les facteurs abiotiques et biotiques naturels (morphologie et trophie des lacs, présence ou absence d'espèces-clés, guildes de prédateurs invertébrés et vertébrés) et les perturbations anthropiques (acidification, eutrophisation, déboisement, pollution, usage des lacs et des bassins versants) en modifiant le niveau des ressources ou la dynamique des guildes trophiques et des espèces-clés génèrent une forte variabilité inter-lacs. Finale-

Tableau 4 Échelles spatiales et processus générateurs de variation dans les réseaux trophiques lacustres.

Table 4 Spatial scales and generative processes of variation in lake trophic foodwebs.

Échelles spatiales	Processus abiotiques	Processus biotiques	Références
Continentale	Gradients de température Régions climatiques Régions géologiques	Biogéographie Guildes trophiques	Présente étude Section 4.
Régionale	Perturbations naturelles		
	Morphométrie Stabilité physique	Macrophytes	JEPPESSEN <i>et al.</i> , 1997 SCHRIVER <i>et al.</i> , 1995
	Gradient trophique	Guildes trophiques Structure en taille du plancton Espèces-clés Prédation par les poissons Mortalité massive de poissons	CARPENTER <i>et al.</i> , 1985 McQUEEN <i>et al.</i> , 1986 PERSSON <i>et al.</i> , 1988 NORTHCOTE, 1988 VANNI <i>et al.</i> , 1990 MAZUMDER, 1994a, b, c
	Dystrophie et acidité Lacs humiques	Prédation par les invertébrés	PINEL-ALLOUL <i>et al.</i> , 1990 PINEL-ALLOUL, 1995b WEGLENSKA <i>et al.</i> , 1997
	Perturbations anthropiques	Agriculture et fertilisation Feux et coupe de forêts	FREEDMAN, 1995
Locale	Gradient littori-profond Stratification verticale Gradients de température Anoxie de l'hypolimnion	Répartition spatiale du zooplancton Migrations verticales Interactions spatiales Zooplancton : poissons Zooplancton : ressources	PINEL-ALLOUL et PONT, 1991 LACROIX et LESCHER-MOUTOUÉ, 1995 ANGELI <i>et al.</i> , 1995 WEGLENSKA <i>et al.</i> , 1997 MASSON et PINEL-ALLOUL, 1998

ment, à l'échelle locale d'un lac, le gradient transversal littori-profond et la stratification verticale des masses d'eau, d'une part, ainsi que la répartition horizontale et verticale des ressources, du zooplancton et des poissons, d'autre part, induisent une forte variabilité. L'analyse comparée des réseaux trophiques dans les lacs tempérés et tropicaux ayant déjà été présentée (voir section 4), nous traiterons ici plus en détail des principales sources de variation aux échelles régionales et locales.

La morphométrie des lacs influence la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques. Dans les lacs peu profonds et non stratifiés, on observe souvent une amplification des cascades trophiques (JEPPESEN *et al.*, 1997) en raison de plusieurs facteurs : 1) la prépondérance de poissons filtreurs omnivores ou d'espèces ayant à la fois un régime planctivore et benthivore qui, par leur plasticité alimentaire, peuvent maintenir des densités importantes et adopter une stratégie de prédation opportuniste sur le zooplancton, 2) l'impossibilité pour le zooplancton d'effectuer des migrations verticales pour contrer la prédation et 3) un plus faible contrôle ascendant du phytoplancton par les nutriments ainsi qu'une dominance moins marquée des cyanobactéries à cause de l'instabilité physique du milieu. Toutefois, les effets top-down sont considérablement réduits dans les lacs peu profonds envahis par les herbiers qui servent de refuge aux cladocères pélagiques durant le jour et qui favorisent les poissons piscivores au dépend des planctivores ou des omnivores (SCHRIVER *et al.* 1995).

Les variations des réseaux trophiques selon le gradient trophique ont déjà fait l'objet de plusieurs synthèses (CARPENTER *et al.*, 1985 ; PERSSON *et al.*, 1988 ; MAZUMDER, 1994c ; LACROIX *et al.*, 1996), mais les résultats restent contradictoires. Ainsi, on a successivement proposé que les effets top-down des poissons étaient plus prononcés dans les lacs oligotrophes (MCQUEEN *et al.*, 1986) ou mésotrophes (ELSER et GOLDMAN, 1991), ou encore dans les lacs eutrophes pauvres en macrophytes (SARNELLE, 1996 ; JEPPESEN *et al.*, 1997). Dernièrement, MAZUMDER (1994c) a proposé un modèle non linéaire intégrant les effets combinés des ressources et de la structure des réseaux trophiques pour prédire les variations dans la biomasse du plancton en fonction de l'état trophique des lacs (modèle d : *fig. 2*). Ce modèle appuie l'hypothèse du contrôle ascendant du plancton par les nutriments quelque soit le type de réseau trophique, tel que suggéré par ARDITI et GINZBURG (1989). Cependant, il accorde aussi une influence notable aux réseaux trophiques, en démontrant des effets de cascades et une diminution de l'intensité de la relation Chl. *a* : PT en présence de grands herbivores filtreurs, quelque soit l'état trophique des lacs, tel que suggéré par NORTH-COTE (1988). Toutefois, ce modèle n'a pas encore été validé et l'influence de l'état trophique des lacs est encore difficile à prédire car elle dépend des interactions conjointes des ressources et des prédateurs et des changements structurels dans les communautés biologiques (CARPENTER, 1988 ; CARPENTER et KITCHELL, 1993 ; LAZZARO et LACROIX, 1995). La validité des différents modèles de réseaux trophiques doit être revue selon une approche plus écosystémique qui tienne compte non seulement des perturbations naturelles ou expérimentales mais aussi des perturbations anthropiques. L'incorporation des réponses comportementales et morphologiques du zooplancton vis-à-vis de la prédation (POURRIOT, 1995), de la stœchiométrie du plancton (STERNER *et al.* 1992) et de la boucle microbienne (STOCKNER et PORTER, 1988) dans les modèles de réseaux trophiques permettrait une meilleure prédiction de leur fonctionnement. Il est aussi nécessaire de se dissocier du gradient oligotrophe-eutrophe des lacs tempérés

pour étudier davantage d'autres faciès limnologiques tels que ceux des lacs humiques (WEGLENSKA *et al.*, 1997 ; MASSON et PINEL-ALLOUL, 1998) et des lacs acides (PINEL-ALLOUL *et al.*, 1990), où l'importance de la boucle microbienne et la simplification des réseaux trophiques supérieurs permettraient de mieux saisir les mécanismes de contrôle. Enfin, les lacs tropicaux nous offrent des modèles de réseaux trophiques très complexes qui devraient être mieux exploités (voir section 4).

Les impacts des perturbations anthropiques des lacs (villégiature, pression de pêche) et des bassins versants (agriculture, déboisement, pollution) sur les réseaux trophiques reste encore à évaluer. L'agriculture en augmentant les apports en nutriments devrait accroître le contrôle ascendant par les ressources (FREEDMAN, 1995) mais l'impact sur les niveaux supérieurs des réseaux trophiques devrait varier selon la stratification des lacs et la structure des guildes trophiques. La surexploitation des ressources halieutiques devrait influencer les cascades trophiques mais de manières différentes selon les types de poissons exploités, la présence de refuge ou d'espèces-clés.

À l'échelle locale d'un lac, de très nombreux facteurs influencent les réseaux trophiques. On peut citer parmi les plus importants : 1) les gradients littoral-pélagique dans la morphométrie du lac et la répartition de macrophytes ainsi que la stratification thermique et chimique des masses d'eau qui conditionnent la répartition spatiale des communautés (WEGLENSKA *et al.*, 1997 ; MASSON et PINEL-ALLOUL, 1998) et 2) la distribution en agrégats et les migrations verticales du zooplancton (PINEL-ALLOUL et PONT, 1991 ; LACROIX et LESCHER-MOUTOUÉ, 1995 ; ANGELI *et al.* 1995) en réponse aux interactions avec les prédateurs invertébrés et vertébrés.

## 5.2 Variabilité temporelle des réseaux trophiques

Dans les lacs tempérés stratifiés, la succession saisonnière constitue une des sources majeures de variabilité naturelle des réseaux trophiques (SOMMER, 1989). Au cours du cycle annuel, l'alternance entre le contrôle ascendant par les ressources durant les périodes de mélange et le contrôle par les prédateurs en période de stratification explique la succession saisonnière des guildes fonctionnelles et des espèces-clés du plancton (SOMMER *et al.*, 1986 ; AMBLARD et PINEL-ALLOUL, 1995). Les facteurs physiques et chimiques liés au cycle saisonnier de lumière et de température, au brassage et aux apports en nutriments ont une influence primordiale au début et à la fin de la saison estivale tandis que les facteurs biologiques (broutage, compétition et prédation) ont plus d'effets durant l'été. Le broutage printanier des grands herbivores durant la phase des eaux claires exerce un contrôle sur la biomasse des algues. Toutefois, le contrôle de la production algale par le broutage est conditionné par la présence de guildes trophiques (grands cladocères filtreurs) ou d'espèces clés (*Daphnia pulex* vs *Daphnia dubia* ou *D. cucullata*) (CARPENTER et KITCHELL, 1993 ; MAZUMDER, 1994a). Les effets saisonniers de la prédation et des cascades trophiques dépendent du recrutement annuel des poissons juvéniles, des changements ontogéniques dans leur diète et de la concomitance entre le recrutement des juvéniles et le développement du zooplancton, en particulier des grands herbivores sur lesquels s'exerce leur prédation sélective. On considérait jusqu'alors que seul le recrutement massif de juvéniles de poissons planctonophages avait des effets de cascade importants soit à court terme dans le cas des planctivores facultatifs comme

les cyprinidés, les osmériidés et les percidés (MILLS *et al.*, 1987 ; VIJVERBERG *et al.*, 1990), ou encore à long terme dans cas des planctivores obligatoires comme les corégones (RUDSTAM *et al.*, 1993). POST *et al.* (1997) ont montré que le recrutement massif de juvéniles de piscivores (par ex : achigan à grande bouche) peut aussi avoir un impact très important surtout si le recrutement des juvéniles précède le développement des gros cladocères.

Les suivis à long terme ont mis en évidence les effets cumulés des perturbations environnementales sur les réseaux trophiques lacustres, en particulier l'eutrophisation, les mortalités massives de poissons, et l'exploitation des ressources halieutiques. Ainsi, l'eutrophisation du Lac Mondsee (Autriche) s'est traduite par un accroissement des petits herbivores au dépend des calanides, des changements dans la répartition verticale du zooplancton suite à l'anoxie des eaux profondes et l'augmentation des poissons planctivores (NAUWERCK, 1991). Plusieurs études suggèrent que la prédation par les vertébrés est l'un des mécanismes majeurs de changement à long terme des réseaux trophiques (MILLS *et al.*, 1987 ; BENNDORF *et al.*, 1989 ; GOPHEN *et al.*, 1990). Cependant, les mortalités massives de poissons, bien qu'ayant des effets importants à court terme, n'expliquent pas la variabilité à long terme du plancton (McQUEEN *et al.*, 1992a ; VANNI *et al.*, 1990). Il est maintenant reconnu que les interactions de prédation entre les vertébrés et les invertébrés modulent les cascades trophiques (PINEL-ALLOUL, 1995b) et que les perturbations halieutiques doivent être très intenses et soutenues pour avoir un impact à long terme (McQUEEN *et al.*, 1992a).

Les reconstructions paléolimnologiques offrent une nouvelle perspective à l'analyse des changements à long terme dans les réseaux trophiques. Ainsi, les profils paléolimnologiques des pigments fossiles et des restes de cladocères et de chaoboridés permettent de reconstituer les changements majeurs dans les réseaux trophiques au niveau de 1) la clarté des eaux, la composition et la biomasse du phytoplancton, 2) la composition et la structure en taille du zooplancton, indicatrice des variations dans le broutage et la planctivorie, 3) la présence d'espèces de chaoboridés, indicatrice de la pression de prédation et des changements dans les assemblages de poissons (LEAVITT *et al.*, 1993 ; LAMONTAGNE et SCHINDLER, 1994 ; UUTALA et SMOL, 1996).

## 6 – CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Notre synthèse suggère que l'apparente diversité des modèles de réseaux trophiques lacustres pourrait être le reflet de l'existence d'un gradient complet de situations intermédiaires (continuum), modulé par de nombreux facteurs environnementaux dont (1) le régime thermique (stratification, zone de mélange), (2) la disponibilité des apports externes en nutriments et son importance par rapport au recyclage interne, (3) la présence d'espèces clés de zooplancton herbivore et de guildes trophiques dans les communautés piscicoles, (4) le recyclage des nutriments, les rapports N : P des eaux et la stœchiométrie du phyto- et zooplancton, (5) l'extension et la dynamique des macrophytes littoraux, ainsi que (6) l'importance de la boucle microbienne.

Les approches intégrées associant expérimentations en laboratoire, études sur le terrain à différentes échelles spatio-temporelles, études comparatives et modélisation empirique sont indispensables pour appréhender réellement la complexité des interactions au sein des écosystèmes lacustres. Dans les lacs tempérés, elles ont permis de tester de nombreuses hypothèses concernant le rôle des réseaux trophiques dans le transfert du carbone et le recyclage des nutriments, la structure physique et chimique et la productivité des écosystèmes. En contrepartie, elles sont encore rares dans les lacs tropicaux où les études descriptives relèvent encore de la limnologie traditionnelle. Une vision holistique et dynamique du fonctionnement des réseaux trophiques dans les lacs tropicaux compatible avec celle des lacs tempérés, ne pourra être atteinte qu'avec la réalisation et la combinaison d'études à long terme, de manipulations expérimentales et de modélisations, tel que recommandé par NILSEN (1984), ARCIFA *et al.* (1995) et LAZZARO (1997).

En définitive, bien qu'il soit encore difficile de dresser un tableau général du rôle et du fonctionnement des réseaux trophiques lacustres compte tenu des niveaux disparates de généralisation des connaissances actuelles, il semble que la différence entre les lacs tempérés et tropicaux serait plutôt liée à quatre facteurs biotiques majeurs, indépendamment de leurs conditions climatiques, géographiques ou trophiques : (1) l'importance des effets en cascade des poissons strictement ichtyophages des lacs tempérés, par rapport au peu de contrôle des poissons carnivores opportunistes des lacs tropicaux, (2) la prépondérance de l'omnivorie et de l'opportunisme des régimes alimentaires des poissons en général dans les milieux tropicaux, (3) le rôle clé du grand zooplancton herbivore (cladocères, en particulier *Daphnia* spp.) dans les milieux tempérés, à la fois proies privilégiées des poissons planctonophages et brouteurs efficaces du nanophyto-plancton, et (4) le synchronisme de la reproduction de l'ensemble des espèces de poissons avec la dynamique saisonnière du plancton dans les lacs tempérés (successions printanières et estivales), par rapport à la prépondérance d'espèces à reproduction continue et l'absence de couplage dans les lacs tropicaux. Si ces hypothèses étaient vérifiées, il n'y aurait donc pas de différence majeure de fonctionnement entre milieux tempérés et tropicaux, mais il existerait deux types extrêmes de milieux caractérisés par leur structure trophique, indépendamment de leur position latitudinale :

a) *Les milieux à cascades trophiques intenses et à effet ascendant atténué des ressources* (*sensu* CARPENTER *et al.*, 1985 et McQUEEN *et al.*, 1986) typiques des lacs tempérés et caractérisés par la prédominance d'ichtyophages pélagiques, de zooplancton herbivore de grande taille (*Daphnia* spp.), éventuellement d'invertébrés prédateurs (larves de diptères *Chaoborus* spp., cyclopoïdes *Mesocyclops edax*, cladocères *Leptodora kindtii*, rotifères *Asplanchna* spp. et mysidacés *Mysis relicta*), et d'espèces piscicoles à reproduction annuelle unique finement couplée à une succession phyto- et zooplanctonique. Les effets ascendants des ressources en nutriments assureraient la base de la production du plancton mais seraient atténués par les effets descendants des piscivores et la présence de gros herbivores quelque soit l'état trophique des lacs, tandis que l'absence de stratification thermique accentueraient les effets ascendants des ressources (*sensu* MAZUMDER, 1994a). L'intensité des cascades trophiques serait variable entre les lacs selon leur morphométrie, les apports en nutriments, la structure des guildes trophiques et leurs interactions.

b) *Les milieux à régulation intermédiaire* (*sensu* STEIN *et al.*, 1995) caractérisés par la présence plus ou moins importante de poissons ichtyophages stricts

dans les lacs et réservoirs tempérés ou de carnivores opportunistes (également insectivores, benthophages et/ou carcinophages) dans les lacs tropicaux, la dominance de poissons filtreurs microphages omnivores, de zooplancton herbivore de petite taille au broutage peu efficace (*Ceriodaphnia*, *Diaphanosoma*, *Bosmina* et *Moina* spp., plus les rotifères), de prédateurs invertébrés (larves de diptères *Anopheles*, *Culex*, *Chaoborus* spp.), et, pour les plus eutrophes, de macrophytoplancton non broutable (cyanobactéries coloniales et parfois toxiques : *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Anabaena* spp.). Les effets descendants des poissons sur l'augmentation de la biomasse algale seraient plus intenses dans les milieux eutrophes (DRENNER *et al.*, 1996), en particulier dans les lacs pauvres en macrophytes (JEPPESEN *et al.*, 1997).

## REMERCIEMENTS

Cet article de synthèse a été sollicité par Jean-Pierre Descy dans le cadre du 5<sup>e</sup> Congrès International des Limnologues d'Expression Française (CILEF-5) qui a eu lieu en juillet 1997 à Namur (Belgique) pour la parution d'un numéro spécial de la Revue des Sciences de l'Eau à l'occasion de son 10<sup>e</sup> anniversaire. Nous tenons à remercier R. Pourriot du Laboratoire de Géologie Appliquée, URA CNRS 1367, Paris et J. Dupont de la Direction des écosystèmes aquatiques du Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec, pour leurs judicieux commentaires. Cet article est une contribution conjointe du GRIL (Groupe de Recherche Interuniversitaire en Limnologie et en Environnement Aquatique), du Laboratoire d'Écologie, URA CNRS 258, de l'École Normale Supérieure et de l'ORSTOM au Brésil.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANGELI N., PINEL-ALLOUL B., BALVAY G., MÉNARD I., 1995. Diel patterns of feeding and vertical migration in daphnids and diptomids during the clear water phase in Lake Geneva (France). *Hydrobiologia* 300/301, 163-184.
- AMBLARD C., PINEL-ALLOUL B., 1995. Variations saisonnières et interannuelles du plancton. In: *Limnologie Générale. Collection Écologie* 25. R. Pourriot et M. Meybeck (eds.). Masson. Chapitre 14. 441-472 p.
- ARCIFA M., STARLING F.L.R.M., SIPAÚBA-TAVARES L.H., LAZZARO X., 1995. Experimental limnology. In: TUNDISI J.G., BICUDO C.E.M., MATSUMURA-TUN-
- DISI T. (eds.). Rio de Janeiro, Brazil. Limnology in Brazil. *Brazilian Academy of Sciences et Brazilian Limnological Society*. 257-281.
- ARDITI R., GINZBURG L.R., 1989. Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence. *J. Theor. Biol.* 139, 311-326.
- BALON E.K., 1973. Results of fish population size assessments in Lake Kariba coves (Zambia) a decade after their creation. In: ACKERMAN W.C., WHITE G.F., WORTHINGTON E.B., (eds.). *Manmade Lakes: Their Problems and Environmental Effects*. Washington, DC. American Geophysical Union. *Geophysical Monogr.* 17: 149-158.

- BENNDORF J., SCHULTZ H., BENNDORF A., UNGER R., PENZ E., KNESCHKE H., KOSSATZ K., DUMKE R., HORNIG U., KRUSPE R., REICHEL S., KOHLER A., 1989. Food web manipulation by enhancement of piscivorous stock: long-term effects in a hypertrophic Bautzen reservoir. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 33, 567-569.
- BENNDORF J., 1990. Conditions for effective biomanipulation; conclusions derived from whole-lake experiments in Europe. In: GULATI R.D., LAMMENS E.H.R.R., MEIJER M.-L., VAN DONK E. (eds): *Biomanipulation – Tool for water management*. *Hydrobiologia*, 200/201: 187-203.
- BLOESCH J., BOSSARD P., BÜHRER H., BÜRGI H.R., OEHLINGER U., 1988. Can results from limnocorral experiments be transferred to in situ conditions? In BLOESCH J. (ed.): *Mesocosm studies*. *Hydrobiologia* 159, 297-308.
- BRABRAND A., FAFENG B.A., NILSSEN J.P.M., 1990. Relative importance of phosphorus supply to phytoplankton production: fish excretion versus external loading. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*: 47, 364-372.
- BRETT M.T., GOLDMAN C.R., 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 93, 7723-7726.
- BRETT M.T., GOLDMAN C.R., 1997. Consumer versus resource control in freshwater pelagic food webs. *Science* 275, 384-386.
- BROOKS J.L., DODSON S.I., 1965. Predation, body size, and composition of the plankton. *Science* (Washington, D.C.) 150, 28-35.
- CAMARGO A.F.M., ESTEVES F.A., 1995. Biomass and productivity of aquatic macrophytes in Brazilian lacustrine ecosystems. In: TUNDISI J.G., BICUDO C.E.M., MATSUMURA-TUNDISI (eds.). *Limnology in Brazil*. Rio de Janeiro, Brazil: Brazilian Academy of Sciences/Brazilian Limnological Society: 137-150.
- CARLANDER K.D., 1977. *Handbook of Freshwater Fishery Biology* (2 volumes) – Life history data on freshwater fishes of the United States and Canada. Ames, Iowa: The Iowa State University Press.
- CARMOUZE J.-P., DURAND J.-R., LÉVÊQUE C. (eds.), 1983. *Lake Chad – Ecology and Productivity of a Shallow Tropical Ecosystem*. The Hague, The Netherlands: Dr W. Junk Publisher. Monographiae Biologicae, 53, 575 p.
- CARPENTER S.R. (ed.), 1988. *Complex interactions in lake communities*. Springer-Verlag, N.Y. 283 p.
- CARPENTER S.R., 1989. Replication and treatment strength in whole-lake experiments. *Ecology* 70, 453-463.
- CARPENTER S.R., 1992. Destabilization of planktonic ecosystems and blooms of blue-green algae. In: KITCHELL J.F. (ed.). *Food Web Management: A case study of lake Mendota*. Springer-Verlag, New-York. 461-481.
- CARPENTER S.R., 1996. Microcosm experiments have limited relevance for community and ecosystem ecology. *Ecology* 77, 677-680.
- CARPENTER S.R., KITCHELL J.F., HODGSON J.R., 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. Fish predation and herbivory can regulate lake ecosystems. *BioScience* 35, 634-639.
- CARPENTER S.R., KITCHELL J.F., HODGSON J.R., COCHRAN P.A., ELSER J.J., ELSER M.M., LODGE D.M., KRECHMER D., He X., VON ENDE C.N., 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68, 1863-1876.
- CARPENTER S.R., FROST T.M., HEISEY D., KRATZ T.K., 1989. Randomized intervention analysis and the interpretation of whole-ecosystem experiments. *Ecology* 70, 1142-1152.
- CARPENTER S.R., FROST T.M., KITCHELL J.F., KRATZ T.K., SCHINDLER D.W., SHEARER J., SPRULES W.G., VANNI M.J., ZIMMERMAN A.P., 1991. Patterns of primary production and herbivory in 25 north american lake ecosystems. In: COLE, J., LOVETT, G., FINDLAY, S. (eds): *Comparative analyses of ecosystems Patterns, mechanisms, and theories*. Springer-Verlag, New York, 67-96.
- CARPENTER S.R., COTTINGHAM K.L., SCHINDLER D.E., 1992. Biotic feedbacks in lake phosphorus cycles. *Trends in Ecology and Evolution* 7, 332-336.
- CARPENTER S.R., KITCHELL J.F., 1993. *The trophic cascade in Lakes*. Cambridge Studies in Ecology. 385 p.
- CARPENTER S.R., KITCHELL J.F., COTTINGHAM K.L., SCHINDLER D.E., CHRISTENSEN D.L., POST D.M., VOICHICK N., 1996. Chlorophyll variability, nutrient

- input, and grazing: evidence from whole-lake experiments. *Ecology* 77, 725-735.
- CHRISTOFFERSEN K., RIEMANN B., KLYS-SNER A., SONDERGAARD M., 1993. Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water. *Limnol. Oceanogr.* 38, 561-573.
- CROWDER L.B., DRENNER R.W., KERFOOT W.C., McQUEEN D.J., MILLS E.L., SOMMER U., SPENCER C.N., VANNI M.J., 1988. Food web interactions in lakes. In: CARPENTER S.R. (ed.): *Complex interactions in lake communities*. Springer-Verlag, New-York., 141-160.
- DeMELO R. FRANCE R. McQUEEN D.J., 1992. Biomanipulation: Hit or myth? *Limnol. Oceanogr.* 37, 192-207.
- DeVRIES D.R., STEIN R.A., 1990. Manipulating shad to enhance sport fisheries in North America: an assessment. *North Am. J. Fish. Manag.* 10, 209-223.
- DRENNER R.W., MUMMERT J.R., DeNOYELLES F.Jr., KETTLE D., 1984. Selective particle ingestion by a filter-feeding fish and its impact on phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 29, 941-948.
- DRENNER R.W., THRELKELD S.T., SMITH J.D., MUMMERT J.R., CANTRELL P.A., 1989. Interdependence of phosphorus, fish, and site effects on phytoplankton biomass and zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 34, 1315-1321.
- DRENNER R.W., SMITH J.D., MUMMERT J.R., LANCASTER H.F., 1990. Responses of a eutrophic pond community to separate and combined effects of N:P supply and planktivorous fish: a mesocosm experiment. *Hydrobiologia* 208, 161-167.
- DRENNER R.W., SMITH J.D., THRELKELD S.T., 1996. Lake trophic state and the limnological effects of omnivorous fish. *Hydrobiologia* 319, 213-223.
- EBERHARDT L.L., THOMAS J.M., 1991. Designing environmental field studies. *Ecol. Monogr.* 61, 53-73.
- EDMONSON W.T., ABELLA S.E.B., 1988. Unplanned biomanipulation in Lake Washington. *Limnologica* 19, 73-79.
- ELSER J.J., ELSER M.M., MACKAY N.A., CARPENTER S.R., 1988. Zooplankton-mediated transitions between N- and P-limited algal growth. *Limnol. Oceanogr.* 33, 1-14.
- ELSER J.J., GOLDMAN C.R., 1991. Zooplankton effect on phytoplankton in lakes of contrasting trophic status. *Limnol. Oceanogr.* 36, 64-90.
- FERNANDO C.H., 1980. Some important implications for tropical limnology. In: *Promotion of limnology in developing countries*. First Workshop Kyoto: 103-107.
- FERNANDO C.H., 1991. Impacts of fish introductions in tropical Asia and America. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48, 24-32.
- FERNANDO C.H., HOLCIK J., 1991. Fish in reservoirs. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76, 149-167.
- FREEDMAN B., 1995. Eutrophication of Freshwater. Chapter 7. In: *Environmental Ecology. The ecological effects of pollution, disturbance, and other stresses*. Second edition. 189-212.
- GLIWICZ Z.M., 1990. Why do cladocerans fail to control algal blooms? In: GULATI R.D., LAMMENS E.H.R.R., MEIJER M.-L., VAN DONK E. (eds): *Biomanipulation - Tool for water management*. *Hydrobiologia*, 200/201, 83-97.
- GODINHO A.L., DA FONSECA M.T., DE ARAÚJO L., 1994. The ecology of predator fish introductions: the case of Rio Doce Valley Lakes. In: PINTO-COELHO R.M., GIANI A., VON SPERLING E. (eds.). *Ecology and Human Impact on Lakes and Reservoirs in Minas Gerais. Belo Horizonte, MG, Brazil*. SEGRAC: 77-84.
- GORHAM E., BOYCE F.M., 1989. Influence of lake surface area and depth upon thermal stratification and the depth of the summer thermocline. *J. Great Lakes Res.* 15, 233-245.
- GOPHEN M., SERRUYA S., SPARATU P., 1990. Zooplankton community changes in lake Kinneret (Israel) during 1969-1985. *Hydrobiologia* 191, 39-46.
- GRAS R., ILLIS A., SAINT-JEAN L., 1971. Biologie des crustacés du Lac Tchad. 2. Régime alimentaire des Entomostracés planctoniques. *Cah. ORSTOM, Série Hydrobiol.* 5, 285-296.
- GWAHABA J.J., 1975. The distribution, population density and biomass of fish in an equatorial lake, Lake George, Uganda. *Proc. Roy. Soc. Lond. B190*, 393-414.
- HARRIS G.P., 1996. A reply to Sarnelle (1996) and some further comments on Harris's (1994) opinions. *Fresh. Biol.* 35, 343-347.

- INFANTE A., RIEHL W., 1984. The effect of Cyanophyta upon zooplankton in eutrophic Lake Valencia, Venezuela. *Hydrobiologia* 113, 293-298.
- JEPPESEN E., SØNDERGAARD M., MORTENSEN E., KRISTENSEN P., RIEMANN B., JENSEN H.J., MÜLLER J.P., SORTKJÆR O., JENSEN J.P., CHRISTOFFERSEN K., BOSSELMANN S., DALL E., 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic temperate lakes 1: cross-analysis of three Danish case-studies. *Hydrobiologia* 200-201, 205-218.
- JEPPESEN E., JENSEN J.P., SØNDERGAARD M., LAURIDSEN T., PEDERSEN L.J., JENSEN L., 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343, 151-164.
- KERFOOT W.C., LEVITAN C., DeMOTT W.R., 1988. *Daphnia* - phytoplankton interactions: density-dependent shifts in resource quality. *Ecology* 69, 1806-1825.
- KITCHELL J.F., CARPENTER S.R., 1988. Food web manipulation in experimental lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23, 351-358.
- LACROIX G., LESCHER-MOUTOUÉ F., 1991. Interaction effects of nutrient loading and density of young-of-the-year cyprinids on eutrophication in a shallow lake: an experimental mesocosm study. In: GIUSSANI G., VAN LIÈRE L. ET MOSS B. (eds.): Ecosystem Research in Freshwater Environment Recovery. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 48, 53-74.
- LACROIX G., LESCHER-MOUTOUÉ F., 1995. Spatial patterns of planktonic crustaceans in a small shallow lake. *Hydrobiologia* 300/301, 205-217.
- LACROIX G., LESCHER-MOUTOUÉ F., POURRIOT R., 1996. Trophic interactions, nutrient supply, and structure of freshwater pelagic food webs. In: HOCHBERG M., CLOBERT J. and BARBAULT R. (eds.): *Aspects in the Genesis and Maintenance of Biological Diversity*. Oxford University Press, 162-179.
- LAMONTAGNE S., SCHINDLER D.W., 1994. Historical status of fish populations in Canadian Rocky Mountains Lakes inferred from subfossil *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae) mandibles. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51, 791-797.
- LAMPERT W., FLECKNER W., RAI H., TAYLOR B.E., 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.* 31, 478-490.
- LAZZARO X., DRENNER R.W., STEIN R.A., SMITH J.D., 1992. Planktivores and plankton dynamics: effects of fish biomass and planktivore type. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 1466-1473.
- LAZZARO X., LACROIX G., 1995. Impact des poissons sur les communautés aquatiques. Chapitre 23. In: POURRIOT R., MEYBECK M. (eds.). *Limnologie générale. Collection Écologie* 25. Masson, Paris. 648-686.
- LAZZARO X., 1997. Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, sous presse.
- LEAVITT P.R., SANFORD P.R., CARPENTER S.R., KITCHELL J.F., BENKOWSKI D., 1993. Annual fossil records of food web manipulation. In: CARPENTER S.R., KITCHELL J.F., 1993. *The trophic cascade in Lakes. Cambridge Studies in Ecology*. 278-309.
- LEMMIN U., 1995. Limnologie physique. Chapitre 2. In: POURRIOT R., MEYBECK M. (eds.). *Limnologie générale. Collection Écologie* 25. Masson, Paris. 60-114.
- LINDEMAN R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399-418.
- LYCHE A., ANDERSEN T., CHRISTOFFERSEN K., HESSEN D.O., BERGER HANSEN P.H., KLYSNER A., 1996 a. Mesocosm tracer studies. 1. Zooplankton as source and sinks in the pelagic phosphorus cycle of a mesotrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 41, 460-474.
- LYCHE A., ANDERSEN T., CHRISTOFFERSEN K., HESSEN D.O., BERGER HANSEN P.H., KLYSNER A., 1996 b. Mesocosm tracer studies. 2. The fate of primary production and the role of consumers in the pelagic carbon cycle of a mesotrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 4, 475-487.
- MASSON S., PINEL-ALLOUL B., 1998. Spatial distribution of zooplankton biomass size fractions in a bog lake: abiotic and/or biotic regulation. *Can. J. Zool.* (Sous presse).
- MAZUMDER A., 1994a. Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting her-

- bivory and thermal stratification: patterns and predictions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51, 390-400.
- MAZUMDER A., 1994b. Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting zooplankton community structure: potential mechanisms. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51, 401-407.
- MAZUMDER A., 1994c. Patterns of algal biomass in dominant odd- vs. even-link lake ecosystems. *Ecology* 75, 1141-1149.
- MAZUMDER A., McQUEEN D.J., TAYLOR W.D., LEAN D.R.S., 1988. Effects of fertilization and planktivorous fish (yellow perch) predation on size distribution of particulate phosphorus and assimilated phosphate: large enclosure experiments. *Limnol. Oceanogr.* 33, 421-430.
- MAZUMDER A., TAYLOR W.D., McQUEEN D.J., LEAN D.R.S., 1989. Effects of fertilization and planktivorous fish on epilimnetic phosphorus and phosphorus sedimentation in large enclosures. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 1735-1742.
- MAZUMDER A., TAYLOR W.D., McQUEEN D.J., LEAN D.R.S., 1990a. Effects of fish and plankton on lake temperature and mixing depth. *Science* 247, 411-425.
- MAZUMDER A., McQUEEN D.J., TAYLOR W.D., LEAN D.R.S., 1990b. Pelagic food web interactions and hypolimnetic oxygen depletion: Results from experimental enclosures and lakes. *Aquatic Sciences* 52, 143-155.
- MAZUMDER A., TAYLOR W.D., 1994. Thermal structure of lakes varying in size and water clarity. *Limnol. Oceanogr.* 39, 468-476.
- MAZUMDER A., LEAN D.R.S., 1996. Consumer-dependent responses of lake ecosystems to nutrient loading. *J. Plankton Res.* 11, 1567-1580.
- McQUEEN D.J., POST J.R., MILLS E.L., 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43, 1571-1581.
- McQUEEN D.J., JOHANNES M.R.S., POST J.R., STEWART T.J., LEAN D.R.S., 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecol. Monogr.* 59, 289-309.
- McQUEEN D.J., MILLS E.L., FORNEY J.L., JOHANNES M.R.S., POST J.R., 1992a. Trophic levels relationships in pelagic food webs: comparisons derived from long term data sets for Oneida Lake, New York (USA), and Lake St. George, Ontario (Canada). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 1588-1596.
- MILLS E.L., FORNEY J.L., WAGNER K.J., 1987. Fish predation and its cascading effect on the Oneida Lake food chain. Chapter 8. In: KERFOOT W.C. ET SIH, A. (eds), *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of New England: 118-131.
- MIRANDA L.E., 1983. Average ichthyomasses in Texas large impoundments. *Annual Proc. of the Texas Chapter of the Am. Fish. Soc.* 6, 58-67.
- NAKASHIMA B.S., LEGGETT W.C., 1980. The role of fishes in the regulation of phosphorus availability in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37, 1540-1549.
- NAUWERK A., 1991. Zooplankton changes in Mondsee. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 24, 974-979.
- NILSSEN J.P., 1984. Tropical lakes-functional ecology and future development: the need for a process-orientated approach. *Hydrobiologia* 113, 231-242.
- NORTHCOTE T.G., 1988. Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: a top-down view. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45, 361-379.
- PACE M.L., COLE J.J., 1994. Comparative and experimental approaches to top-down and bottom-up regulation of bacteria. *Microb. Ecol.* 28, 181-193.
- PAIVA M.P., PETRERE M.Jr., PETENATE A.J., NEPOMUCENO F.H., VASCONCELOS E.A., 1994. Relationship between the number of predatory fish species and fish yield in large Northeastern Brazilian reservoirs. In: COWX I.G. (Ed.). *Rehabilitation of freshwater fisheries*. Fishing News Books: 120-129.
- PERSSON L., ANDERSSON G., HAMRIN S. F., JOHANSSON L., 1988. Predator regulation and primary production along the productivity gradient of temperate lake ecosystems. In: CARPENTER S.R. (ed.): *Complex interactions in lake communities*. Springer-Verlag, New-York, 45-65.
- PETRERE M.Jr., 1996. Fisheries in large tropical reservoirs in South America. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 2, 111-133.

- PINEL-ALLOUL B., MÉTHOT G., VERREAU G., VIGNEAULT Y., 1990. Zooplankton species associations in Quebec lakes: variation with abiotic factors, including natural and anthropogenic acidification. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47, 1101-1121.
- PINEL-ALLOUL B., PONT D., 1991. Spatial distribution patterns in freshwater macrozooplankton: variation with scale. *Can. J. Zool.* 69, 1557-1570.
- PINEL-ALLOUL B., 1995a. Spatial heterogeneity as a multiscale characteristic of zooplankton community. *Hydrobiologia* 300/301, 17-42.
- PINEL-ALLOUL B., 1995b. Impact des prédateurs invertébrés sur les communautés aquatiques. Chapitre 22. In: POURRIOT R., MEYBECK M. (eds.). *Limnologie générale*. Collection Écologie 25. Masson, Paris. 628-647.
- POLIS G.A., HOLT R.D., 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 7, 151-154.
- PORTER K.G., 1996. Integrating the microbial loop and the classic food chain into a realistic planktonic food web. In: POLIS G.A. and WINEMILLER K.O. (eds.). *Food Webs. Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman & Hall, New York, 51-59.
- POST D.M., CARPENTER S.R., CHRISTENSEN D.L., COTTINGHAM K.L., KITCHELL J.F., SCHINDLER D.E., 1997. Seasonal effects of variable recruitment of a dominant piscivore on pelagic food web structure. *Limnol. Oceanogr.* 42, 722-729.
- POURRIOT R. 1995. Réponses adaptatives du zooplancton à la prédation. Chapitre 21. In: POURRIOT R., MEYBECK M. (eds.). *Limnologie générale*. Collection Écologie 25. Masson, Paris. 610-627.
- PRAIRIE Y.T., DUARTE C.M., KALFF J., 1989. Unifying nutrient-chlorophyll relationships in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 1176-1182.
- PROULX M., PICK F.R., MAZUMDER A., HAMILTON P.B., LEAN D.R.S., 1996. Effects of nutrients and planktivorous fish on the phytoplankton of shallow and deep aquatic systems. *Ecology* 77, 1556-1572.
- RIEMANN B., 1985. Potential importance of fish predation and zooplankton grazing on natural populations of freshwater bacteria. *Appl. environ. microbiol.* 50, 187-193.
- RIEMANN B., CHRISTOFFERSEN K., 1993. Microbial trophodynamics in temperate lakes. *Mar. Microb. food webs* 7, 69-100.
- ROCHA O., SENDACZ S., MATSUMURA-TUNDISI T., 1995. Composition, biomass and productivity of zooplankton in natural lakes and reservoirs of Brazil. In: TUNDISI J.G., BICUDO C.E.M., MATSUMURA-TUNDISI T. (eds.). *Limnology in Brazil*. Rio de Janeiro, Brazil: Brazilian Academy of Science et Brazilian Limnological Society, 376p.
- ROCHE K.F., SAMPAIO E.V., TEIXEIRA D., MATSUMURA-TUNDISI T., TUNDISI J.G., DUMONT H. 1993. Impact of *Holoshistes heterodon* Eigenmann (Pisces: Characidae) on the plankton community of a subtropical reservoir: the importance of predation by *Chaoborus* larvae. *Hydrobiologia* 254, 7-20.
- RUDSTAM L.G., LATHROP R.C., CARPENTER S.R., 1993. The rise and fall of a dominant planktivore: Direct and indirect effects on zooplankton. *Ecology* 74, 303-319.
- SANNI S., WAERVAGEN S.B., 1990. Oligotrophication as a result of planktivorous fish removal with rotenone in the small, eutrophic, lake Mosvatn, Norway. *Hydrobiologia* 200-201, 263-274.
- SANTOS G.B., BARBOSA P.M.M., VIERA F., De LOPEZ C.M., 1994. Fish and zooplankton community structure in reservoirs of southeastern Brazil: effects of the introduction of exotic predatory fish. In: PINTO-COELHO R.M., GIANI, VON SPERLING E. (eds.). *Ecology and Human Impact on Lakes and Reservoirs in Minas Gerais*. Belo Horizonte, MG, Brazil. SEGRAC: 115-132.
- SARNELLE O., 1992a. Nutrient enrichment and grazer effects on phytoplankton in lakes. *Ecology* 74, 551-560.
- SARNELLE O., 1992b. Contrasting effects of *Daphnia* on ratios of nitrogen to phosphorus in a eutrophic, hard-water lake. *Limnol. Oceanogr.* 37, 1527-1542.
- SARNELLE O., 1993. Herbivore effects on phytoplankton succession in a eutrophic lake. *Ecol. Monogr.* 63, 129-149.
- SARNELLE O. 1996. Predicting the outcome of trophic manipulation in lakes- a comment on Harris (1994). *Fresh. Biol.* 35, 339-342.
- SCHAUS M.H., VANNI M.J., WISSING T.E., BREMIGAN M.T., GARVEY J.E., STEIN

- R.A., 1997. Nitrogen and phosphorus excretion by detritivorous gizzard shad in a reservoir ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 46, 1386-1397.
- SCHINDLER D.E., 1992. Nutrient regeneration by Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) fry and subsequent effects on zooplankton and phytoplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 2498-2506.
- SCHINDLER D.E., KITCHELL J.F., HE X., CARPENTER S.R., HODGSON J.R., COTTINGHAM K.L., 1993. Food web structure and phosphorus cycling in lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122, 756-722.
- SCHINDLER D.E., CARPENTER S.R., COLE J.J., KITCHELL J.F., PACE M.L., 1997. Influence of food web structure on carbon exchange between lakes and the atmosphere. *Science*. 277, 248-251.
- SCHRIVER P., BOGESTRAND J., JEPPESEN E., SONDERGAARD M., 1995. Impacts of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Fresh. Biol.* 33, 255-270.
- SHAPIRO J., 1980. The importance of trophic-level interactions to the abundance and species composition of zooplankton in lakes. In: BARICA J., MUR L.R. (eds.). *Workshop on Hypertrophic lakes*. Vaxsjö, Sweeden. *Dev. Hydrobiol.* 2, 105-116.
- SHAPIRO J., WRIGHT D.I., 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwat. Biol.* 14, 371-383.
- SHAPIRO J., 1990. Biomanipulation: the next phase - making it stable. In: GULATI R.D., LAMMENS E.H.R.R., MEIJER M.L., VAN DONK E. (eds): *Biomanipulation - Tool for water management*. *Hydrobiologia*, 200/201, 13-27.
- SOMMER U., GLIWICZ Z.M., LAMPERT W., DUNCAN A., 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106, 433-471.
- SOMMER U., 1989. *Plankton Ecology: Succession in plankton communities*. *Brock/Springer series in Contemporary Bioscience*. Springer-Verlag, 369 p.
- SOTO D., 1989. The relevance of reproductive characteristics of zooplankters to experimental studies in outdoor enclosures. *Hydrobiologia* 185, 35-47.
- STARLING F., BEVERIDGE M., LAZZARO X., BAIRD D., 1998. Silver carp biomass effects on the plankton community in Paranoá Reservoir (Brazil) and an assessment of its potential for improving water quality in lacustrine environments. *3rd International Conference on Reservoir Limnology and Water Quality, České Budejovice, Czech Republic*, August 11-15, 1997, in press.
- STARLING F.L.R.M., LAZZARO X., 1997. Experimental investigation of the feasibility of improving water quality by controlling exotic planktivore overpopulation in eutrophic Paranoá Reservoir (Brasília-DF, Brazil). XXIV SIL Congress, São Paulo, 22-29 July 1995. *Verh. Verein. Limnol.*, sous presse.
- STEIN R.A.S., DeVRIES D.R., DETTMERS J.M., 1995. Food-web regulation by a planktivore: exploring the generality of the trophic cascade hypothesis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52, 2518-2526.
- STERNER R.W., ELSER J.J., HESSEN D.O., 1992. Stoichiometric relationships among producers, consumers and nutrient cycling in pelagic ecosystems. *Biochemistry*, 17, 49-67.
- STOCKNER J.G., SHORTREED K.S., 1988. Algal picoplankton and contribution to food webs in oligotrophic British Columbia lakes. *Hydrobiologia* 173, 151-166.
- STOCKNER J.G., PORTER K.G., 1988. Microbial food webs in freshwater planktonic ecosystems. Chapter 5. In: CARPENTER S.R. (ed.). *Complex interactions in lake communities*. Springer-Verlag. 69-83.
- TALLING J.F., TALLING I.B., 1965. The chemical composition of African lake waters. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 50, 421-463.
- THRELKELD S.T., 1988. Planktivory and planktivore biomass effects on zooplankton, phytoplankton, and the trophic cascade. *Limnol. Oceanogr.* 33, 1362-1375.
- UUTALA A.J., SMOL J.P., 1996. Paleolimnological reconstructions of long term changes in fisheries status in Sudbury area lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53, 174-180.
- VAN LIERE L., GULATI R.D. (eds.), 1992. *Restoration and recovery of shallow eutrophic lake ecosystems in the Netherlands*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers; *Developments in Hydrobiology*; v. 74: 287 p.
- VANDER ZANDER M.J., RASMUSSEN J., 1996. A trophic position model of pelagic

- food webs: impact on contaminant bioaccumulation in lake trout. *Ecological Monographs* 66, 451-477.
- VANNI M.J., 1987. Effects of nutrients and zooplankton size on the structure of a phytoplankton community. *Ecology* 68, 624-635.
- VANNI M.J., FINDLAY D.L., 1990. Trophic cascades and phytoplankton community structure. *Ecology* 71, 921-37.
- VANNI M.J., LUECKE C., KITCHELL J.F., MAGNUSON J.J., 1990. Effects of planktivorous fish mass mortality on the plankton community of Lake Mendota, Wisconsin: implications for biomanipulation. *Hydrobiologia* 200/201: 329-336.
- VANNI M.J., LAYNE C.D., ARNOTT S.E., 1997. "Top-down" trophic interactions in lakes: effects of fish on nutrient dynamics. *Ecology* 78, 1-20.
- VIJVERBERG J., BOERSMA M., VAN DESNEN W.L.T., HOOGENBOEZEN W., LAMMENS E.H.R.R., MOOIJ W.M. 1990., Seasonal variation in the interactions between piscivorous fish, planktivorous fish and zooplankton in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia* 207, 279-286.
- WATSON S., McCAULEY E. DOWNING J.A., 1992. Sigmoid relationships between phosphorus, algal biomass, and algal community structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 2605-2610.
- WEGLENSKA T., EJSMONT-KARABIN J., RYBAK J.I., 1997. Biotic interactions of the zooplankton community of a shallow, humic lake. *Hydrobiologia* 342/343, 185-195.
- ZARET T.M., PAINE R.T., 1973. Species introduction in a tropical lake. *Science* 182, 449-455.