



GIP ECOFOR
<http://www.gip-ecofor.org/ecofor/publi/page.php?id=599>



Institut de recherche
pour le développement



UR167-CYROCO «
Cyanobactéries
des milieux
aquatiques
tropicaux peu
profonds : RÔles
et Contrôles
[www.com.univ-
mrs.fr/IRD/cyroco/](http://www.com.univ-mrs.fr/IRD/cyroco/)



ENS, Laboratoire d'écologie
46 rue d'Ulm
75230 Paris cedex 05



Biogéochimie et écologie des milieux continentaux
UMR7618-BIOEMCO
« Biogéochimie et écologie
des milieux continentaux »
UPMC - CNRS - INRA - ENS -
ENSCP - INA-PG
www.biologie.ens.fr/bioemco/

CYBIOM – EUTROPHISATION, CYANOBACTERIES ET BIOMANIPULATIONS : APPROCHES EXPERIMENTALES EN LACS TROPICAUX PEU PROFONDS

CYBIOM – EUTROPHICATION, CYANOBACTERIA AND BIOMANIPULATIONS : EXPERIMENTAL APPROACHES IN SHALLOW TROPICAL LAKES

Programme Ecosystèmes Tropicaux
Rapport scientifique de fin de contrat

Unité d'accueil du projet :
UR167-CYROCO - CYanobactéries des milieux
aquatiques tropicaux peu profonds: RÔles et Contrôles.
Centre IRD, Bel Air, BP 1386
Dakar, CP 18524, Sénégal
<http://www.com.univ-mrs.fr/IRD/cyroco/>

**Identité et coordonnées actuelles
du responsable du projet de
recherche:**
Xavier Lazzaro
IRD, UMR 207 BOREA,
ULRA/UMSS, CP 2352,
Cochabamba, Bolivie
xavier.lazzaro@ird.fr

Date : 10/10/2010

N° de contrat : 06-0000333

Date du contrat : 11/10/2006 (notification du financement)

RESUMES

En français

RESUME

½ à 1 page

L'applicabilité du modèle des 'cascades trophiques' développé et vérifié sur les lacs tempérés est débattue pour les lacs (sub)tropicaux peu profonds, compte tenu des particularités de structure et fonctionnement de leurs réseaux trophiques. Les poissons planctonophages y sont dominés par des espèces de filtreurs omnivores, le zooplancton herbivore est de petite taille et les efflorescences de microphytoplancton non consommable, en particulier des cyanobactéries, sont fréquentes en conditions meso-eutrophes. Lorsque les niveaux trophiques sont dominés par des espèces peu consommables par le niveau trophique immédiatement supérieur, nous analysons les mécanismes alternatifs pouvant soit empêcher le développement de cascades, soit engendrer des 'cascades trophiques non classiques'. Pour cela, nous avons réalisé au Sénégal des expériences en mésocosmes hors sol à Dakar et en enceintes *in situ* sur le réservoir de Dakar-Bango. Nous avons utilisé l'eau et le plancton de ce réservoir, principale source d'eau potable pour la ville de Saint-Louis, et le tilapia du Nil (*Oreochromis niloticus*) dont les stades de développement sont des modèles de chasseur à vue zooplanctonophage et filtreur omnivore, successivement.

Nous avons analysé le rôle inhibiteur des nutriments et des efflorescences à cyanobactéries, les effets antagonistes de l'excrétion et de l'omnivorie, les effets de petits chasseurs à vue zooplanctonophages vs. de filtreurs omnivores, les migrations concomitantes du zooplancton et des poissons entre les zones pélagique et littorale, le rôle des prédateurs de sommet de chaîne sur la topologie et le fonctionnement des réseaux trophiques, l'intensité et le type de cascades entre milieux tempéré et tropical, ainsi que le mutualisme poissons-algues dans un système aquacole. Nous mettons en évidence l'importance des interactions entre topologie des réseaux trophiques et contraintes stœchiométriques.

La poursuite des suivis limnologiques mis en place par l'IRD nous paraît indispensable d'un point de vue préventif, tout comme le contrôle des apports en nutriments (en particulier le phosphore) et la conservation des macrophytes afin d'éviter un basculement vers un état d'équilibre turbide dominé par une biomasse excessive de phytoplancton. En milieux (sub)tropicaux, nous suggérons d'approfondir les recherches concernant les réponses des algues aux poissons omnivores et aux nutriments (N, P) car elles dépendent étroitement du contexte. Ce progrès dans les connaissances permettra de mettre en place des approches relevant de l'ingénierie écologique capables de contrôler avec succès le développement de l'eutrophisation, indésirable dans des systèmes de production d'eau potable.

MOTS CLES

Eutrophisation, efflorescences, cyanobactéries, lacs (sub)tropicaux peu profonds, omnivorie, cascades trophiques, réseaux trophiques, topologie, stœchiométrie, tilapia du Nil, expériences en mésocosmes, ingénierie écologique, restauration

In English

ABSTRACT

½-1 page

The applicability of the ‘trophic cascade’ model developed and verified in temperate lakes is still debated for (sub)tropical shallow lakes, given their food-web peculiarities in structure and functioning. Planktivorous fish are dominated by filter-feeding omnivorous species, herbivorous zooplankton is small-bodied, and microphytoplankton blooms, particularly cyanobacteria, are frequent in meso-eutrophic conditions. When trophic levels are dominated by species poorly edible by the immediately superior trophic level, we analyze alternative mechanisms that can either prevent cascades to occur, or generate ‘non-classical trophic cascades’. To do so, in Senegal we have performed experiments in above-ground mesocosms and in enclosures within Dakar-Bango reservoir. We have used the water and plankton from this reservoir, main source of drinking water for the city of Saint Louis, and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*), the development stages of which are models of visually feeding zooplanktivores and filter-feeding omnivorous planktivores, successively.

We have analyzed the inhibitory role of excessive nutrients and cyanobacteria blooms, the antagonistic effects of excretion and omnivory, the effects of visually feeding zooplanktivores and filter-feeding omnivores, the concomitant migrations of zooplankton and fish between the pelagic and littoral zones, the role of top-predators on the topology and functioning of food webs, the intensity and type of cascades between temperate and tropical systems, as well as the fish-algae mutualism in an aquacultural setup. We reveal the importance of interactions between food-web topology and stoichiometric constraints.

We believe that following up the limnological monitoring program started by IRD is necessary preventively, as well as controlling nutrient inputs (particularly phosphorus) and preserving macrophytes in order to prevent the shift towards a turbid-state stable equilibrium dominated by an excessive phytoplankton biomass. In (sub)tropical systems, we suggest to strengthen research concerning the algal responses to omnivorous fish and nutrients (N, P), because they are highly context-dependent. This knowledge improvement will enable to develop appropriate approaches based on ecological engineering, able to successfully control eutrophication, undesirable in systems that supply drinking water.

KEY WORDS

Eutrophication, blooms, cyanobacteria, shallow (sub) tropical lakes, omnivory, trophic cascades, food webs, topology, stoichiometry, Nile tilapia, mesocosm experiments, ecological engineering, restoration

RAPPORT SCIENTIFIQUE

**CYBIOM -- EUTROPHISATION, CYANOBACTERIES ET
BIOMANIPULATIONS : APPROCHES EXPERIMENTALES EN
LACS TROPICAUX PEU PROFONDS**

PROGRAMME MEEDDM / GIP ECOFOR

Nom du responsable scientifique du projet

Xavier Lazzaro¹ IRD, UR 167 CYROCO, Dakar, Sénégal

Noms des autres partenaires scientifiques bénéficiaires

IRD, UR 167 CYROCO, Dakar, Sénégal :

Marc Pagano², Daniel Corbin², Claire Carré²,

Caroline Rondel, Bassirou Dione, El Hadji Ndour

CNRS, UMR 7618 Bioemco, Paris :

Gérard Lacroix, Danièle Benest, Jacques Mériguet, Catherine Oumarou

Université Paris XI, Laboratoire ESE, UMR 8079 :

Florence Hulot³, Michael Danger⁴

Coordonnées actuelles :

¹IRD, UMR 207 BOREA, ULRA-UMSS, Cochabamba, Bolivie

²IRD, UMR 213 LOPB, Marseille

³UMR 7618 Bioemco, Paris

⁴Université Paul Verlaine, CNRS UMR 7146 LIEBE, Metz

Rappel de la problématique

Les lacs peu profonds (≤ 5 m en moyenne) représentent le type de lacs le plus abondant dans le monde et sont particulièrement sensibles aux changements climatiques. Les efflorescences (encore appelées « blooms ») sont des développements excessifs de la biomasse du phytoplancton, souvent monospécifiques. Elles représentent les manifestations indésirables les plus évidentes de l'eutrophisation, i.e. l'excès de nutriments, le plus souvent d'origine anthropique. Il est suggéré que les lacs peu profonds des climats chauds ont une plus grande probabilité d'être turbides, c'est-à-dire dominés par le phytoplancton plutôt que par les macrophytes (plantes aquatiques), par rapport aux lacs peu profonds des climats plus frais. Cependant, il y a encore peu de données de terrain pour tester cette hypothèse (Kosten et al. 2009). En consommant sélectivement le petit zooplancton peu mobile (comme les rotifères et les cladocères herbivores à faible capacité de nage) et le microphytoplancton ($\geq 20 \mu\text{m}$), et en stimulant le recyclage des nutriments par bioturbation et translocation des sédiments lacustres du fond, les poissons filtreurs omnivores, qui dominent les communautés de poissons planctonophages dans les lacs (sub)tropicaux peu profonds, provoquent souvent le développement excessif de la biomasse du phytoplancton, en particulier les efflorescences à cyanobactéries indésirables, coloniales et/ou filamenteuses (Starling et al. 2002; Lazzaro et al. 2003).

Par rapport aux lacs tempérés sur lesquels la plupart des théories ont été développées, le fonctionnement écologique des lacs (sub)tropicaux peu profonds est encore mal connu. Le modèle des « cascades trophiques » (Carpenter & Kitchell 1993) est le paradigme majeur en écologie lacustre. Il permet d'expliquer la structure des réseaux trophiques pélagiques et les variations de biomasses relatives entre communautés de poissons, zooplancton et phytoplancton. Au niveau des communautés et des réseaux trophiques, la distribution des tailles corporelles influence l'intensité des interactions trophiques (Emmerson & Raffaelli 2004), en relation avec les patrons de diversité et d'abondance (Cohen et al. 2003). Le travail pionnier de Brooks & Dodson (1965) démontrait déjà l'importance de la taille corporelle et de la prédation sélective, croissante avec la taille des proies, dans la structuration des communautés planctoniques. Ces cascades trophiques sont largement fondées sur des différences hiérarchiques de tailles corporelles (cf. révision de Jones & Jeppesen 2007).

Dans les lacs (sub)tropicaux, ces cascades seraient généralement peu intenses, en particulier du fait de l'omnivorie des poissons et de la prépondérance de zooplancton et poissons de petites tailles (Lazzaro 1997 ; Pinel-Alloul et al. 1998). D'un point de vue théorique, selon le modèle de Polis & Strong (1996), quelle que soit la pression de prédation exercée par les poissons piscivores, la prédominance de l'omnivorie et de la détritivorie peut induire un contrôle apparent du phytoplancton par les poissons. Les divers mécanismes potentiellement impliqués ne font pas intervenir de cascades trophiques. Il peut s'agir d'une prédation intragilde, d'omnivorie multiple, de consommation de détritus par les poissons planctonophages-omnivores, de bascule du phytoplancton des formes consommables vers les formes peu/pas consommables et/ou potentiellement toxiques (e.g., cyanobactéries), d'un rapide recyclage interne de nutriments par les poissons et le zooplancton de petite taille, d'apport en nutriments par des poissons benthophages consommant du sédiment (assimilation non-trophique de Vanni 1996), de liens trophiques induisant des transferts de ressources et/ou de nutriments entre habitats (migrations prédateur-proie et transfert de nutriments entre zones pélagique et littorale).

Il est bien connu que la température a un effet sur la taille corporelle. Comme bien d'autres mécanismes interviennent, il n'existe aucune explication unique pour ce gradient. Chez les ectothermes, comme les poissons et le zooplancton, l'augmentation des taux de maturation avec la température est à l'origine de la réduction de la taille corporelle chez les

adultes (Atkinson & Sibly 1997). La connaissance des différences structurelles et fonctionnelles des réseaux trophiques des lacs (sub)tropicaux, par rapport aux tempérés, est essentielle pour améliorer leur gestion, ainsi que rendre plus efficace la restauration des systèmes eutrophes par l'utilisation de l'ingénierie écologique (biomanipulations). Par ailleurs, dans le contexte des changements climatiques, il existe actuellement un regain d'intérêt pour ces comparaisons entre systèmes tempérés et tropicaux, concernant les mécanismes par lesquels la structure et la fonction des réseaux trophiques peuvent être influencées par une augmentation de température (e.g., Daufresne et al. 2009). Ainsi, le projet SALGA (South American Lake Gradient Analysis) étudie les effets de différents mécanismes liés au climat sur la structure et le fonctionnement de 83 lacs peu profonds situés le long d'un ample gradient latitudinal (5 °S à 55 °S) le long de la côte Est de l'Amérique du Sud. Les auteurs analysent le rôle des macrophytes immergés (Kosten et al. 2009), la relation entre climat et stabilité des états alternatifs (phases d'eau claire ou d'eau turbide), la différence de composition des communautés, le type de limitation en nutriments, la prédominance des cyanobactéries en climat chaud (Kosten 2010), le plus bas niveau trophique des grands poissons en comparaison avec les lacs tempérés, le broutage peu intense du zooplancton herbivore de petite taille, le contrôle top-down réduit sur le phytoplancton avec la reproduction continue des poissons (Lacerot 2010 ; van Leeuwen et al. 2007).

1. Rappel succinct des objectifs

Les études en lacs (sub)tropicaux peu profonds suggèrent que même en l'absence de « cascade trophique classique », la biomasse du phytoplancton diminue avec l'augmentation des poissons piscivores facultatifs dans la biomasse piscicole. Cela suggère que les biomanipulations pourraient s'avérer efficaces dans le contrôle du phytoplancton, malgré les contraintes structurelles de ces systèmes.

Dans notre proposition originelle (version révisée du 13 mars 2006), notre objectif était d'expliquer ce « **paradoxe apparent** » et d'utiliser cette connaissance afin d'évaluer le potentiel écotecnologique des biomanipulations à contrôler la qualité biologique de l'eau, notamment les cyanobactéries, à travers deux thèmes complémentaires :

- (a) **Cascade trophique revisitée.** – Dans les lacs peu profonds (sub)tropicaux et tempérés, les espèces de poissons de petite taille et les stades juvéniles, prépondérants dans la zone littorale, engendreraient – par leur reproduction continue - l'essentiel du contrôle descendant du zooplancton et des flux de matière et d'énergie (lois de l'allométrie). Dans les milieux (sub)tropicaux, ces petits zooplanctonophages coexistent souvent avec une biomasse importante de planctonophages omnivores qui consomment zooplancton, phytoplancton et détritus. Ces omnivores seraient des espèces clés à l'origine du maintien des efflorescences phytoplanctoniques. L'identification des structures trophiques et des interactions indirectes favorisant/inhibant le développement des cyanobactéries indésirables est primordiale.
- (b) **Stœchiométrie.** – L'effet positif sur la transparence, induit par l'augmentation de la biomasse des piscivores facultatifs, et/ou la réduction de la biomasse des poissons planctonophages omnivores, peut-être lié indirectement au recyclage différentiel des nutriments. L'homéostasie (obligation de maintien de la composition en éléments chimiques, surtout le carbone (C), l'azote (N) et le phosphore (P)) et la différence de composition élémentaire des hétérotrophes induisent ces contraintes stœchiométriques. En tempéré, l'hypothèse stœchiométrique tient au ratio N:P et aux daphnies qui

favoriseraient une limitation en P. En tropical, des petits cladocères (*Cériodaphnia*, *Diaphanosoma*) résistent mieux à la prédation par les poissons et pourraient parfois expliquer l'essentiel de l'effet « top-down » des poissons sur le phytoplancton. L'augmentation de la charge en poissons planctonophages et/ou une diminution de leur taille moyenne pourraient entraîner une augmentation globale du taux de recyclage interne. Cet aspect a une composante stœchiométrique, à travers un recyclage interne différentiel en N et P et une composante allométrique.

Pour cela nous avons suggéré de combiner deux approches complémentaires :

- **Des expérimentations en mésocosmes** (plate-forme de Bel-Air, MBA) sur les effets poissons, nutriments et leurs interactions : quantification des régimes alimentaires (isotopes stables), stœchiométrie des organismes (composition C:N:P), complétés par des expériences en microcosmes *in situ* et au laboratoire pour déterminer les flux (ingestion, filtration, broutage, excrétion).
- **Une analyse du suivi de l'évolution saisonnière** de la structure des communautés planctoniques réalisé par l'UR167 sur les sites types de Dakar-Bango et Guiers (en fonction de la disponibilité des données depuis 2002). Transposition des processus quantifiés en mésocosmes à l'interprétation des épisodes d'efflorescences, en particulier les cyanobactéries.

Nous avons ainsi inclus des hypothèses spécifiques à tester :

1.1. Cascades trophiques et omnivorie vs. zooplanctonophagie :

Hypothèse 1 : L'omnivorie des poissons planctonophages contrôle le phytoplancton par des effets descendants diffus (cascade trophique apparente). Les poissons planctonophages filtreurs omnivores et les poissons zooplanctonophages (chasseurs à vue) agissent sur des voies trophiques distinctes pour influencer les communautés phytoplanctoniques.

Hypothèse 2 : Les petits poissons (espèces de petite taille et juvéniles), dont les peuplements sont mal échantillonnés en terme de composition et biomasse, pourraient être à l'origine de l'effet top-down sur le zooplancton et les producteurs primaires, en particulier dans les milieux peu profonds où les macrophytes littoraux sont importantes.

1.2. Rôle de la stœchiométrie :

Hypothèse 3 : Les poissons et les organismes zooplanctoniques doivent déterminer la nature et le ratio N:P des éléments disponibles pour les producteurs primaires.

Hypothèse 4 : Si les différentes espèces zooplanctoniques des milieux tropicaux ont des compositions chimiques différentes, la modification de la structure du réseau va modifier la disponibilité en nutriments et peut être la nature de l'élément limitant la croissance des producteurs primaires, tout comme cela a déjà été montré en milieu tempéré.

1.3. Recyclage des nutriments et excrétion :

Hypothèse 5 : La composition stœchiométrique des organismes détermine le ratio N:P excrété.

Hypothèse 6 : Des modifications de la structure des communautés zooplanctoniques sont susceptibles de modifier l'importance totale et la composition des excréta.

Hypothèse 7 : Ces changements peuvent modifier en retour la composition des communautés de producteurs primaires, et dans certains cas, favoriser les efflorescences de cyanobactéries.

Nous avons retenu deux sites types :

Le **Lac de Guiers**, situé à 300 km au Nord-Est de Dakar, fournit la majeure partie (> 50%, env. 80.000 m³/j) de l'eau potable de Dakar et banlieue (> 3 millions d'habitants). Le **réservoir de Dakar-Bango**, situé à 10 km à l'Est de Saint Louis et à 300 km au Nord de Dakar, alimente en eau Saint Louis (~ 1 million d'habitants), la deuxième ville du pays. Ces deux lacs de barrage sont des milieux mésotrophes peu profonds (< 2 m en moyenne).

Comme système expérimental, nous avons initialement envisagé d'utiliser la **plate-forme des mésocosmes de Bel-Air (MBA)**, conçue et réalisée en 2004 par le coordinateur de ce projet exclusivement pour analyser les interactions poissons-algues, en particulier les mécanismes de contrôle biotique des efflorescences à cyanobactéries, en simulant les conditions de la colonne d'eau d'un lac (sub)tropical peu profond. Cette plate-forme expérimentale installée sur le Campus ISRA-IRD de Bel Air à Dakar (cf. "Sciences au Sud", n°28, janvier-février 2005, page 13, www.ird.fr/fr/actualites/journal/28/index.htm) comprenait 12 bassins circulaires hors-sol de 10 m³ entièrement démontables. Chaque bassin était équipé d'une électropompe (7 m³/h, fonctionnement programmé) pour homogénéiser et oxygéner la masse d'eau. La plate-forme comprenait également un bassin de rétention de 108 m³ (18 x 8 x 1 m de profondeur) creusé dans le sol et recouvert d'une géomembrane de PVC afin d'éviter les infiltrations. Les 105 m³ d'eau nécessaires pour les expériences étaient transportés par camion-citerne du réservoir de Dakar-Bango, distant de 300 km. Ils étaient stockés dans le bassin de rétention, puis homogénéisés avant la distribution dans les mésocosmes expérimentaux.

La plate-forme des mésocosmes de Bel-Air ayant été détruite en janvier 2007 (voir la section 2. Justification des écarts), nous avons dû créer une **nouvelle plate-forme d'enceintes *in situ* sur le réservoir de Dakar-Bango**, afin de réaliser l'expérience prévue en 2007 dans le cadre du projet CYBIOM.

2. Justification des écarts par rapport au projet de départ

- (a) **Suivi de l'évolution saisonnière des sites types :** Dans le cadre des suivis à long terme réalisés par l'UR 167 CYROCO au Sénégal, les sites types de Dakar-Bango et de Guiers ont fait l'objet d'observations *in situ* entre 2002 et 2007, visant à déterminer les conditions environnementales favorisant le développement et le déclin des peuplements de cyanobactéries. Les conditions météorologiques locales ont été obtenues à partir d'enregistrements de stations automatiques locales. Des prélèvements bihebdomadaires ont été réalisés par des observateurs locaux afin de décrire le contexte environnemental (transparence, salinité, nutriments majeurs, spectres pigmentaires, biomasses chlorophylliennes) et la composition taxonomique du phytoplancton et du zooplancton. Les échantillons de plancton n'ont été analysés en détail qu'en cas de prolifération (efflorescence). Ces bases de données ont été analysées par Robert Arfi et Daniel Corbin. Les processus quantifiés en mésocosmes dans le cadre du projet CYBIOM peuvent être transposés à l'interprétation des

épisodes de proliférations du phytoplancton sur le réservoir de Dakar-Bango. En effet, sur la période d'étude (2002-2007), les concentrations en chlorophylle ont progressivement augmenté de 5 à 35 µg/L, tandis que des cyanobactéries coloniales (*Microcystis*) et filamenteuses (*Anabaena*) devenaient abondantes, sans que de véritables efflorescences à chlorophycées ou cyanobactéries apparaissent. Par contre, concomitamment sur le lac de Guiers, d'occasionnelles efflorescences à *Cylindrospermopsis raciborskii* ont été observées, alors que la chlorophylle dépassait 50 µg/L.

(b) **Plate-forme des mésocosmes de Bel-Air** : Les installations ont été détruites sans préavis au bulldozer le 2 janvier 2007 par la Coopérative de l'ISRA* (*le partenaire de l'IRD au Sénégal) afin de réaliser un projet immobilier. Nous avons pu récupérer les bassins hors-sol et une partie de l'installation électrique. Nous avons donc dû concevoir et installer un **nouveau type de plate-forme d'enceintes *in situ* sur le réservoir de Dakar-Bango**, afin de réaliser l'expérience factorielle prévue en 2007. Cela a entraîné des frais non prévus, compromettant le solde du budget alloué. Il s'agit de matériel (tubes PVC pour les flotteurs, enceintes en polyéthylène fabriquées aux Ateliers de l'Orge à Viry-Châtillon expédiées en fret aérien à Dakar), nombreux déplacements entre Dakar et Dakar-Bango (carburant et location des véhicules IRD), hébergement de l'équipe à Dakar-Bango, prestations de service pour le personnel technique sur place.

(c) **Quantification des régimes alimentaires, de la stœchiométrie, de la position trophique et des taux d'excrétion des poissons** : Dans son avis du 24/09/2008, le conseil scientifique du programme « Ecosystèmes Tropicaux » déplorait que (i) des contenus stomacaux de tilapias n'aient pas été analysés en fin d'expérience afin de corroborer leur régime alimentaire, et (ii) contrairement à ce qui était prévu initialement, que des échantillons de tissus de poissons n'aient pas été conservés en vue d'analyses d'isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$) pour la détermination de leur position trophique.

Les contenus stomacaux et la composition stœchiométrique C:N:P des tilapias n'ont pas été mesurés car le doctorant qui en avait la charge (B. Dione), allocataire du DSF de l'IRD, a abandonné sa formation au cours du stage de 2^{ème} année en France. Nous ne disposons pas de personnel technique pour s'en charger.

Pour l'expérience 2007 qui devait se dérouler à Bel-Air sur le Campus de l'IRD, il était prévu de préparer des échantillons de tissus de poissons pour l'analyse des isotopes stables sur le spectrophotomètre de masse du Laboratoire des isotopes de l'Université de Californie, Davis-USA. Néanmoins, l'évolution ontogénique des régimes alimentaires des différents stades de développement du tilapia du Nil, une espèce modèle majeure, est bien documentée dans la littérature. Cependant, cette expérience a eu lieu sur le réservoir de Dakar-Bango, dans des conditions beaucoup plus précaires. Sur place, la station de pompage de la SDE nous prêta un petit local servant au conditionnement des échantillons et à l'entreposage du matériel, mais ne disposait d'aucun laboratoire. L'absence de congélateur et de conditions de stérilité ne permettait la préparation et conservation des échantillons pour l'analyse des isotopes stables.

(d) **Opérations nouvelles non prévues** : Nous avons quantifié les **taux d'excrétion (NH_4 , PO_4) par la communauté zooplanctonique** en microcosmes suspendus à l'intérieur des mésocosmes de l'expérience MBA06. Nous avons également combiné

ces mesures avec les estimations à partir de modèles empiriques spécifiques aux différents groupes (Peters & Downing 1984 ; Olsen & Østgaard 1985 ; Esjmont-Karabin 1983a,b ; Wen & Peters 1994).

Nous avons quantifié les **taux d'excrétion (NH₄, PO₄) par différentes classes d'âge de tilapia du Nil** au cours d'expériences au laboratoire CYROCO de Bel-Air en 2003, 2004 (Mangin 2004) et 2006 (comparaison entre tilapia du Nil, *Oreochromis niloticus*, et tilapia euryhalin, *Sarotherodon melanotheron heudelotii*, seuls ou combinés). Nous les avons combinés à des mesures obtenues sur des tilapias du Nil du Lac Paranoá, Brésil (Starling et al. 2002) et des estimations provenant d'un modèle bioénergétique (Hanson et al. 1997 ; Nititihamyong 1988).

Nous avons estimé les **taux de filtration et de « clearance » du zooplancton herbivore** à partir du modèle empirique de Peters & Downing (1984) .

Nous avons estimé les **taux de broutage et de « clearance » du tilapia** à partir des modèles empiriques expérimentaux de Northcott et al. (1991) et Turker et al. (2003a,b).

Nous avons mesuré la **composition stœchiométrique (ratio N:P) de la communauté phytoplanctonique** en fonction des conditions de limitation en nutriments (N, P) du milieu, au cours d'expériences en aquariums dans un laboratoire improvisé (chambre de l'hôtel du Ranch de Bango).

Nous avons réalisé des **tests de limitation du phytoplancton en N et/ou P** (lecture des réponses avec la sonde fluorométrique BBE) au cours des expériences MB06 et DB07.

3. Description du déroulement du projet et des matériels utilisés

Des informations complémentaires sur les travaux du projet CYBIOM au Sénégal financés par le programme « Ecosystèmes Tropicaux » (ECOFOR/MEEDDM) peuvent être accompagnés sur le site de l'UR IRD 167 CYROCO : http://www.com.univ-mrs.fr/IRD/cyroco/pdf/eed_mesoc_dbango/Lazzaro_ECOFOR_cybiom.pdf

3.1. Déroulement du projet :

Le projet CYBIOM financé par le programme « Ecosystèmes Tropicaux » (GIP ECOFOR - MEEDDAT) s'est appuyé principalement sur :

- **La réalisation de deux grandes expériences en mésocosmes en zone tropicale sahéenne** : l'une (MBA06) en bassins hors-sol sur la plateforme des mésocosmes de Bel-Air à Dakar, et l'autre (DB07) en enceintes *in situ* dans le réservoir de Dakar-Bango près de Saint-Louis, au Sénégal. Il a également permis – afin d'approfondir la problématique - ce qui n'était pas prévu initialement :
- **L'analyse de certains résultats de deux expériences en mésocosmes antérieures** : l'une en enceintes *in situ* à Dakar-Bango (DB03 ; Rondel 2007 ; Rondel et al. 2008) et l'autre en bassins hors-sol sur la plateforme de Bel-Air (MBA04 ; Lazzaro et al., à soumettre) ;
- **L'évaluation des mécanismes d'atténuation des cascades trophiques pélagiques par les macrophytes émergées**, via l'analyse des migrations nyctémérales du zooplancton et des poissons dans la zone littorale du Lac de Guiers (Kâ et al., à soumettre) ;
- **L'influence des conditions stœchiométriques sur le processus d'eutrophisation en milieux tempéré versus tropical**, à partir de deux expériences en mésocosmes, l'une sur le Lac de Créteil en région parisienne et

l'autre sur la plateforme de Bel-Air (MBA06), chacune manipulant la structure du réseau trophique pélagique via la présence ou absence de poissons (Danger et al. 2009) ;

- **L'analyse topologique du rôle du type de prédateur de sommet de chaîne sur la structure du réseau trophique pélagique** (Lazzaro et al. 2009), à partir de la ré-analyse des résultats d'une expérience en mésocosmes hors-sol réalisée antérieurement en milieu subtropical ;
- **L'analyse des effets indirects positifs d'un poisson filtreur omnivore sur la prolifération d'algues *Chlorella*** (Gilles et al. 2008).

3.2. Plateforme des mésocosmes de Bel-Air (MBA) :

La plateforme de Bel-Air, conçue par Xavier Lazzaro (IRD), a été financée sur le budget de l'UR IRD 167 CYROCO. Elle a été construite en avril-juin 2004 sur un terrain de 20 x 50 m cédé par l'ISRA (Institut Sénégalais de Recherche Agronomique) sur le Campus ISRA-IRD de Bel-Air à Dakar. Les bassins hors-sol démontables ont été achetés chez RECOLAST, à São Paulo, Brésil (www.recolast.com.br/pt/piscicultura/kitecircular.htm) et acheminés par fret aérien. Ces 12 bassins circulaires (Ø 3,2 m x 1,2 m en hauteur, capacité env. 10 m³), en tôle galvanisée recouverte d'une géomembrane en PVC, ont chacune été équipée d'une électropompe TOP FLOOR 1 PEDROLLO (débit 7 m³/h) afin d'homogénéiser et oxygéner la colonne d'eau. Pour les expériences, ces bassins étaient séquentiellement remplis avec 105 m³ d'eau et de plancton provenant du réservoir de Dakar-Bango (300 km au Nord de Dakar) acheminés par 11 trajets d'un camion-citerne de 10m³. Compte tenu du délai de remplissage (environ 2 semaines) et de l'intense évaporation (5 mm/jour, i.e. perte de 40 L/jour et 2,4 m³/60 jours), en avril 2005 nous avons creusé dans le sable un bassin de 108 m³ (18 x 8 x 1 m) recouvert d'une géomembrane en PVC. Après le remplissage complet du bassin, l'eau -- après brassage avec une électropompe -- était distribuée séquentiellement dans l'ensemble des bassins au cours d'une même journée, assurant ainsi l'homogénéité des conditions initiales entre les bassins et les traitements. Le zooplancton ne résistant pas au transport dans la citerne du camion, était collecté de nuit (traits de filets de 60 µm de maille) sur le réservoir de Dakar-Bango, immédiatement transporté en voiture en citernes de 100 L, et inoculé par aliquotes la nuit même dans les bassins. Afin d'éviter l'épuisement en nutriments, les bassins étaient régulièrement (tous les 2 jours) enrichis en NH₄ et PO₄, dans un rapport N:P = 10:1 (molaire) induisant une limitation en azote susceptible de favoriser le développement des cyanobactéries ; ce qui ne fut pas toujours le cas.

Pour en savoir plus : les caractéristiques de la Plateforme de Bel-Air sont présentés dans les fichiers en annexe : la construction ([MBA 2004 presentation.pdf](#)), la plaquette de communication ([MBA 2005 plaquette.pdf](#)), la localisation sur le Campus ISRA-IRD en fonction du projet immobilier de la Coopérative de l'ISRA ([MBA 2006 campus ISRA-IRD.pdf](#)) et le bilan et les dernières photos avant la destruction en janvier 2007 ([MBA 2007 CUR 167.pdf](#)).

L'expérience CYBIOM 2006 sur la Plateforme de Bel-Air (MBA06) est présentée en annexe dans le fichier : [CYBIOM EXP 2006-2007 CUR167.pdf](#)

3.3. Plateforme d'enceintes *in situ* à Dakar Bango :

La structure de la plateforme d'enceintes *in situ* a été conçue par Xavier Lazzaro. Sa construction a été éprouvée et perfectionnée, dans le cadre de l'UR IRD 167 CYROCO, au cours de 3 expériences successives: au Port des Polonais, Estuaire du Fleuve Sénégal (SL02 ;

12 enceintes, durée 28 jours), sur le réservoir de Dakar-Bango en 2003 (DB03 ; 18 enceintes, 24 jours) et en 2007 (DB07 ; 24 enceintes, 46 jours).

Chaque enceinte est constituée d'une poche en polyéthylène transparent (1,5 x 1,5 x 2 m de profondeur, épaisseur du matériau 0,3 mm) suspendue à un flotteur en tubes de PVC. Afin d'éviter les attaques des oiseaux prédateurs et que les poissons ne s'échappent, les enceintes sont recouvertes d'un filet de 5 mm de vide de maille. Les flotteurs sont unis entre eux par des cordes et ancrés sur le fond. Les poches sont fabriquées et soudées par les Ateliers de l'Orge (www.chez.com/eao) à Viry-Châtillon en région parisienne. En début d'expérience, les enceintes sont remplies séquentiellement avec l'eau et le plancton du milieu à l'aide d'une électropompe centrifuge auto-amorçante FLYGT PMA 33M (débit 10 m³/heure, hauteur maxi 7 m). Comme pour la Plateforme de Bel-Air, les enceintes sont enrichies en nutriments tous les deux jours. Les enceintes présentent deux avantages par rapport aux bassins hors-sol : un climat lumineux et thermique équivalent à celui du milieu, une agitation naturelle permanente avec le clapot.

L'expérience CYBIOM 2007 sur la plateforme de Dakar-Bango (DB07) est présentée en annexe dans le fichier : [IRD_RA2007_fr_Cybiom_Ecofor.pdf](#), l'entretien-reportage vidéo de Xavier Lazzaro sur Canal IRD en déc. 2007 : www.ird.fr/la-mediathèque/videos-en-ligne-canal-ird/experience-ecologique-sur-la-qualite-d-eau-du-reservoir-de-dakar-bango/l-eau-du-reservoir-de-dakar-bango et les fichiers: [EXP DB07 CUR167 2008a.pdf](#) et [EXP DB07 CUR167 2008b.pdf](#)

3.4. Choix du modèle de poisson planctonophage

Nous avons choisi un Cichlidé, le tilapia du Nil (*Oreochromis niloticus*) connu pour être, au stade subadulte (« fingerling »), un modèle de poisson filtreur omnivore et pour passer durant son ontogénie d'un régime zooplanctonophage visuel (alevins), à filtreur omnivore (juvéniles-subadultes) puis herbivore (adultes). À partir de 40 mm SL, leur filtre branchial est complètement fonctionnel (Northcott & Beveridge 1988) et ils sont capables de passer de la zooplanctonophagie visuelle à la filtration par pompage, en fonction de la composition du plancton et de son hétérogénéité spatiale (Njiru et al. 2004). Les subadultes sont des filtreurs omnivores consommant préférentiellement du microphytoplancton ($\geq 20 \mu\text{m}$), des détritiques et de façon non sélective du zooplancton peu mobile (Batjakas et al. 1997).

Le tilapia est une espèce exotique cosmopolite élevée au Sénégal à la Station d'Alevinage de la Direction de la Pêche Continentale et de l'Aquaculture (DPCA) à Richard Toll, à une centaine de km au nord-est de Dakar-Bango. Nous remercions le Dr. Aziz Badiane, son responsable, qui nous a fourni gracieusement tous les individus nécessaires à nos expériences. À l'aube ou de nuit (pour éviter les fortes chaleurs), nous avons transporté par la route – avec succès, $\leq 1\%$ de perte – les poissons en bacs de 40 L sur un pick-up bâché de l'IRD, jusqu'à Dakar-Bango et Dakar.

4. Présentation des résultats des recherches

4.1. L'excès de nutriments et la prévalence de cyanobactéries inhibent les cascades trophiques des poissons (Exp. DB03)

L'objectif de cette expérience de 4 semaines (20 mars–16 avril) réalisée dans 18 enceintes *in situ* (1,5 x 1,5 x 2 m, volume 4 m³) sur le réservoir de Dakar-Bango, avait pour objectif de tester les hypothèses selon lesquelles, dans des conditions eutrophes lorsque les cyanobactéries dominent : (i) l'augmentation du phytoplancton devrait être réduite en

présence de poissons zooplanctonophages prédateurs visuels (alevins de tilapia), mais accrue en présence de poissons filtreurs omnivores (juvéniles) et herbivores (subadultes) (Drenner et al. 1996), et donc : (ii) l'apparition de cascades trophiques devrait dépendre du type de poisson planctonophage prédominant. Dans la mesure où les poissons filtreurs omnivores fonctionnent à la manière de « pompes à nutriments », on s'attend à ce qu'ils augmentent le recyclage des nutriments via leur remise en suspension de phytoplancton sédimenté (bioturbation) et leur excrétion de nutriments dans la colonne d'eau à partir du périphyton et des détritiques ingérés (Schaus et al. 1997), en favorisant la croissance du phytoplancton (Vanni & Layne 1997).

Nous avons donc assigné 6 traitements avec triplicats comprenant un seul type de poisson planctonophage (Z = zooplanctonophage, alevins de tilapia ; O = omnivore, juvéniles de tilapia ; et H = herbivore, subadultes de tilapias), deux types combinés (OZ et OH), plus un contrôle sans poisson (C). Nous avons stocké ces types de poissons planctonophages à différents niveaux de biomasses simulant leurs patrons naturels (Z = 2,4 g m⁻³ ; O = 5,1 g m⁻³ ; H = 34,3 g m⁻³ ; OZ = 7,7 g m⁻³ ; OH = 39,8 g m⁻³).

Les conditions initiales étaient mésoeutrophes, comme celles du réservoir (15,3 µg chl-*a* L⁻¹, 256 µg TN L⁻¹ et 22 µg TP L⁻¹, en moyenne) et ne différaient pas significativement entre enceintes. Cependant le phytoplancton était dominé par des espèces peu consommables, en particulier des cyanobactéries *Anabaena solitaria* (74%) et *A. flos-aquae* (12%), et des Bacillariophytes, *Melosira* sp. (5%). Le zooplancton était dominé par des petits cladocères *Bosmina longirostris* (51%) et *Moina micrura* (8%), des calanoïdes *Pseudodiaptomus hessei* (6%), et des nauplii et copépodites de cyclopoïdes de *Mesocyclops* et *Thermocyclops* spp. Au cours de l'expérience, les croissances des poissons ont été bonnes (sur 24 jours : 0,27 g g⁻¹ j⁻¹ pour Z ; 0,12 pour O ; 0,02 pour H ; 0,45 pour les juvéniles de OZ ; 0,03 pour les subadultes de OH). Nous sommes donc sûrs qu'il n'y a pas eu d'artéfact lié à la perte de poids des poissons, comme cela est souvent le cas en mésocosmes lorsque les densités piscicoles sont trop élevées par rapport aux conditions naturelles et/ou les ressources nutritives sont limitantes.

Le type de poisson planctonophage n'a pas significativement affecté les biomasse du zooplancton total, de cladocères, de cyclopoïdes, de nauplii de cyclopoïdes, de carnivores invertébrés et de grands herbivores. Les biomasses totales du zooplancton étaient les plus faibles en présence de zooplanctonophages (Z) et de la combinaison zooplanctonophages-omnivores (OZ). Par contre, elles étaient les plus élevées en absence de poisson (C) et en présence d'omnivores (O). Les traitements herbivores (H) et la combinaison omnivores-herbivores (OH) ne différaient pas significativement (post hoc Tukey tests). Les traitements ne différaient pas, ni au niveau des cyclopoïdes ni des carnivores invertébrés. C et OZ différaient en terme de cladocères, nauplii de cyclopoïdes et grands herbivores, mais les autres traitements ne différaient pas.

Le type de planctonophage n'a pas affecté la biomasse totale du phytoplancton, mais a seulement altéré la biomasse des cyanobactéries coloniales, des chlorophytes et la proportion des chlorophytes. La biomasse des chlorophytes était la plus faible dans le traitement O et la plus élevée dans le traitement OZ. La biomasse des cyanobactéries coloniales était la plus élevée dans le traitement OZ et la plus faible dans Z, tandis que les autres traitements ne différaient pas. Dans OZ, la proportion de chlorophytes était plus élevée que dans n'importe quel autre traitement, excepté pour H.

Le passage, synchrone dans toutes les enceintes, du développement (jours 0-12) au collapse de l'efflorescence (jours 18-24) à cyanobactéries (principalement des filaments de *A. solitaria*, diamètre moyen 9.5 µm, longueur 136 µm et volume 9.1 µm³) s'est matérialisé par patron chronologique clair et des effets temps significatifs pour la plupart des variables. Les

biomasses du zooplancton total, des calanoïdes et des petits et grands herbivores ont eu tendance à décroître aussi bien pendant le développement que le collapse de l'efflorescence.

Notre résultat majeur est que les poissons ont eu un effet minimum sur le phytoplancton, quelque soit le type ou la biomasse des poissons planctonophages. Par conséquent, la prédominance des cyanobactéries s'est intensifiée au cours de l'expérience, atteignant des proportions extrêmes (81 à 99% du biovolume total du phytoplancton), quelque soit le traitement.

En conclusion, contrairement à ce que nous espérions, nos résultats ont donc montré que dans les lacs tropicaux eutrophes en conditions de limitation par l'azote et de prédominance du petit zooplancton herbivore, ni la biomasse ni le type de poissons planctonophages (pas même les herbivores) ne semblent capables de contrôler l'explosion transitoire d'une efflorescence à cyanobactéries. Ceci suggère qu'un écosystème tel que le réservoir de Dakar-Bango pourrait ne pas se maintenir dans un état trophique approprié à la production d'eau potable, à moins que les impacts anthropiques ne soient limités (Rondel et al. 2008 ; synthèse Fig. 3). Ceci démontre également l'intérêt essentiel d'un suivi limnologique à long-terme afin de détecter de façon anticipée le développement d'efflorescences, préjudiciables au traitement chimique de l'eau pour sa potabilisation et sa distribution dans le réseau d'adduction de la SDE.

4.2. Les effets du recyclage des nutriments et de l'omnivorie des poissons filtreurs omnivores peuvent se compenser, inhibant les cascades trophiques (Exp. MBA04)

L'objectif de cette expérience en mésocosmes hors-sol était d'examiner l'importance relative des effets de l'omnivorie et de l'excrétion d'un poisson filtreur omnivore, le tilapia du Nil (*Oreochromis niloticus*), sur les communautés phyto- et zooplanctoniques. Nous avons conduit cette expérience de 9 semaines (5 juillet – 2 septembre) sur la Plateforme de Bel-Air, sur l'eau et le plancton du réservoir de Dakar-Bango, en conditions enrichies limitées par l'azote, afin de favoriser les cyanobactéries.

Afin de déterminer l'impact relatif de l'omnivorie (zooplanctonophagie plus broutage) et de l'excrétion des poissons sur les communautés planctoniques et les caractéristiques chimiques de l'eau, nous avons sélectionné trois traitements avec quadruplas : (C) bassins contrôle sans poissons ; (OE) bassins des effets poissons globaux (omnivorie plus excrétion) où les poissons sont libres de consommer du zooplancton, du phytoplancton et des détritiques ; et (E) bassins des effets de l'excrétion, où les tilapias sont placés dans une cage de moustiquaire (vide de maille 1 mm) de 0,8 m³, immergée dans chaque bassin. Ces cages empêchent la prédation sur le zooplancton et l'herbivorie sur le phytoplancton des poissons, mais permet que leur excrétion atteigne l'ensemble du volume du bassin. En d'autres termes, les cages sont des refuges extérieurs pour le zooplancton contre la prédation des poissons, tout en étant perméables à l'excrétion des poissons. Nous avons estimé l'effet taille des traitements en utilisant une modification du calcul de Sarnelle (1993), comme la différence entre la valeur moyenne d'un traitement poisson et d'un traitement sans poisson, divisé par la valeur moyenne du traitement sans poissons, exprimé en % d'augmentation ou de réduction par rapport au traitement sans poisson.

Nous avons analysé l'importance relative de différents mécanismes. Pour cela nous avons estimé les taux d'ingestion du zooplancton herbivore à partir de modèles empiriques (Peters & Downing 1984 ; Vanni & Findlay 1990), les taux d'excrétion du phosphore par le zooplancton à partir de modèles également (Peters 1975 ; Peters & Downing 1984 ; Olsen & Østgaard 1985 ; et Esjmont-Karabin's 1983b pour les rotifères), les taux de broutage du tilapia à partir de modèles fondés sur des mesures expérimentales (Northcott et al. 1991 ;

Turker et al. 2003a,b), et les taux d'excrétion de phosphore par les tilapias à partir de mesures expérimentales en laboratoire (Starling et al. 2002 ; Mangin & Lazzaro, non publié).

Nous n'avons trouvé aucune différence significative initiale entre les bassins pour aucune des variables. Pendant les deux premières semaines, les conditions sont restées mésotrophes ($29,8 \mu\text{g chl-}a \text{ L}^{-1}$ en moyenne) avec une prédominance de Chlorophytes (81,4 % du biovolume). Les cladocère représentaient 73,2 % de la biomasse du zooplancton, avec surtout *Moina micrura* et *Diaphanosoma excisum*. Tous les poissons ont eu une croissance correcte pendant l'expérience ($0,002 \text{ g g}^{-1} \text{ j}^{-1}$), mais significativement deux fois plus élevée dans le traitement OE que dans le traitement E. Par contre, l'apparente augmentation du biovolume total du phytoplancton, dominée par les Chlorophytes (65-80 %), n'était pas significative.

La biomasse du zooplancton n'a fait que croître, reflétant l'augmentation des cladocères et grands herbivores (*Moina micrura*). La biomasse du nanophytoplancton (GALD < 20 μm) s'est développée selon une courbe en cloche avec un maximum au jour 42. En conséquence, la proportion du microphytoplancton peu consommable (GALD $\geq 20 \mu\text{m}$) a diminué jusqu'au jour 38 (de 70 à 20%) et ensuite s'est accrue vers la fin de l'expérience (jusqu'à 75%). Seul le biovolume de quelques espèces varie significativement. Les poissons n'ont altéré ni le biovolume total du phytoplancton, ni la concentration en chlorophylle. Il est intéressant de noter que les poissons ont affecté le biovolume de *Lyngbia versicolor*, une grande cyanobactérie filamenteuse, marginalement plus élevé dans les mésocosmes OE que dans ceux sans poisson. Les poissons ont aussi significativement affecté l'auto-fluorescence *in vivo* (mesurée avec la sonde BBE) des cyanobactéries plus élevée dans les mésocosmes OE, ainsi que le coefficient de variance de la biomasse totale du phytoplancton, moins variable dans les mésocosmes OE que C.

Parmi les quelques variables affectées par les poissons, la taille des effets de l'excrétion des poissons était négative pour la biomasse des grands herbivores et l'auto-fluorescence *in vivo* des cyanobactéries, tandis que les tailles des effets de l'omnivorie des poissons étaient positives pour ces variables. En se combinant, les tailles des effets de l'excrétion et de l'omnivorie se compensent presque l'une l'autre. La plupart des tailles d'effets de l'excrétion et de l'omnivorie des poissons étaient antagonistes (20/21) et se compensaient entre elles, conduisant à des tailles d'effets globaux négligeables ($\leq 20\%$; 8/21) de la présence des poissons.

Les taux de broutage moyens estimés pour les poissons et le zooplancton ne diffèrent pas significativement. Cependant, le zooplancton ne fut capable que de filtrer moins de 50% de la biomasse du nano-phytoplancton par jour (quel que soit le traitement), tandis que les poissons ont filtré environ 100% de la biomasse du phytoplancton par jour dans les mésocosmes OE. Compte tenu des lois de l'allométrie, les taux d'excrétion du phosphore par le zooplancton, dominé par des espèces de petites tailles, étaient deux fois plus élevés que ceux des poissons. Ce patron est inverse en tempéré. Les taux d'excrétion du zooplancton total et des poissons étaient comparables à nos apports externes en PO_4 ($6,3 \mu\text{g P L}^{-1} \text{ j}^{-1}$). Ainsi, les taux globaux d'excrétion étaient environ 2 fois plus élevés dans les mésocosmes avec poissons (OE et E) que dans les mésocosmes sans poisson (C). Dans ces conditions de limitation par l'azote, le tilapia a empêché les efflorescences à cyanobactéries, favorisant les chlorophytes, probablement en induisant une co-limitation en azote et phosphore (Lazzaro et al., à soumettre ; synthèse Fig. 4).

4.3. Les poissons filtreurs omnivores provoquent des 'cascades trophiques' non classiques, puisque n'altérant ni la structure ni la biomasse du zooplancton (Exp. MBA06)

L'objectif de cette expérience de 9 semaines (25 avril – 27 juin) réalisée dans les mésocosmes hors-sol de la Plateforme de Bel-Air était de comparer les impacts de deux poissons filtreurs omnivores (Cichlidés) : le tilapia du Nil, *Oreochromis niloticus*, et le tilapia euryhalin, *Sarotherodon melanotheron heudelotii*, qu'ils soient seuls ou combinés, par rapport à un traitement sans poisson. Le plan factoriel croisait leur présence vs. absence, résultant en 4 traitements (C, O, S et OS) avec triplicats.

Par rapport à la situation sans poisson, les deux tilapias (seuls ou combinés) doublent la biomasse phytoplanctonique en favorisant les chlorophytes (Fig. 11), mais sans effet sur la biomasse totale du zooplancton, supprimant seulement la biomasse des petits herbivores (cladocères, nauplii, rotifères) (Fig. 12). Ces poissons filtreurs n'induisent donc pas de cascades trophiques classiques. Les effets des deux espèces ne diffèrent pas. Ceci suggère des changements de contraintes stœchiométriques imposées par le recyclage différentiel des nutriments par les poissons (Lazzaro et al., en prép. ; synthèse Fig. 5). Ainsi, les poissons n'ont aucun effet sur concentration en NH_4 , l'*Oreochromis* réduit significativement la concentration en PO_4 , tandis que *Oreochromis* et *Sarotherodon* combinés doublent les concentrations en PO_4 . Il en résulte des limitations en phosphore en absence de poisson et en présence de *Oreochromis* (rapports stœchiométriques N:P molaires > rapport de Redfield 16:1) et marginalement en azote en présence de *Sarotherodon* et *Oreochromis* et *Sarotherodon* combinés (N:P \leq 16:1) (Fig. 10).

4.4. Les petits poissons zooplanctonophages n'ont pas d'effets en cascades, alors que les filtreurs omnivores induisent des 'cascades trophiques non classiques' (Exp. DB07)

L'objectif de cette expérience de 6 semaines (30 avril – 13 juin) était de comparer les effets en cascades d'un petit poisson zooplanctonophage prédateur visuel (*Micropanchax* sp., Poeciliidae, env. 3 cm SL) et d'un filtreur omnivore (*Oreochromis niloticus*, Cichlidae), en vérifiant si la bioturbation de la matière organique et des nutriments du sédiment pouvait éventuellement favoriser la croissance du phytoplancton et donner accès aux propagules de cyanobactéries. Pour cela, le plan d'expérience croisa l'absence vs. présence de zooplanctonophage x l'absence vs. présence de filtreur omnivore x l'accessibilité vs. Non accessibilité du sédiment, résultant en 8 traitements x 3 réplicats, c'est-à-dire 24 enceintes *in situ* de 4 m³. Par ailleurs, la moitié de la surface de chaque enceinte était occupée par des macrophytes artificielles (cordes nylon suspendues) afin de constituer un refuge pour les petits zooplanctonophages.

Les petits poissons zooplanctonophages ont supprimé les $\frac{3}{4}$ de la biomasse du zooplancton (filtreurs inefficaces) sans effet sur le phytoplancton, alors que les filtreurs omnivores induisaient le doublement de la concentration en chlorophylle, en l'absence d'effets sur la biomasse du zooplancton. Ainsi les zooplanctonophages n'ont pas engendré de cascades trophiques, tandis que les filtreurs omnivores ont induit des cascades non classiques. Encore une fois, des contraintes stœchiométriques liées à l'excrétion d'azote par les poissons pourraient compenser la limitation du milieu et favoriser les chlorophytes au détriment des cyanobactéries (Lazzaro et al., en prép. ; synthèse Fig. 6).

4.5. Les migrations nyctémérales du zooplancton entre les macrophytes (typhas) de la zone littorale et la zone pélagique sont intenses verticalement et faibles horizontalement (Lac de Guiers ; LG03).

Dans les lacs tempérés peu profonds, pour éviter la prédation par les poissons, le zooplancton herbivore (cladocères, principalement les daphnies) réalisent des migrations horizontales nyctémérales (DHM) dans les zones de macrophytes littorales, plus

particulièrement les plantes submergées. Les effets en cascades induits par ce mécanisme souvent se traduisent par de plus faibles biomasses de phytoplancton et une transparence de l'eau accrue. Les DHM sont très peu étudiées dans les lacs (sub)tropicaux peu profonds où les interactions entre macrophytes et la prédation sont plus complexes, surtout en raison des plus fortes densités de petits poissons dans les zones à macrophytes, la prédominance de zooplancton de petite taille et de phytoplancton peu consommable, et la co-occurrence fréquente de plantes flottantes, submergées et émergées. Dans ces écosystèmes chauds, l'affaiblissement potentiel de l'état d'eau clair et donc le succès des biomanipulations est une préoccupation majeure.

Pour identifier si les DHM surviennent dans un lac tropical peu profond subsahélien (semi-aride) au Sénégal, nous avons simultanément observé les distributions spatio-temporelles des abondances de poissons et de zooplancton durant un cycle de 24 heures entre les zones d'eau libre et de végétation. Le littoral du Lac de Guiers, la source principale d'eau de consommation pour la capitale Dakar, est densément colonisé par des *Typha australis* et *Phragmites* spp. Ces macrophytes émergentes enracinées non seulement modifient l'atténuation de la lumière et la compétition du phytoplancton pour les nutriments, mais aussi les interactions poissons-zooplancton.

Nous avons observé que des migrations verticales nyctémérales (DVM) sont survenues chez la plupart du zooplancton au sein de la zone à macrophytes aussi bien qu'en eau libre. Par contre, nous avons seulement observé des patrons inverses de DHM (RHM, i.e. migrations de jour vers la zone d'eau libre) chez les cladocères et les nauplii et copépodites de cyclopoïdes. La plupart des juvéniles et adultes de poissons étaient nocturnes ou actifs à l'aube. Nous n'avons pas identifié de patrons clairs de migrations spatio-temporelles chez les poissons. Le zooplancton et les poissons n'ont pas réalisé de migrations DHM couplées. En revanche, à la fois les poissons piscivores (PI) et les poissons zooplanctonophages-benthophages (PL), plus les cladocères herbivores *B. longirostris* et *M. micrura*) et les copépodes cyclopoïdes prédateurs (copépodites et adultes de *M. ogunnus*) se concentrent à la nuit tombée à la limite des typhas, très probablement pour compenser le risque et le coût alimentaire de la prédation. Nous avons observé que de fortes DVM et de faibles DHM du zooplancton entre les zones littorales recouvertes de végétation et les zones d'eau libre peuvent affaiblir les cascades trophiques pélagiques, augmentent ainsi la sensibilité à l'eutrophisation et réduisant la résilience de l'état d'eau clair. Notre étude démontre que la limite des typhas structure la distribution spatio-temporelle du zooplancton et des poissons, supportant donc l'hypothèse que les DHM ne prédominent pas dans un tel lac chaud (Kâ et al., à soumettre ; synthèse Fig. 7 ; rapport, Figs. 13-15).

4.6. La topologie et le fonctionnement écologique des réseaux trophiques dépendent du type de prédateur en sommet de chaîne (modèle topologique)

La structure et la dynamique des populations de proies sont façonnées par les comportements de « foraging » de leurs prédateurs. Cependant, il y a encore très peu d'études concernant la façon dont différents types de prédateurs contrôlent la biodiversité, l'architecture des réseaux trophiques et le fonctionnement des écosystèmes.

Nous avons donc expérimentalement comparé les effets d'espèces modèles de poissons planctonophages lacustres appartenant à deux types contrastés de comportements de « foraging » : un prédateur visuel sélectif sur les plus grandes tailles de proies (le bluegill, *Lepomis macrochirus*, Centrarchidae) et un filtreur omnivore (le gizzard shad, *Dorosoma cepedianum*, Clupeidae). Le prédateur visuel s'alimente sur des consommateurs-proies individuels, alors que le filtreur consomme plusieurs proies simultanément, pas seulement des consommateurs mais aussi des producteurs primaires.

Nous avons utilisé les résultats d'une expérience d'un mois en mésocosmes croisant un gradient de biomasse (0, 10, 30, 50 et 75 g m⁻³) de chaque type de prédateur. Nous avons analysé les effets de chaque type de poisson sur l'architecture du réseau trophique, en calculant les valeurs des descripteurs topologiques majeurs au cours du temps (connectance, densité de liens, indice d'omnivorie, etc.). Ces descripteurs ont été calculés sur 80 matrices binaires prédateur-proie (i.e., qui-mange-qui), en utilisant des taxons identifiés pour la plupart au niveau spécifique.

Nous avons trouvé que le prédateur visuel induisait plus d'impasses trophiques pour des espèces de producteurs primaires inconsommables, une densité de liens et une connectance plus faibles, et des niveaux plus faibles d'omnivorie et de généralisme pour les réseaux trophiques que le filtreur omnivore. Cependant, la biomasse du prédateur n'a pas affecté la topologie du réseau trophique. Nos résultats soulignent que le comportement de « foraging » du prédateur de sommet de chaîne « i.e., « top-predator ») est un trait fonctionnel clé qui peut conditionner la topologie des réseaux trophiques et, de façon ultime, le fonctionnement des écosystèmes.

L'approche topologique que nous avons utilisée, fondée sur la prise en compte de l'ensemble des liens trophiques entre les espèces, s'est avérée très efficace pour caractériser les réseaux trophiques. Une telle approche pourrait s'avérer particulièrement intéressante en milieux tropicaux caractérisés par la dominance d'espèces omnivores et pour lesquels les schémas classiquement utilisés en milieux tempérés, intégrant les espèces dans quelques niveaux trophiques clairement distincts, sont peu applicables (Lazzaro et al. 2009 ; synthèse Fig. 8).

4.7. Dans les cascades trophiques observées, les différences entre traitements sans et avec poissons sont plus importantes dans les systèmes tempérés que tropicaux (étude comparative sur une base expérimentale)

Il est maintenant bien reconnu qu'il est difficile de transférer la théorie des cascades trophiques des lacs tempérés aux lacs tropicaux. De nombreux mécanismes essayant d'expliquer des divergences « top-down » entre ces systèmes ont été proposés, comme le manque d'espèces clés chez le zooplancton herbivore, l'absence de saisonnalité dans la reproduction des poissons, le développement des cyanobactéries, ou des différences de comportement alimentaire des poissons. Très peu d'études ont considéré les mécanismes bottom-up, en particulier les différences dans le recyclage des nutriments et la limitation en nutriments entre les deux types d'écosystèmes. D'après la théorie de la stœchiométrie écologique, les altérations de la structure des réseaux trophiques dues aux poissons pourraient modifier l'efficacité du recyclage des nutriments enduit par les consommateurs, en changeant la contribution relative de la biomasse des espèces dans les réseaux trophiques. Par conséquent, en considérant essentiellement les processus top-down, on pourrait sous estimer les conséquences de la disponibilité en nutriments sur la croissance du phytoplancton.

Dans ce travail, nous comparons les résultats de deux expériences en mésocosmes réalisées dans des régions tempérée et tropicale, chacune manipulant la structure des réseaux trophiques via la présence ou absence de poissons. Nous avons trouvé des cascades trophiques pour chacune des expériences, mais les différences entre les traitements sans et avec poissons étaient plus importantes dans les systèmes tempérés que dans les tropicaux. Dans l'expérience tropicale, les effets observés ne pouvaient pas être la conséquence de l'altération classique de la communauté zooplanctonique ou par la prédominance des cyanobactéries.

Nos résultats suggèrent une contribution clé de l'excrétion de l'azote par les poissons pour la croissance du phytoplancton, dans les systèmes tropicaux essentiellement limités par l'azote. Des différences dans la réponse stœchiométrique suite à l'altération de la structure des

réseaux trophiques entre les lacs tempérés et tropicaux pourraient donc représenter une différence majeure entre les deux systèmes.

Notre étude souligne la nécessité de réaliser des études complémentaires qui permettraient une généralisation solide concernant le fonctionnement des écosystèmes lacustres tempérés et tropicaux (Danger et al. 2009 ; synthèse Fig. 9 ; rapport Figs. 18-19).

4.8. Une expérience menée sur des tilapia euryhalins en milieux très riches en N et P a démontré l'existence d'autres processus que l'excrétion d'azote, susceptibles d'augmenter la croissance phytoplanctonique (SARI 2006)

Finalement, nous avons réalisé une expérience factorielle de 24 heures dans 36 conteneurs de 20 L croisant trois niveaux *S. m. heudelotii* (control sans poisson, poissons non alimentés, et poissons alimentés) avec quatre niveaux de densités initiales de *Chlorella* sp. Nous avons ainsi testé sur ce cycle temporel court si l'azote et le phosphore non retenus par *S. m. heudelotii*, particulièrement l'ammoniaque potentiellement toxique excrété par les branchies pourrait être efficacement assimilé par les *Chlorella* sp. (Witt et al., 1981).

Nos résultats suggèrent l'existence d'un mutualisme algues – *Sarotherodon* : les algues consomment les nutriments en excès susceptibles d'être toxiques pour les poissons à fortes doses, les poissons augmentent la teneur en CO₂ qui limite la photosynthèse dans de tels milieux très eutrophes. Ce mutualisme pourrait être utilisé dans des systèmes d'aquaculture à recyclage intégral (SARI) pour optimiser la production piscicole et réduire la production des déchets azotés liés à cette production (Gilles et al. 2008 ; synthèse Fig. 10 ; rapport Fig. 20).

5. Discussion

5.1. Absence de cascades trophiques ou cascades trophiques non classiques

Nos différentes expériences en mésocosmes démontrent qu'en conditions de lacs (sub)tropicaux peu profonds, les poissons filtreurs omnivores – qui sont les poissons planctonophages dominants – soit engendrent des cascades trophiques non classiques (i.e., stimulation de la biomasse du phytoplancton sans réduction significative de la biomasse du zooplancton), ou soit n'induisent pas d'effets en cascades. Nos résultats montrent que le modèle des cascades trophiques démontré sur les lacs tempérés en présence de poissons zooplanctonophages prédateurs visuels n'est pas directement généralisable aux lacs peu profonds (sub)tropicaux. Pour le moins, le mécanisme « top-down » de prédation en cascades via la suppression du zooplancton herbivore de grande taille est, dans les lacs tropicaux, remplacé par d'autres mécanismes non exclusifs qui conduisent à des cascades trophiques « non classiques ». Nous présentons en particulier l'importance des effets « bottom-up » via le recyclage différentiel des nutriments par les poissons (prépondérance de l'excrétion d'azote, dans des systèmes essentiellement limités par l'azote en relation avec l'importance de la dénitrification) et la communauté résultante du zooplancton de petite taille dominée par des copépodes (de rapport N:P corporel élevé, suite à l'élimination des cladocères).

Nous suggérons donc (Danger et al. 2009) qu'à l'encontre des lacs tempérés où les poissons planctonophages favorisent la croissance du phytoplancton en structurant la communauté zooplanctonique (réduction de la taille moyenne des herbivores) et réduisant significativement sa biomasse via la prédation, dans les lacs (sub)tropicaux les poissons filtreurs omnivores n'affectent que peu ou pas du tout la structure de taille et la biomasse du zooplancton, mais stimulent de façon souvent plus importante la biomasse du phytoplancton, avec prédominance d'espèces peu ou non consommables (souvent des cyanobactéries

coloniales ou filamenteuses, parfois des chlorophytes), via l'excrétion préférentielle d'azote compensant la limitation de ce nutriment dans le milieu.

Nos résultats obtenus sur le réservoir de Dakar-Bango au Sénégal sont parfaitement transposables à d'autres lacs (sub)tropicaux peu profonds, comme par exemple en France dans les départements et régions d'outre-mer (DOM) et les collectivités d'outre-mer (COM).

5.2. Importance relative des effets « bottom-up » versus « top-down »

Parmi nos travaux, notre expérience MBA04 démontre qu'à faible biomasse piscicole et en conditions mésotrophes, la présence de tilapias du Nil filtreurs omnivores a eu une influence minimale sur les dynamiques du zooplancton et du phytoplancton. Cet important résultat confirme notre expérience antérieure sur le réservoir de Dakar-Bango, en enceintes *in situ*, pendant une efflorescence à cyanobactéries *Anabaena* spp. (Rondel et al. 2009), ainsi que l'opinion de Hambright et al. (2002) selon laquelle les poissons planctonophages filtreurs auraient peu d'effets dans les lacs meso- et eutrophes. Plus spécifiquement, l'absence de contrôle de cette efflorescence indésirable à cyanobactéries, quelque soit le type et la biomasse de poissons planctonophages, est une préoccupation sérieuse pour le maintien de la biomasse phytoplanctonique sous un seuil adéquate pour le traitement, en vue de la production d'eau potable.

Cette expérience représente la première évidence expérimentale soutenant l'hypothèse selon laquelle les effets « bottom-up » du recyclage des nutriments et « top-down » de l'omnivorie par un poisson filtreur omnivore - ici le tilapia du Nil - se compensent les uns les autres, ne produisant que des modifications faibles de structure et biomasse des communautés zoo- et phytoplanctoniques. Ceci explique l'absence de cascades trophiques au niveau des communautés.

Il est donc crucial de quantifier l'importance relative des mécanismes « top-down » et « bottom-up » par lesquels les poissons planctonophages filtreurs omnivores, souvent dominants dans les communautés piscicoles, affectent les communautés planctoniques des lacs (sub)tropicaux peu profonds, le long d'un gradient de productivité.

Des études expérimentales et comparatives testant la généralité de la théorie des cascades trophiques contribueraient à une meilleure compréhension et de meilleures prédictions concernant le fonctionnement des réseaux trophiques lacustres (sub)tropicaux. Elles permettraient également de développer des approches plus efficaces pour gérer et restaurer les écosystèmes eutrophes, fondées sur des principes solides d'ingénierie écologique. Ces approches écotechnologiques qui ont déjà été testées avec succès sur de lacs tropicaux (e.g., Starling & Lazzaro 1999 ; Starling et al. 2002 ; Lazzaro & Starling 2005 ; sont d'autant plus intéressantes qu'elles sont d'un coût peu élevé, en comparaison des méthodes classiques de l'ingénierie sanitaire.

6. Conclusion - Recommandations pour la gestion des lacs/réservoirs peu profonds (sub)tropicaux comme sources d'eau potable

Nos travaux expérimentaux sur le réservoir de Dakar-Bango ont été réalisés, dans le cadre du programme de l'UR 167 CYROCO, en collaboration avec la SDE (Société Des Eaux du Sénégal) afin de mieux comprendre les facteurs de contrôle et de déclenchement des efflorescences indésirables sur ce plan d'eau de production d'eau potable. Celles-ci ont été observées avec des fréquences et des intensités accrues au cours de la période d'étude (2003-2007), suite notamment à l'ouverture en 2005 de la nouvelle embouchure du Fleuve Sénégal dans le cordon dunaire dans la proximité sud de la ville de Saint-Louis. Nous remercions en particulier Messieurs Hervé Givarc'h, Directeur de l'Exploitation à la SDE, Amadou Ndiaye,

Directeur Général de la SONEES (Société Nationale d'Exploitation des Eaux du Sénégal) et Diery Ba, Directeur Régional de la SDE à Saint Louis, pour leur appui et nous permettre d'utiliser les infrastructures de la Station de Pompage de la SDE sur le réservoir de Dakar-Bango où nous avons réalisé l'ensemble des expériences en enceintes *in situ*.

Les résultats de nos travaux expérimentaux réalisés au Sénégal sur les communautés aquatiques du réservoir de Dakar-Bango ont une applicabilité évidente en matière de gestion des plans d'eau peu profonds destinés à la production d'eau potable dans les régions (sub)tropicales en général. Nous voudrions attirer l'attention des scientifiques et des gestionnaires qui devraient mener des études conjointes sur les points suivants :

- (a) Les études concernant la structure trophique et le fonctionnement écologique des lacs et réservoirs peu profonds sont encore beaucoup trop rares en régions (sub)tropicales. Il est indispensable de les développer afin de mieux comprendre les similarités et les particularités de ces écosystèmes par rapport à leurs homologues tempérés, en relation avec leur importance pour la production de services écosystémiques. Cela est d'autant plus indispensable dans un contexte de contraintes anthropiques croissantes et de changements climatiques globaux.
- (b) Pour chaque lac, la connaissance de la topologie (structure) des réseaux trophiques et des contraintes stœchiométriques est indispensable pour identifier les mécanismes clés, leur importance relative (entre « top-down » et « bottom-up ») et leurs rôles.
- (c) En général, on peut s'attendre à de faibles cascades trophiques engendrées par: la présence de poissons filtreurs omnivores, la prédominance de phytoplancton peu ou pas consommable, le recyclage différentiel de N et P par les poissons et le zooplancton. Mais la combinaison d'autres mécanismes peut engendrer des « cascades trophiques non classiques ».
- (d) En ingénierie écologique, l'approche classique des biomanipulations (i.e., le stockage de poissons piscivores et/ou l'élimination sélective des poissons zooplanctonophages) ne s'applique pas directement en tropical. D'autres approches qui ont un grand potentiel (comme par exemple, la réduction de la biomasse des poissons omnivores benthophages qui a fait ses preuves sur le Lac Paranoá à Brasilia) sont à explorer. Par ailleurs, dans ce contexte, la préservation des macrophytes littorales et submergées est indispensable pour assurer la prévalence de l'état d'eau claire comme état d'équilibre alternatif et empêcher donc la prolifération du phytoplancton.
- (e) Les « cascades trophiques classiques » ne peuvent apparaître que lorsque les niveaux trophiques sont dominés par des espèces consommables par le niveau trophique immédiatement supérieur. Les systèmes dominés par du petit zooplancton herbivore et du phytoplancton peu ou pas consommable ($> 20 \mu\text{m}$) ont donc peu de chance d'être contrôlés par des effets « top-down ».
- (f) RECOMMANDATIONS GÉNÉRALES pour contrôler la prolifération du phytoplancton et éviter les efflorescences : (1) Contrôler les apports allochtones en nutriments par le bassin versant est absolument primordial ; aucune autre mesure ne peut s'y substituer ; les autres mesures sont complémentaires. (2) Poursuivre le suivi limnologique comme moyen d'alerte aux proliférations de biomasses phytoplanctoniques. (3) Préserver la prédominance des macrophytes (les typhas et

phragmites dans le cas du Lac de Guiers et du réservoir de Dakar-Bango). (4)
 Approfondir expérimentalement le rôle des facteurs de contrôle biotiques et abiotiques des efflorescences à cyanobactéries ; ceci est d'autant plus essentiel dans un contexte d'anthropisation croissante et de changements climatiques.

Il nous paraît incontournable que le suivi limnologique (paramètres physico-chimiques, en particulier NH_4 , NO_3 et PO_4 ; concentration en chlorophylle et densités zooplanctoniques) bi-hebdomadaire entrepris par l'UR CYROCO de l'IRD de 2002 à 2007 soit poursuivi par la SDE sur le Lac de Guiers et le réservoir de Dakar-Bango, les deux seules sources d'eau potable pour le Sénégal. Comme par le passé des techniciens locaux pourraient être en charge des mesures et prélèvements effectués à proximité des stations de pompage. Cependant, la mise en place sur chaque site d'une bouée automatisée pour l'acquisition en temps réel de données météorologiques et limnologiques couplées serait l'assurance d'une surveillance haute fréquence beaucoup efficace et fiable pour la prévision des efflorescences à cyanobactéries, en plus de produire des bases de données indispensables sur le long terme. La télétransmission des données, l'automatisation de l'intégration des données en vue d'une modélisation prédictive, ainsi que le développement de procédures d'alerte (GPRS, email) sont des caractéristiques essentielles pour cette bouée. Il est recommandé de s'inspirer de systèmes déjà opérationnels comme le projet PROLIPHYC financé par le programme ANR-PRECODD (Le Vu et al. 2010), dans le cadre de la European Water Framework Directive (WFD).

Par ailleurs, à l'invitation de l'Organisation de Mise en Valeur du fleuve Sénégal (OMVS), la 8ème Assemblée Générale Mondiale du Réseau International des Organismes de Bassin (RIOB) a eut lieu à Dakar les 20-23 janvier 2010 : www.riob.org/spip.php?article111
 Cette AG a été entièrement consacrée au grand thème stratégique de « la nécessaire adaptation aux conséquences du Changement Climatique sur les cycles hydrologiques dans les bassins des fleuves, des lacs et des aquifères, locaux, nationaux et transfrontaliers ». Dans le cadre des réunions du RIOB au Sénégal et dans d'autres pays (sub)tropicaux, la proposition de mettre en place des bouées automatisées de suivis à haute fréquence de la qualité d'eau, équipés de procédures d'alerte concernant le développement d'efflorescences à cyanobactéries, est à promouvoir comme une priorité dans le cas des lacs et réservoirs destinés à la production d'eau potable.

Références

- Atkinson D. & Sibly R.M. (1997) Why are organisms usually bigger in colder environments ? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology and Evolution* 12 : 235-239.
- Batjakas I.E., Edgar R.K. & Kaufman L.S. (1997) Comparative feeding efficiency of indigenous and introduced phytoplanktivores from Lake Victoria: experimental studies on *Oreochromis esculentus* and *Oreochromis niloticus*. *Hydrobiologia* 347 : 75-82.
- Brooks J.L. & Dodson S.I. (1965) Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150 : 28-35.
- Carpenter S.R. & Kitchell J.F. (1993) *The Trophic Cascade in Lakes*. Cambridge University Press, New York, 385 p.
- Cohen J.E., Jonson T. & Carpenter S.R. (2003) Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proc. National Academy of Sciences (USA)* 100 : 1781-1789.

- Danger M., Lacroix G., Kâ S., Ndour E.H., Corbin D. & Lazzaro X. (2009) Food-web structure and functioning of temperate and tropical lakes: a stoichiometric viewpoint. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 45 : 11-21.
- Daufresne M., Lengfellner & Sommer U. (2009) Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proc. National Academy of Sciences (USA)* 106 : 12788-12793.
- Drenner R.W., Smith J.D. & Threlkeld S.T. (1996) Lake trophic state and the limnological effects of omnivorous fish. *Hydrobiologia* 319 : 213–223.
- Esjmont-Karabin J. (1983a) Ecological characteristics of lakes in North Eastern Poland versus their trophic gradient. *Ekologia polska* 31 : 411-427.
- Esjmont-Karabin J. (1983b) Ammonia nitrogen and inorganic phosphorus excretion by the plankton rotifers. *Hydrobiologia* 104 : 231-236.
- Emmerson M.C. & Raffaelli D. (2004) Predator-prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *Journal of Animal Ecology* 73 : 399-409.
- Gilles S., Lacroix G., Corbin D., Bâ N., Ibañez Luna C., Nandjui J., Ouattara A., Ouédraogo O., Corbin D. & Lazzaro X. (2008) Mutualism between euryhaline tilapia *Sarotherodon melanotheron heudelotii* and *Chlorella* sp. — Implications for nano-algal production in warmwater phytoplankton-based recirculating systems. *Aquacultural Engineering* 39 : 113-121.
- Hanson P.C., Johnson T.B., Schindler D.E. & Kitchell J.K. (1997) *Fish Bioenergetics 3.0 for Windows*. The University of Wisconsin-Madison Center for Limnology and University of Wisconsin Sea Grant Institute, 114 pp.
- Jones J.I. & Jeppesen E. (2007) Body size and trophic cascades in lakes. In : *Body size : The Structure and Function of Aquatic Ecosystems*. Hildrew A.G., Raffaelli D.G. & Edmonds-Brown R. (Eds.), Cambridge Univ. Press, New York, pp. 118-139.
- Kâ S., Pagano M., Ndour E.H., Thiaw O.T. & Lazzaro X. (à soumettre) Fish-zooplankton diel migrations in a shallow tropical lake - Can emergent macrophytes weaken pelagic trophic cascades? *Freshwater Biology*.
- Kosten S. (2010) *Aquatic ecosystems in hot water – Effects of climate on the functioning of shallow lakes*. PhD Thesis, Wageningen University, Wageningen, NL, 160 pp.
- Kosten S., Kamarainen A., Jeppesen E., Van Nes E.H., Peeters E.T.H.M., Mazzeo N., Sass L., Hauxwell J., Hansel-Welch N., Lauridsen T.B., Søndergaard M., Bachman R.W., Lacerot G. & Scheffer M. (2009) Climate-related differences in the dominance of submerged macrophytes in shallow lakes. *Global Change Biology* 15 : 2503–2517.
- Lacerot G. (2010) *Effects of climate on size structure and functioning of aquatic food webs*. PhD Thesis, Wageningen University, Wageningen, NL, 96 pp.
- Lazzaro X. (1987) A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding behaviours, selectivities, and impacts. *Hydrobiologia* 146: 97-167.
- Lazzaro X. (2000) Vers une meilleure gestion des açudes du Nordeste brésilien. IRD, Fiche d'actualité scientifique n° 111, Mars-Avril 2000 : www.ird.fr/fr/inst/actualites/fiches/2000/fact_111.shtm
- Lazzaro X. (2000) *Optimização da piscicultura nos açudes – Predominância de espécies carnívoras ou onívoras afeta a qualidade da água*. *Ciência Hoje* : www.uol.com.br/cienciahoje/chdia/n147.htm
- Lazzaro X. (2000) La gestion des « açudes » du Nordeste brésilien. *Vigie Brésil*, Décembre 2000, Le point sur... : www.adit.fr/adit_edition/pdf/vpa/BRE00_12.pdf
- Lazzaro X. (2005) *Efflorescences en mésocosme [Plateforme des mésocosmes de Bel Air (MBA), Campus IUPA-IRD de Bel Air à Dakar]*. *Sciences au Sud*, n°28, janvier-février 2005, page 13 : www.ird.fr/fr/actualites/journal/28/index.htm

- Lazzaro X. (2005) Poissons à la rescousse! [Restauration de lacs tropicaux eutrophes par biomanipulation] Sciences au Sud, n°29, mars-avril 2005, page 8 : www.ird.fr/fr/actualites/journal/29/index.htm
- Lazzaro X., Drenner R.W., Stein R.A. & Smith J.D. (1992) Planktivores and plankton dynamics: effects of fish biomass and planktivore type. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49 : 1466–1473.
- Lazzaro X., Bouvy M., Ribeiro-Filho R.A., Oliveira V.S. & Sales L. (2003) Do fish regulate phytoplankton in shallow eutrophic northeast Brazilian reservoirs? *Freshwater Biology* 48 : 649–668.
- Lazzaro X., Lacroix G., Gauzens B., Gignoux J. & Legendre S. (2009) Predator foraging behaviour drives food-web topological structure. *Journal of Animal Ecology* 78 : 1307–1317.
- Lazzaro X., Rondel C., Arfi R., Corbin D. & Ndour E.H. (à soumettre) Compensatory top-down and bottom-up control by an omnivorous filter-feeding fish. *Freshwater Biology*.
- Lazzaro X. & F. Starling (2005) Using biomanipulation to control eutrophication in a shallow tropical urban reservoir (Lago Paranoá, Brazil). In : M. V. REDDY (Ed.), *Restoration and Management of Tropical Eutrophic Lakes*, Oxford & IBH Publ. Co. Pvt. Ltd., New Delhi and Science Publishers Inc., New Hampshire, USA, p. 361-387. ISBN 1-57808-370-2, 540 p. : www.dadirect.com.au/Books/detail.asp?isbn=1578083702
www.scipub.net/environmental-science/restoration-management-eutrophic-lakes.html
- Le Vu B., Vinçon B., Lemaire B.J., Bensoussan N., Calzas M., Drezen C., Deroubaix J.F., Escoffier N., Dégrés N., Freissinet C., Groleau A., Humbert J.F., Paolini G., Prévot F., Quiblier C., Rioust E. & Tassin B. (2010) High-frequency monitoring of phytoplankton dynamic within the European water framework directive: application to metalimnetic cyanobacteria. *Biogeochemistry* DOI 10.1007/s10533-010-9446-1.
- Mangin E. (2004) Impact d'un poisson filtreur omnivore, le tilapia du Nil (*Oreochromis niloticus*), sur le réseau planctonique du réservoir tropical de Dakar-Bango (Sénégal) - Étude expérimentale du rôle fonctionnel de la filtration et de la stœchiométrie du recyclage d'azote et de phosphore dans le contrôle du phytoplancton. Mémoire du Diplôme d'Études Supérieures Universitaires (DESU) en Biologie. LBFE, Univ. de Metz. Tuteur de stage : Xavier Lazzaro (IRD), Responsable universitaire : Jean-Claude Moreteaux, 71 pp.
- Njiru M., Okeyo-Owuor J.B., Muchiri M. & Cowx I.G. (2004) Shifts in the food of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.) in Lake Victoria, Kenya. *African Journal of Ecology* 42 : 163–170.
- Nitithamyong C. (1988) Bioenergetics approach to the study of anabolic effects of 17 α -methyltestosterone in blue tilapia, *Oreochromis aureus*. Ph.D. Thesis, University of Wisconsin-Madison, 124 pp.
- Northcott M.E. & Beveridge M.C.M. (1988) The development and structure of the pharyngeal apparatus associated with filter-feeding in tilapias (*Oreochromis niloticus*). *Journal of Zoology*, London 215 : 133–149.
- Northcott M.E., Beveridge M.C.M. & Ross, L.G. (1991) A laboratory investigation of the filtration and ingestion rates of the tilapia, *Oreochromis niloticus*, feeding on two species of blue-green algae. *Environmental Biology of Fishes* 31 : 75-85.
- Olsen Y. & Østgaard K. (1985) Estimating release rates of phosphorus from zooplankton: model and experimental verification. *Limnology & Oceanography* 30 : 844-852.
- Peters R.H. & Downing J.A. (1984) Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates. *Limnology & Oceanography* 29 : 763-784.

- Pinel-Alloul B., Mazumder A., Lacroix G. & Lazzaro X. (1998) Lak trophic food webs: Structure, function, interactions and spatio-temporal variations. *Revue des Sciences de l'Eau* 11 : 163–197.
- Polis G.A. & Strong D.R. (1996) Food web complexity and community dynamics. *Am. Nat.* 147 : 813-846.
- Rondel C. (2007) Étude expérimentale du rôle fonctionnel des poissons planctonophages sur la structure des communautés planctoniques et dans le contrôle des efflorescences dans un lac tropical peu profond. Doctorat, Univ. Montpellier 2, EDBI, 14/12/07. Co-Directeurs : Lazzaro X. & Arfi R.
- Rondel C., Arfi R., Corbin D., Le Bihan F., Ndour E.H. & Lazzaro X. (2008) A cyanobacterial bloom prevents fish trophic cascades. *Freshwater Biology* 53 : 637–651.
- Sarnelle O. (1993) Herbivore effects on phytoplankton succession in a eutrophic lake. *Ecological Monographs* 63 : 129-150.
- 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. *Limnology and Oceanography* 42 : 1386–1397.
- Starling F.L.R.M. & X. Lazzaro (1999) Restoration of a tropical urban reservoir: Lago Paranoá (Brasilia, Brazil). Chapter 6. Technological and Managerial Aspects of Eutrophication. Planning and Management of Lakes and Reservoirs: An Integrated Approach to Eutrophication. Newsletter and Technical Publications. UNEP, Division of Technology, Industry, and Economics, International Environmental Technology Centre : www.unep.or.jp/ietc/publications/techpublications/TechPub-11/6-11-1.asp
- Starling F., Lazzaro X., Cavalcanti C. & Moreira R. (2002) Contribution of omnivorous tilapia to eutrophication of a shallow tropical reservoir: evidence from a fish kill. *Freshwater Biology* 47 : 2443–2452.
- Turker H., Eversole A.G. & Brune D.E. (2003a) Effect of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.), size on phytoplankton filtration rate. *Aquaculture Research* 34 : 1087-1091.
- Turker H., Eversole A.G. & Brune D.E. (2003b) Filtration of green algae and cyanobacteria by Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, in the Partitioned Aquaculture System. *Aquaculture* 215 : 93–101.
- Van Leewen E., Lacerot G., van Nes E.H., Hemerick L. & Scheffer M. (2007) Reduced top-down control of phytoplankton in warmer climates can be explained by continuous fish reproduction. *Ecological Modelling* 206 : 205-212.
- Vanni M.J. (1996) Nutrient transport and recycling by consumers in lake food webs: implications for algal communities. Food webs: integration of patterns and dynamics. In : Polis G.A. & Winemiller K.O. (Eds.), *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman & Hall, pp. 81-95.
- Vanni M.J. & Layne C.D. (1997) Nutrient recycling and herbivory as mechanisms in the “top-down” effect of fish on algae in lakes. *Ecology* 78 : 21–40.
- Wen Y.H. & Peters R.H. (1994) Empirical models of phosphorus and nitrogen excretion rates by zooplankton. *Limnology and Oceanography* 39 : 1669-1679.
- Witt U., Koske P.H., Kuhlmann D., Lenz J. & Nellen W. (1981) Production of *Chlorella* species (Chlorophyceae) in large-scale outdoor tanks and its use as food organism in marine aquaculture. *Aquaculture* 23 : 171–181.

ANNEXE 1 : COPIE DES PUBLICATIONS

Cette partie peut être rendue sous forme non modifiable (fichier pdf de préférence).

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES PARUES

Merci de joindre des copies des publications, et d'indiquer les restrictions éventuelles en termes de droits de reproduction (notamment sur le site Internet du Meeddm ou d'Ecofor)..

- Rondel C., Arfi R., Corbin D., Le Bihan F., Ndour E.H. & Lazzaro X.* (2008) A cyanobacterial bloom prevents fish trophic cascades. *Freshwater Biology* 53 : 637–651, doi:10.1111/j.1365-2427.2007.01894.x (IF = 2,861)
- Gilles S., Lacroix G., Corbin D., Bâ N., Ibañez Luna C., Nandjui J., Ouattara A., Ouédraogo O., Corbin D. & Lazzaro X.* (2008) Mutualism between euryhaline tilapia *Sarotherodon melanotheron heudelotii* and *Chlorella* sp. — Implications for nano-algal production in warmwater phytoplankton-based recirculating systems. *Aquacultural Engineering* 39 : 113-121, doi:10.1016/j.aquaeng.2008.09.001 (IF = 0,901)
- Lazzaro X.*, Lacroix G., Gauzens B., Gignoux J. & Legendre S. (2009) Predator foraging behaviour drives food-web topological structure. *Journal of Animal Ecology* 78 : 1307–1317, doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01588.x (IF = 3,714)
- Danger M.*, Lacroix G., Kâ S., Ndour E.H., Corbin D. & Lazzaro X. (2009) Food-web structure and functioning of temperate and tropical lakes: a stoichiometric viewpoint. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 45 : 11-21, DOI: 10.1051/limn/09001 (IF = 0,981)

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES A PARAITRE

Copie des versions provisoires (à soumettre fin 2010)

- Kâ S., Pagano M., Ndour E.H., Thiaw O.T. & Lazzaro* X. Fish-zooplankton diel migrations in a shallow tropical lake - Can emergent macrophytes weaken pelagic trophic cascades? *Freshwater Biology* (IF = 2,861).
- Lazzaro* X., Rondel C., Arfi R., Corbin D. & Ndour E.H. Compensatory top-down and bottom-up control by an omnivorous filter-feeding fish. *Freshwater Biology* (IF = 2,861).

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES PREVUES

Liste avec titres provisoires (en préparation, non présentées ici)

- Lazzaro* X., Lacroix G., Danger M., Pagano M., Arfi R., Corbin D., Carré C., Rose Ngom, Ndour E.H. & Ndour A. Predator type drives trophic cascade strength via differential mechanisms. [DB07]
- Lazzaro* X., Lacroix G., Danger M., Arfi R., Corbin D., Rose Ngom, Carré C., Ndour E.H. & Ndour A. Interactions between two detritivorous cichlids on plankton communities and influence of water mixing. [MBA06]

ANNEXE 2 : COPIES DE PRESENTATIONS ET AUTRES PUBLICATIONS

PRESENTATIONS

Présentation des expériences 2006 (MBA06, Plateforme de Bel-Air) et 2007 (DB07, enceintes *in situ* à Dakar-Bango) au Conseil d'UR 167 CYROCO 2007 : fichier <CYBIOM EXP 2006-2007 CUR 167.pdf>, <MBA 2007 CUR167.pdf>

Présentations de l'expérience 2007 (DB07, enceintes *in situ* à Dakar-Bango) aux Conseils d'UR 167 CYROCO 2008 : <EXP DB07 CUR167 2008a.pdf> et <<EXP DB07 CUR167 2008b.pdf>

Présentation du projet CYBIOM dans le Rapport d'Activité 2007 de l'IRD : <IRD_RA2007_fr_Cybiom_Ecofor.pdf>

Présentations de la Plateforme des mésocosmes de Bel-Air : <MBA 2004 presentation.pdf>, <MBA 2005 plaquette.pdf>, <MBA 2006 campus ISRA-IRD.pdf>

HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

Lazzaro X. (2009) Rôle structurant des poissons filtreurs omnivores sur la dynamique des communautés planctoniques et les efflorescences dans les lacs tropicaux peu profonds. HDR, UPMC, 21/12/09, ENS, 115 p. : <Lazzaro HDR 2009.pdf>

THESE DE DOCTORAT

Rondel C. (2007) Étude expérimentale du rôle fonctionnel des poissons planctonophages sur la structure des communautés planctoniques et dans le contrôle des efflorescences dans un lac tropical peu profond. Doctorat, Univ. Montpellier 2, EDBI, 14/12/07. Co-Directeurs : Lazzaro X. & Arfi R. : <Rondel these UM2 2007.pdf>

RAPPORT DE DESU

Mangin E. (2004) Impact d'un poisson filtreur omnivore – le Tilapia du Nil – sur le réseau planctonique du réservoir tropical de Dakar-Bango (Sénégal) – Étude expérimentale du rôle fonctionnel de la filtration et de la stoechiométrie du recyclage de l'azote et du phosphore dans le contrôle du phytoplancton. Mémoire de Diplôme d'Études Supérieures Universitaires en Biologie. Université de Metz, Équipe de Démécologie, LBFE, Metz. Tuteur de stage : X. Lazzaro. Responsable universitaire : Jean-Claude Moreteaux : <Mangin rapport DESU 2004.pdf>

ANNEXE 3 : PARTIE CONFIDENTIELLE

Vous pouvez insérer ici toute information ou résultat qui revêt une part de confidentialité.

Merci de préciser le degré de confidentialité de ces données.

Nous vous recommandons de préciser dans la partie non confidentielle l'existence de ces données confidentielle et d'expliquer la raison de leur confidentialité.

Cette partie ne sera pas diffusée sur le site Internet du Ministère ou d'Ecofor.

Cette partie peut être rendue sous forme non modifiable (fichier pdf de préférence).

Son format est laissé à la libre appréciation de ses rédacteurs.

Pas de partie confidentielle.