

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LE RÔLE DE LA PHYSIQUE DU LAC SUR LA CROISSANCE DES
CYANOBACTÉRIES

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

ZUZANA HRIVNAKOVA

AVRIL 2017

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

Il y a plusieurs façons de regarder un lac;
il y a plusieurs saisons pour regarder un lac;
il y a plusieurs raisons de regarder un lac.

À mes proches et à tous les curieux.

AVANT-PROPOS

L'apparition de plus en plus fréquente d'efflorescences de cyanobactéries dans tous les types de lacs est un sujet d'actualité et de préoccupation dans le monde entier. Cette problématique combine la recherche fondamentale par la compréhension des processus et la recherche appliquée visant à envisager des solutions pour contrer ces phénomènes. Le choix de mon sujet de recherche s'est arrêté sur deux aspects fondamentaux de la problématique : l'eau, une ressource essentielle, et la photosynthèse, base de la vie. Dans l'optique d'approfondir mes connaissances en écologie aquatique et de mieux comprendre la dynamique des cyanobactéries, j'ai décidé de travailler sous la direction de Dolors Planas et la co-direction de Philippe Juneau, des professeurs spécialisés dans ces domaines. Le but de ma maîtrise est d'évaluer les effets des propriétés physiques du lac et de son environnement sur la distribution et la productivité des cyanobactéries.

Ma maîtrise s'insère dans un projet de partenariat plus large qui a duré cinq ans au lac Bromont. Le projet de recherche a débuté à la suite d'une demande de la part de l'Association du lac (Action conservation du bassin versant du lac Bromont, ACBVLB) à l'Institut des sciences de l'environnement de l'Université du Québec à Montréal (UQÀM). L'ACBVLB cherchait des experts scientifiques pouvant les aider à résoudre les problèmes de cyanobactéries (algues bleues) dans son lac. Deux professeures chercheuses du Groupe de recherche inter-universitaire en limnologie (GRIL) de l'UQÀM ont été impliquées dans le projet avec la collaboration ponctuelle de deux chercheuses du Centre National de Recherche Scientifique (CNRS) de l'Université de Rennes (France).

L'approche adoptée lors la rédaction de ce mémoire vise à satisfaire les exigences de la maîtrise en biologie de l'UQÀM. Cette approche consiste en plusieurs étapes que j'ai effectuées au cours de ma maîtrise : élaborer des objectifs et des hypothèses à partir de la littérature scientifique; organiser un plan d'échantillonnage; récolter, traiter et analyser les données. Dans ce mémoire, je présente une synthèse des recherches réalisées ainsi que les aspects les plus importants. Le chapitre III est présenté en anglais sous forme d'article scientifique en vue d'être soumis pour publication dans une revue scientifique. Je suis la première auteure de cet article, suivie de ma directrice et de mon co-directeur, tous deux co-auteurs.

Je tiens à remercier ma directrice Dolores Planas et mon codirecteur Philippe Juneau, professeurs à l'UQÀM, pour leurs judicieux conseils et surtout pour leur patience et leur compréhension au cours de ces années de maîtrise qui ont été ponctuées de plusieurs moments difficiles sur le plan personnel.

Sur le plan financier, je me dois de souligner les bourses de maîtrise du Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et du Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT). Je remercie aussi le Centre de recherche en géochimie et en géodynamique (GEOTOP) de m'avoir accordé, lors de mon baccalauréat, une bourse pour mon stage d'initiation à la recherche qui m'a donné le goût de poursuivre les études aux cycles supérieurs.

Sur le plan professionnel, je souhaite souligner l'apport d'Alexandrine Pannard, professeure associée de l'Université de Rennes 1 (France), qui a semé la pierre angulaire des recherches au lac Bromont. Je remercie Serge Paquet pour son oreille attentive ainsi que son aide précieuse pour tous les aspects techniques et astuces informatiques. Je remercie également les collègues du GRIL, du Centre de recherche en toxicologie de l'environnement (TOXEN) et du GEOTOP, notamment Charles Deblois, Nicolas Fortin St-Gelais, Joanna Gauthier, Stéphanie Hamelin, Myriam

Jourdain, Akash Sastri, Laurent Fraser, Catherine Landry et Maxime Gauthier pour les échanges fructueux.

J'aimerais souligner la précieuse collaboration des membres de l'association du lac Bromont (ACBVLB), particulièrement Anne Joncas, Yves Gosselin et Marcel Samson qui ont généreusement donné de leur temps, nous ont accueillis dans leurs installations et nous ont prêté leurs embarcations pour faciliter nos journées d'échantillonnage. Il me faut également remercier tous les autres membres de l'équipe de travail qui ont participé de près ou de loin à ce projet de recherche : Sarah Beaudry, Elisabeth Vigeant, Andréa Winiarz, Julien Céré, Jean-Philippe Desindes, Jérémie Auger, Alice Parkes, Julien Arsenault, Simon Laberge, Clément Guyot, Marilou Maurice, Yvonnick Favreau, Lucie Boust, Talita Muller et Delphine Caumont.

Sur le plan personnel, j'aimerais remercier Guylaine Blais, Normand Blais, Gabrielle Dubuc-Messier, Kristina Hrivnakova, Monika Hrivnakova, Catherine Pilotte, Caroline Grou, Marie-Christine Bellemare et Véronique Arseneau qui m'ont épaulée chaque fois que je le nécessitais. Je remercie également Nicole Beaudry, Monique Boily, Élise Chaperon, Brigitte Fossé, Caroline Germain, Anastassis Kozanitis, Catherine Jumarie, Daniel Rivest, Nathalie Schad et Éleine Turmel qui m'ont encouragée alors que ma confiance en moi en était à son plus bas. Finalement, le plus important des merci s'adresse à Emil Blais de Calpas, Florian Blais de Calpas et Simon Blais Longtin qui ont été une source constante de motivation durant toutes ces dernières années : je vous remercie pour votre amour.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX.....	xv
RÉSUMÉ	xvii
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I	
REVUE DE LA LITTÉRATURE.....	3
1.1 Introduction.....	3
1.2 Le cycle de vie des cyanobactéries : le recrutement et la réinvasion de la colonne d'eau	6
1.3 Le cycle de vie des cyanobactéries : la croissance	8
1.4 La formation d'efflorescences.....	14
CHAPITRE II	
MÉTHODOLOGIE.....	17
2.1 Site d'étude	17
2.2 Variables physiques et chimiques.....	18
2.3 Analyses chimiques et biologiques.....	18
2.4 Analyse photosynthétique.....	19
2.5 Stabilité de la stratification	25
2.6 Analyse statistique.....	26
CHAPITRE III	
ENVIRONMENT'S EFFECTS ON CYANOBACTERIAL PHOTOSYNTHESIS IN A SMALL LAKE	29
3.1 Abstract.....	29
3.2 Introduction.....	31
3.3 Methods	34
3.3.1 Study site.....	34

3.3.2 Meteorological data	34
3.3.3 Physical, Biological and Chemical variables sampled	35
3.3.4 Physical data analysis	38
3.3.5 Chemical data analysis	39
3.3.6 Biological data analysis	39
3.3.7 Photosynthetic activity.....	40
3.4 Results.....	43
3.4.1 Physical variables	43
3.4.2 Chemical variables.....	50
3.4.3 Phytoplankton	55
3.4.4 Primary production	60
3.5 Discussion	63
3.5.1 Spatio-temporal phytoplakton distribution	63
3.5.2 Blooms	65
3.5.3 Primary production	66
3.5.4 Climate change	69
3.6 Conclusion	69
3.7 References	70
CHAPITRE IV	
CONCLUSION	77
APPENDICE A	
COMPARAISON DES DONNÉES MÉTÉOROLOGIQUES D'ENVIRONNEMENT CANADA AVEC LES MESURES DE LA STATION MÉTÉOROLOGIQUE DU LAC BROMONT	81
APPENDICE B	
COMPOSITION DE LA COMMUNAUTÉ PHYTOPLANCTONIQUE DE LA ZONE DE MÉLANGE.....	83
APPENDICE C	
CARACTÉRISATION CHIMIQUE DE LA ZONE DE MÉLANGE.....	84
APPENDICE D	
ANALYSE DE REDONDANCE (RDA) DE L'EFFET DES VARIABLES PHYSIQUES, CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES SUR LA PRODUCTION PRIMAIRE	85

APPENDICE E	
DISPONIBILITÉ DES NUTRIMENTS DANS LES COUCHES PROFONDES (MÉTALIMNION ET HYPOLIMNION)	87
APPENDICE F	
DISTRIBUTION SPATIOTEMPORELLE DES CYANOBACTÉRIES LORS DE CYCLES DE 30H	89
LISTE DES RÉFÉRENCES	93

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
Figure 2.1 Position géographique et portrait bathymétrique du lac Bromont	17
Figure 3.1 Bathymetric map of Lake Bromont	37
Figure 3.2 Meteorological diel variations at Lake Bromont from late spring to early fall of 2008.....	44
Figure 3.3 Meteorological diel variations at Lake Bromont from late spring to early fall of 2009.....	45
Figure 3.4 Spatiotemporal variation of lake physical variables in Lake Bromont from late spring to early fall of 2008	46
Figure 3.5 Spatiotemporal variation of lake physical variables in Lake Bromont from late spring to early fall of 2009	47
Figure 3.6 Temporal variation of the stratification stability in Lake Bromont from late spring to early fall of 2008	48
Figure 3.7 Temporal variation of the stratification stability in Lake Bromont from late spring to early fall of 2009	49
Figure 3.8 3.8 Spatiotemporal variations of chemical parameters in Lake Bromont from late spring to early fall of 2008	52
Figure 3.9 Spatiotemporal variations of chemical parameters in Lake Bromont from late spring to early fall of 2009.....	53
Figure 3.10 ACP biplot of environmental variables in Lake Bromont from late spring to early fall of 2008 and 2009	55
Figure 3.11 Spatiotemporal distribution of phytoplankton biomass in Lake Bromont from late spring to early fall of 2008	56
Figure 3.12 Spatiotemporal distribution of phytoplankton biomass in Lake Bromont from late spring to early fall of 2009	57
Figure 3.13 Summer blooms of <i>Planktothrix agardhii</i> observed in Lake Bromont	59

Figure 3.14 Chlorophyll <i>a in vivo</i> specific absorption coefficient (a^*) in littoral and pelagic zones of Lake Bromont from late spring to early fall of 2008 and 2009	61
Figure 3.15 Phytoplankton productivity in littoral and pelagic zones of Lake Bromont from late spring to early fall of 2008 and 2009.....	62
Figure A.1 Comparaison de la vitesse journalière des vents de l'ouest et du sud entre les stations météorologiques de Bromont et de Frelighsburg	81
Figure A.2 Comparaison des précipitations journalières entre les stations météorologiques de Bromont et de Granby à l'été 2009	82
Figure E.1 Comparaison des concentrations de phosphore total dissous (PTD) entre l'hypolimnion et le métalimnion en 2008 et en 2009	87
Figure E.2 Comparaison des concentrations de phosphore total (PT) entre l'hypolimnion (B1H) et le métalimnion (B1M et B7M) en 2008 et 2009.....	88
Figure F.1 Distribution spatio-temporelle des cyanobactéries dans la colonne d'eau au cours des cycles de 30h au lac Bromont en juillet 2010.....	90
Figure F.2 Conditions environnementales au cours du cycle de 30h du 9 au 10 juillet 2010 au lac Bromont.....	91
Figure F.3 Distribution verticale des cyanobactéries dans la colonne d'eau au cours du cycle de 30h du 9 au 10 juillet 2010 au lac Bromont.....	92

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
Table 3.1 Meterological parameters and the conditions of their recording.....	35
Table 3.2 Depth of the loggers on the thermistor chain in the pelagic zone of Lake Bromont	36
Table 3.3 Physical, chemical and biological parameters and the conditions of their sampling.....	38
Table 3.4 Annual phosphorus average concentrations in the water column of the pelagic area of Lake Bromont in 2008 and 2009.....	51
Table 3.5 Annual nitrogen average concentrations in the in the water column of the pelagic area of Lake Bromont in 2008 and 2009.....	51
B.1 Communauté phytoplanctonique dominante dans les eaux de surface du lac Bromont entre la fin du printemps et le début de l'automne	83
C.1 Caractéristiques chimiques dans les eaux de surface du lac Bromont entre la fin du printemps et le début de l'automne	84
D.1 Disposition des variables environnementales dans le plan cartésien du graphique de l'analyse de redondance (RDA triplot) relatant leur effet sur la production primaire dans chaque strate.	86

RÉSUMÉ

La formation d'efflorescences de cyanobactéries nuisibles dans les lacs riches en nutriments est bien connue. Toutefois, ces efflorescences sont de plus en plus observées dans les tous les lacs. La prédominance des cyanobactéries s'explique par certaines caractéristiques qui les avantagent par rapport aux autres groupes de phytoplancton. Elles possèdent des vacuoles de gaz qui leur permettent de moduler leur position verticale dans la colonne d'eau, ce qui leur procure un meilleur accès aux ressources (lumière-nutriments). Le forçage physique par le vent mène à la formation de turbulence en surface et en profondeur (seiches) qui redistribuent de façon spatio-temporelle le plancton et les nutriments. Comme les changements climatiques modifient la température et les apports nutritifs des lacs, la formation d'efflorescences risque de devenir plus fréquente dans le futur.

Les objectifs de ce projet sont de déterminer, dans les habitats pélagique et littoral d'un lac pauvre en nutriments dans l'épilimnion, l'effet des variables physiques sur (i) l'activité photosynthétique du phytoplancton et (ii) l'évolution spatio-temporelle du phytoplancton. L'échantillonnage est réalisé pendant les périodes libres de glace dans un petit lac stratifié (lac Bromont, Montérégie, Québec, (N 45° 16', W 72° 40')), un lac méso-eutrophe avec peu de nutriments dans son épilimnion. Des variables physiques, chimiques et biologiques sont mesurées *in situ* hebdomadairement dans les zones pélagiques et littorales. En plus, les prélèvements discrets (zone pélagique et littorale) sont analysés pour leur contenu en nutriments, la composition, la biomasse spécifique et la photosynthèse du phytoplancton. Le forçage physique est déterminé grâce aux données météorologiques et aux mesures des thermistors installés *in situ*.

Les cyanobactéries étaient dominantes dès le début de la stratification dans des niches répondant à leurs conditions optimales en lumière, en température et en nutriments. Les espèces du genre *Aphanizomenon* se succédaient dans le métalimnion, alors que *Planktothrix agardhii* se concentrait en une couche dans le méta-hypolimnion. Puisque la production primaire dans cette couche était limitée par la lumière, les taux de productivité étaient significativement inférieurs à ceux obtenus en surface. Au littoral et dans l'épilimnion, la production primaire semblait contrôlée par l'interaction entre la turbulence et l'intensité de la lumière.

Mots-clés : forçage physique, gradient spatiotemporel, cyanobactéries, production primaire, métalimnion, lac de petite superficie

INTRODUCTION

La formation d'efflorescences de cyanobactéries potentiellement toxiques dans les lacs riches en nutriments est bien connue à l'échelle planétaire (Paerl et al., 2011). Toutefois, ces efflorescences sont de plus en plus observées dans les lacs comportant peu d'éléments nutritifs dans la zone euphotique de l'épilimnion. Ce phénomène soulève de l'inquiétude à cause du potentiel toxique de plusieurs cyanobactéries.

Pour contrer ce phénomène, ou du moins en réduire l'ampleur, il faut déterminer les solutions appropriées pour chaque type de lac. Il est donc essentiel de comprendre les principes régissant la dynamique des cyanobactéries et leur prolifération. Ce mémoire traite de trois étapes clés du cycle vital des cyanobactéries dans un lac méso-eutrophe (phosphore total de $5\mu\text{g/L}$ à $10\mu\text{g/L}$ dans l'épilimnion; phosphore total supérieur à $30\mu\text{g/L}$ dans l'hypolimnion); soit le recrutement à partir des sédiments, la distribution spatiotemporelle et l'activité photosynthétique. Le but de cette recherche est de déterminer les effets des variables environnementales physiques (le vent, la turbulence, la lumière, la température) et chimiques (les éléments nutritifs) sur la distribution et la productivité du phytoplancton, principalement des cyanobactéries.

Le corps de ce mémoire comporte trois chapitres. Le chapitre I présente une revue de la littérature scientifique qui permet d'établir les connaissances actuelles sur les trois thèmes étudiés. Le chapitre II détaille l'approche méthodologique en lien avec les objectifs énoncés.

Le chapitre III est rédigé en anglais sous forme d'article en vue d'être soumis pour publication dans une revue scientifique. Il a pour objectif d'évaluer l'effet des

variables physiques sur l'activité photosynthétique et l'évolution spatio-temporelle de la communauté phytoplanctonique.

Une conclusion générale termine le mémoire. Elle trace le bilan des chapitres et des travaux réalisés. La liste de toutes les références mentionnées se situe à la fin du mémoire.

CHAPITRE I

REVUE DE LA LITTÉRATURE

1.1 Introduction

Dans les lacs riches en nutriments, les causes de la formation d'efflorescences de cyanobactéries sont bien connues: les nutriments (Stahl-Delbanco et *al.*, 2003). Cependant, depuis plus d'une décennie, les proliférations de cyanobactéries sont devenues des phénomènes récurrents dans les lacs comportant peu d'éléments nutritifs dans leur zone euphotique, et ce, dans le monde entier (Chorus et Bartram, 1999; van Apeldoorn et al. 2007; Wood et al., 2009). Cette situation inquiète de par le potentiel toxique de ces organismes. En effet, une proportion significative des cyanobactéries peuvent être toxiques (Paerl, 1988; van Apeldoorn et al. 2007). De plus, les effets toxiques pourraient être amplifiés dans la chaîne alimentaire (Chorus et Bartram, 1999; van Apeldoorn et al. 2007).

Étant des plus vieux organismes sur Terre, existant depuis plus de 3,5 milliards d'années (Battistuzzi et Hedges, 2009), les cyanobactéries sont cosmopolites et extrémophiles. En effet, ces organismes peuplent autant les régions tropicales et tempérées que les zones plus froides (Chorus et Bartram, 1999), comme l'Arctique et l'Antarctique (Olson et al., 1998; Vincent et al., 2000). Structurellement, les cyanobactéries s'apparentent aux bactéries (Cohn, 1853; Feuillade, 1994), tandis que, physiologiquement, elles possèdent les propriétés des algues (Stanier et van Niel, 1941; Feuillade, 1994). De plus, elles sont avantagées, lors de la compétition pour les ressources par rapport à certaines algues, telles les diatomées, et aux eucaryotes parce

qu'elles possèdent des vacuoles gazeuses qui leur permettent de moduler leur position dans la colonne d'eau (Reynolds, 1972; Visser et al., 1996; Yamamoto, 2009).

En outre, les cyanobactéries forment des cellules de résistance qui se maintiennent en dormance dans les sédiments et peuvent y demeurer inertes pendant des dizaines d'années, voire plus d'une centaine (Wood et al., 2009), avant de remonter dans la colonne d'eau et s'y reproduire (Stahl-Delbanco et al., 2003; Wood et al., 2009). Lors de leur recrutement à partir de l'interface eau-sédiment, les cellules de résistance migrent vers la colonne d'eau (Schöne et al., 2010). Deux types de recrutement existent: le recrutement actif, induit par des changements physiologiques de la cellule de résistance; et le passif, induit par les conditions environnantes (Verspagen et al., 2004).

D'ailleurs, les changements climatiques conduisant à un réchauffement de la température moyenne annuelle des eaux et à des effets de turbulence plus importants pourraient expliquer l'augmentation de la fréquence des efflorescences (Paul, 2008; Wood et al., 2009), notamment en stimulant le recrutement (Paul, 2008). De plus, certaines cyanobactéries, les Nostocales, forment cellules de résistance spécialisées: les akinètes (Miller et Lang, 1968; Yamamoto, 2009). Ces derniers se caractérisent par une enveloppe épaisse, une accumulation de réserves de glycogène et de granules de cyanophycine ainsi que par la faible présence de vacuoles gazeuses (Miller et Lang, 1968; Adams et Duggan, 1999). Ainsi, ils peuvent survivre à de faibles températures, à l'absence de lumière et à la dessiccation (Sutherland, et al., 1985; Adams et Duggan, 1999). À la suite de l'augmentation de leur poids par l'accumulation de réserves et de la diminution de leur flottabilité par la perte de vacuoles gazeuses, les akinètes sédimenteraient. Ensuite, des conditions favorables à leur développement déclencheraient le recrutement des akinètes ainsi que leur germination.

De plus, la lumière, la température et les nutriments sont essentiels à la reproduction des cyanobactéries et à leur croissance. En ce sens, l'activité photosynthétique du phytoplancton est dépendante de l'intensité lumineuse, la température régule l'activité enzymatique, alors que la synthèse de métabolites est contrôlée par les nutriments (Falkowski et Raven, 1997; Wood et *al.*, 2009, Yamamoto, 2010). Dans les régions tempérées froides, la croissance se limiterait surtout à l'été (van Apeldoorn et al. 2007). D'une espèce à l'autre, les valeurs optimales de ces paramètres de croissance varient; donc, la composition de la communauté phytoplanctonique change d'un habitat à l'autre dans le lac.

En plus de l'intensité lumineuse, de la température et de l'apport de nutriments, d'autres facteurs influencent la composition de la communauté phytoplanctonique au cours de l'été: la compétition interspécifique, le broutage par le zooplancton, la turbulence de l'eau et la longueur des jours entre autres (Reynolds, 1980). Dans un lac stratifié, les cyanobactéries, comme toutes les algues pélagiques, sont confrontées à des gradients opposés d'intensité lumineuse et de nutriments qui détermineront leur zone de croissance. En ce sens, le phytoplancton, et en particulier les cyanobactéries, pouvant réguler sa position dans la colonne d'eau a tendance à s'accumuler à la profondeur qui permet un apport optimal de la lumière provenant de la surface et des nutriments (Klausmeier et Litchman, 2001). De plus, si l'azote devient limitant, certaines cyanobactéries, telles les Nostocales, peuvent fixer l'azote atmosphérique (N_2) grâce à des cellules spécialisées, les hétérocystes (Sherman et al. 1998; Komarek, 2010).

Dans un lac stratifié, l'efficacité de la photosynthèse est influencée par la turbulence qui peut influencer la disponibilité des nutriments et la position du phytoplancton par rapport à la lumière, ainsi que par la composition spécifique de la communauté (Kaiblinger et *al.*, 2007). En effet, les aptitudes à utiliser les ressources et les conditions de croissance optimales étant différentes chez chaque espèce, l'efficacité

de la photosynthèse dépend donc des diverses espèces et des proportions dans lesquelles elles sont présentes (Deblois et al., 2013).

De récentes études ont soulevé l'impact du forçage physique ainsi que des changements climatiques sur la croissance du phytoplancton et la formation d'efflorescences. Les nutriments, la température et la distribution du phytoplancton seraient influencés par le forçage physique (turbulence) qui est lié aux conditions météorologiques (MacIntyre et Jellison, 2001; Pannard et al., 2008). Or, le forçage physique et les conditions météorologiques varient autant à de grandes échelles (saisonnière, hebdomadaire) qu'à des petites (quotidienne, horaire).

1.2 Le cycle de vie des cyanobactéries : le recrutement et la réinvasion de la colonne d'eau

Les cellules de résistance stockées dans les sédiments constitueraient un inoculum de phytoplancton pour les populations pélagiques (Preston et al. 1980; Paerl, 1988; Head et al., 1999; Stahl-Delbanco et al., 2003; Verspagen et al., 2004; Verspagen et al., 2005; Tan et al., 2008; Wood et al. 2009; Schöne et al., 2010; Yamamoto, 2010). Les cellules de résistance peuvent être sous forme de colonies sédimentées chez les Chroococcales telles que *Microcystis* sps. (Preston et al. 1980; Paerl, 1988; Head et al., 1999; Verspagen et al., 2004; Yamamoto, 2009), d'hormogonies chez les Oscillatoriales et les Stigonemales (Bourrelly, 1969; Chonudomkul et al., 1998) ou d'akinètes chez les Nostocales (Miller et Lang, 1968; Reynolds 1980; Paerl, 1988; Adams et Duggan, 1999; Head et al., 1999; Tan et al., 2008, Yamamoto, 2009).

Les cellules en dormance sont recrutées à l'interface eau-sédiment, puis elles migrent dans la colonne d'eau (Head et al., 1999). Lors de cette réinvasion de la colonne d'eau, la vitalité des cellules serait contrôlée par l'interaction entre la lumière et la température (Yamamoto, 2009; Schöne et al., 2010). La réactivation physiologique des cellules recrutées se déroule à des moments différents selon le type de recrutement. Si le recrutement est passif, la réactivation a lieu dans la colonne d'eau;

s'il est actif, la réactivation prend place dans les sédiments. Le recrutement passif pourrait être causé par la bioturbation des poissons et des organismes benthiques (Stahl-Delbanco et Hansson, 2002; Karlsson-Elfgren et al., 2004; Rengefors et al., 2004; Verspagen et al., 2004; Tan et al., 2008; Yamamoto, 2010). Dans les dernières décennies, des études ont démontré que la turbulence causée par les ondes internes et les vagues permet aussi la remise en suspension des cellules de résistance à partir des sédiments (Head et al., 1999; Stahl-Delbanco et Hansson, 2002; Verspagen et al., 2004; Tan et al., 2008; Schöne et al., 2010; Yamamoto, 2010).

L'activation des cellules de résistance dépendrait de l'augmentation de la température, de la disponibilité de la lumière (Reynolds, 1972; Rother et Fay, 1977; Pearl, 1988; Head et al., 1999; Karlsson-Elfgren et al., 2004; Verspagen et al., 2004; Tan et al., 2008; Yamamoto, 2010; Schöne et al., 2010) et des nutriments (Pearl, 1988; Stahl-Delbanco et al., 2003; Yamamoto, 2010). L'effet de la température et celui de la lumière seraient particulièrement importants dans l'activation des processus métaboliques impliqués (soit la formation de vésicules gazeuses, soit l'utilisation des réserves intracellulaires), ce qui se traduit par l'augmentation de la flottabilité (Walsby, 1973; Oliver, 1994; Rengefors et al., 2004; Verspagen et al., 2004; Yamamoto, 2009; Schöne et al., 2010).

En somme, plusieurs soutiennent que le taux de recrutement jouerait un rôle considérable dans le développement des populations de cyanobactéries et leur dominance dans les écosystèmes aquatiques (Rother et Fay, 1977; Preston et al., 1980; Stahl-Delbanco et al., 2003; Verspagen et al., 2005; Kim et al. 2005; Yamamoto, 2009), alors que d'autres sont plus sceptiques (Head et al., 1999; Wood et al., 2009; Schöne et al., 2010). Selon Head et al., (1999), le recrutement, dans son ensemble, n'aurait pas un effet significatif sur l'accroissement des populations planctoniques, mais les sédiments pourraient être une « banque de cellules » pour le développement des populations pélagiques de certaines espèces comme

Dolichospermum solitarium (ex *Anabaena solitaria*). En fait, l'importance du recrutement pour la colonisation de la colonne d'eau dépendrait de l'espèce de cyanobactérie et de l'écosystème aquatique (Yamamoto, 2009). Après recensement des diverses études sur le recrutement, il semblerait qu'il n'existe pas de consensus quant à l'apport global des cellules recrutées dans la régénération annuelle des populations de cyanobactéries. Néanmoins, la plupart s'accorderaient pour affirmer que le recrutement permettrait l'augmentation de colonies de cyanobactéries dans la colonne d'eau et contribuerait par conséquent à la formation d'efflorescences (Tan et al., 2008).

1.3 Le cycle de vie des cyanobactéries : la croissance

La croissance de chaque espèce est contrôlée par des variables physiques et chimiques de différentes intensités. Les espèces du genre *Dolichospermum* (ex *Anabaena*) croissent sous la lumière intense (Spencer et King, 1989) et des températures élevées (Rengefors et al., 2004; Yamamoto, 2009; Yamamoto, 2010), *Planktothrix* sps. survit aussi bien à des intensités lumineuses et à des températures moyennes que faibles (Reynolds, 1975; Feuillade, 1994; Dokulil et Teubner, 2000; Halstvedt et al., 2007), alors qu'*Aphanizomenon* sp. semble préférer des intensités lumineuses élevées à moyennes (Teubner et al., 1999). En effet, en plus de la croissance limitée en présence de lumière faible (Zevenboom et al., 1982), la flottabilité d'*Aphanizomenon* sp. est réduite sous des intensités lumineuses supérieures à 100 $\mu\text{mol photon/m}^2/\text{s}$ (Konopka, 1989).

En outre, *Aphanizomenon* sp. a non seulement des besoins en lumière et en température moins intenses que *Dolichospermum* sp., mais également une affinité différente pour les nutriments (De Nobel et al., 1997). Particulièrement pour le phosphore, l'affinité chez *Aphanizomenon flosaquae* serait faible, intermédiaire chez *Planktothrix agardhii* et très élevée chez *Microcystis aeruginosa* (Dokulil et Teubner,

2000). Ainsi, chaque espèce occupe un habitat spécifique, c'est-à-dire celui qui est le plus favorable à sa croissance.

En plus de cette ségrégation spatiale des cyanobactéries, leur persistance dans les lacs s'explique par une succession temporelle des espèces (Reynolds, 1980; Head et al., 1999; Teubner et al., 1999; Dokulil et Teubner, 2000; Karlsson-Elfgren et al., 2004, Rengefors et al., 2004; Yamamoto, 2009; Davis et al., 2009; Yamamoto, 2010). En effet, dans un lac stratifié, les populations de plusieurs Oscillatoriales et *Dolichospermum* se développent au début de l'été (Head et al., 1999; Yamamoto, 2009; Davis et al., 2009), alors qu'*Aphanizomenon* apparaît tard au cours de la saison estivale (Head et al., 1999, Teubner et al., 1999; Rengefors et al., 2004). D'ailleurs, *A. flosaquae* pourrait être divisé en deux types selon sa période de croissance optimale: un type estival et l'autre hivernal (Yamamoto, 2010). Selon Schöne et al. (2010), les souches toxiques des différentes espèces de *Microcystis* seraient les premières à croître dans la colonne d'eau; une fois leurs populations bien établies, les souches et les espèces non toxiques commenceraient leur croissance. En somme, les besoins optimaux en lumière, température et nutriments des diverses espèces les amènent à croître dans des niches différentes dans le système aquatique.

Dans un autre ordre d'idées, les organismes phytoplanctoniques pouvant se déplacer dans la colonne d'eau ont tendance à migrer vers la zone présentant le meilleur rapport lumière-nutriments et à s'accumuler en une mince couche (Klausmeier et Litchman, 2001). Les cyanobactéries qui contrôlent leur flottabilité selon l'intensité lumineuse s'assurent donc un meilleur accès aux ressources (Reynolds, et al., 1987; Walsby, 2005). Cependant, la turbulence conduit à un transport passif du phytoplancton et des nutriments. Selon Feuillade (1994), une accumulation élevée de *Planktothrix rubescens* (ex *Oscillatoria rubescens*) en eau profonde n'est pas nécessairement synonyme de production primaire maximale. Les organismes y seraient en mode stationnaire et pourraient y utiliser leurs capacités hétérotrophes

(Feuillade, 1994). D'autres études suggèrent que les cyanobactéries du genre *Planktothrix* migreraient à différentes profondeurs entre le jour et la nuit pour optimiser leur productivité (Dokulil et Teubner, 2000; Walsby et al. 2006).

De surcroît, les Nostocales possèdent l'avantage compétitif de fixer le N_2 par les hétérocystes en même temps que la photosynthèse se déroule dans leurs cellules végétatives. Le N_2 fixé, mis en réserve sous forme de granules de cyanophycine (Sherman et al. 1998), évite à ces espèces de dépendre d'un environnement riche en azote pour croître. Chez les espèces ne pouvant pas fixer N_2 , comme *Planktothrix sp.*, un milieu abondant en azote favorise leur croissance (Zevenboom et al., 1982; van Apeldoorn et al. 2007). Cependant, leur affinité pour le phosphore est plus élevée que celle des Nostocales (Suttle et Harrison, 1980).

En ce qui a trait à l'efficacité photosynthétique, elle est contrôlée par les besoins en intensité lumineuse. En fait, la capacité photosynthétique est plus élevée chez le phytoplancton croissant à la lumière que chez celui croissant dans des conditions de pénombre (Sherman et al. 1998). La taille des organismes influence aussi leur fonctionnement physiologique: une petite taille procure des avantages énergétiques, alors qu'une grande taille conduit à une productivité spécifique à la chlorophylle *a* (Chl *a*) plus élevée (Kaiblinger et al., 2007). D'un côté, la petite taille se caractérise par un rapport surface/volume qui permet une grande efficacité à utiliser la lumière incidente et une activité photosynthétique élevée. Cependant, cette petite taille s'accompagne d'une forte variabilité de la réponse physiologique à la radiation saturante, ce qui donne des résultats très variables en termes de production primaire (Jakob et al., 2005; Kaiblinger et al., 2007). D'un autre côté, s'il est de grande taille, le phytoplancton adapté à de faibles intensités lumineuses présente un taux de productivité relativement stable, c'est-à-dire peu variable en ce qui a trait à la production primaire et caractérisé par un meilleur potentiel photosynthétique (taux de productivité maximal (P_{max})) (Kaiblinger et al., 2007).

Comme les conditions environnementales varient constamment, les cyanobactéries doivent répondre à ces changements afin d'optimiser leur activité photosynthétique. Le temps d'exposition à la lumière et son intensité diffèrent non seulement à grande échelle (cycle des saisons), mais aussi à petite échelle (passages nuageux). À court terme, ces variations provoquent l'acclimatation qui se traduit par des modifications physiologiques chez les cyanobactéries, dont des changements de l'organisation des photosystèmes; alors qu'à long terme, elles conduisent à des altérations biosynthétiques (Sherman et al. 1998). Ces dernières peuvent résulter en une production de pigments photo-protecteurs (Kaiblinger et al., 2007) ou encore en une synthèse de pigments différents permettant d'absorber les longueurs d'onde non utilisées par les organismes compétiteurs (Stomp et al., 2004). Les variations de l'activité photosynthétique se reflètent dans la production primaire. Ainsi, le facteur limitant de la production primaire serait la lumière au printemps et les nutriments l'été. En effet, non seulement les périodes d'ensoleillement sont plus courtes au printemps, mais les pigments photo-protecteurs sont particulièrement concentrés lors des périodes sans stratification parce que le brassage constant conduit au changement perpétuel des conditions environnantes, ce qui empêche l'acclimatation des appareils photosynthétiques au milieu (Kaiblinger et al., 2007). La stabilité de la stratification pendant l'été permet l'acclimatation des appareils photosynthétiques et, par conséquent, un potentiel photosynthétique (P_{max}) plus élevé qu'au printemps. Cependant, à l'hiver et au printemps avant la stratification, les cyanobactéries seraient plus efficaces qu'à l'été pour utiliser la lumière même si leur P_{max} est plus faible (Kaiblinger et al., 2007).

En outre, la variation de lumière en une période de 24h influence fortement les activités physiologiques des cyanobactéries. L'activité photosynthétique des cyanobactéries serait faible le matin et atteindrait son maximum en fin d'après-midi (Sherman et al., 1998; Masojidek et al., 2001). Vers midi, Masojidek et al. (2001) et Ibelings et al. (1994) ont observé une baisse qu'ils attribuent à la photo-inhibition.

Selon Ibelings et *al.* (1994), le brassage induit par le vent atténuerait la photo-inhibition. De plus, Forget et *al.* (2009) ont démontré, dans des lacs oligotrophes et mésotrophes, l'existence d'un cycle diurne-nocturne de la (Chl *a*) et de la respiration pendant les jours marqués par des conditions de lumière intense. La (Chl *a*) était plus élevée au cours de la journée comparativement au matin et à la nuit où elle était minimale. D'ailleurs, les mesures du midi représenteraient les moyennes des mesures journalières (Forget et *al.*, 2009).

En plus de la lumière et de la température, d'autres facteurs physiques externes tels que le vent influencent les processus hydrodynamiques d'un lac (MacIntyre et Jellison, 2001; Marti et Imberger 2008). Le vent intense conduit non seulement à la formation de vagues, mais également à celle des ondes internes (Lemmin, 1995; MacIntyre et Jellison, 2001; Hansson et Brönmark, 2005; MacIntyre et *al.*, 2009). Ce processus, fréquent dans les lacs stratifiés (MacIntyre et Jellison, 2001; Preusse et *al.*, 2010), provoque de la turbulence (Lemmin, 1995; MacIntyre et Jellison, 2001; Hansson et Brönmark, 2005; MacIntyre et *al.*, 2009; Preusse et *al.*, 2010). Plus particulièrement, c'est de la turbulence induite par les contrecourants des vagues que dépendrait le mélange des eaux provenant des interfaces (berges, couches benthiques, strates de la zone pélagique) avec l'eau épilimnétique (Ostrovsky, 1996; MacIntyre et *al.*, 2009). Au littoral, la turbulence résulte en vagues non linéaires qui occasionneraient le transport de l'eau provenant des berges vers le large (MacIntyre et Jellison, 2001; MacIntyre et *al.*, 2009). Dans la zone pélagique stratifiée, après avoir dépassé un certain seuil (MacIntyre et *al.*, 2009), la turbulence provoque des oscillations dans la thermocline, variables dans l'espace ainsi que dans le temps (Preusse et *al.*, 2010). De plus, si le forçage physique par le vent se révèle persistant et trop intense par rapport à la stabilité de la stratification, l'amplitude de l'oscillation de la thermocline devient plus prononcée (MacIntyre et *al.*, 2009; MacIntyre et Jellison 2001; Evans et *al.*, 2008).

Ainsi, le brassage permet une redistribution verticale et horizontale des nutriments et du phytoplancton dans la colonne d'eau (MacIntyre et Jellison, 2001; Visser et al., 1996), ce qui se traduit par une remontée du contenu de l'hypolimnion dans les couches supérieures (MacIntyre et Jellison, 2001; Evans et al., 2008). Il s'agirait d'une voie importante pour l'apport de nutriments dans le métalimnion et l'épilimnion (MacIntyre et Jellison, 2001; Marti et Imberger, 2008; Kamarainen et al., 2009). Le forçage physique par le vent modifie donc rapidement la structure de la colonne d'eau (Pannard et al., 2008). L'action des ondes internes favorise la croissance des cyanobactéries en leur donnant accès à un meilleur rapport lumière – nutriments. En effet, les ondes internes permettent l'enrichissement du métalimnion en nutriments (Kamarainen et al., 2009) et leurs oscillations exposent les organismes à de grandes variations de lumière (Evans et al., 2008). La productivité augmente si le phytoplancton est exposé à de fortes intensités lumineuses en un laps de temps suffisamment long pour stimuler la photosynthèse, mais suffisamment court pour éviter la photoinhibition (Evans et al., 2008; Patterson, 1991).

D'ailleurs, à long terme, les changements climatiques causeraient non seulement des hausses de température moyennes annuelles (Mooij *et al.* 2007; Paul, 2008, Pannard et al., 2008), particulièrement en hiver (Pannard et al., 2008), mais également des variations chaotiques des conditions météorologiques (Paul, 2008). Les répercussions de ce réchauffement se traduisent par une augmentation de la température, des dégels plus hâtifs, des périodes de stratification plus longues (Wilhelm et Adrian, 2008; Lathrop et al., 1999; Jeppesen et al., 2005; Paul, 2008) qui accentueraient la libération de nutriments à partir de l'interface eau-sédiments (Wilhelm et Adrian, 2008; Lathrop et al., 1999; Jeppesen et al., 2005). Dans les lacs eutrophes, ces variations pourraient résulter en une croissance plus élevée des cyanobactéries dans les couches profondes (Elliott et al., 2005) et augmenter la fréquence des efflorescences (Wagner et Adrian, 2009). Enfin, les changements physiques et chimiques qui surviennent dans le lac entraînent une modification de la composition

spécifique du phytoplancton (Fietz et al., 2005; Paul, 2008) en favorisant les cyanobactéries (Paul, 2008).

1.4 La formation d'efflorescences

La forte capacité d'adaptation des cyanobactéries à différents habitats ainsi que leur potentiel à exploiter leur environnement de manière optimale (Reynolds et al., 1987), combinés à certaines conditions météorologiques stimuleraient la formation des efflorescences (Oliver et Ganf, 2000). En effet, la stabilité de la colonne d'eau est un pré-requis à la formation d'efflorescences parce qu'en absence de vent, les cyanobactéries présentes dans l'épilimnion flottent jusqu'à la surface et s'y multiplient (Reynolds et al., 1987; Masojidek et al., 2001). Cependant, des efflorescences d'espèces vivant dans les zones profondes sont de plus en plus observées dans les lacs présentant une stratification (Chorus et Bartram, 1999; van Apeldoorn et al. 2007; Teubner et al., 1999). La turbulence permettant la redistribution des nutriments et du phytoplancton, les espèces provenant des couches métalimnétiques et hypolimnétiques, souvent chargées de nutriments, se retrouvent donc dans l'épilimnion où elles peuvent flotter vers la surface qui leur offre de meilleures conditions de lumière. Or, pour qu'une efflorescence dense se forme, l'espèce en cause doit déjà être présente en quantité considérable dans la colonne d'eau (Reynolds, 1972; Feuillade, 1994).

Le réchauffement climatique prolongerait la durée des efflorescences de cyanobactéries (Lathrop et al., 1999; Jeppesen et al., 2005). Selon Davis et al. (2009), le réchauffement climatique stimulerait davantage la croissance des souches toxiques de *Microcystis sp.* que les non toxiques; par conséquent, la toxicité des efflorescences serait plus élevée. Puisque la valeur nutritionnelle des cyanobactéries est faible et qu'elles sont potentiellement toxiques, elles sont, dès le départ, peu consommées par le zooplancton (Stahl-Delbanco et al., 2003). Ainsi, une toxicité plus élevée entraînerait une diminution du broutage, déjà faible, par le zooplancton (Paerl, 1988;

Paul, 2008), il en résulterait une augmentation de la prédation du reste du phytoplancton, ce qui avantagerait les cyanobactéries lors de la compétition interspécifique (Paerl, 1988).

L'objectif général de mon projet de maîtrise est de déterminer l'importance des variables physiques sur la distribution, la productivité des cyanobactéries et la formation d'efflorescences dans un lac pauvre en nutriments dans son épilimnion. Ma première hypothèse est que, dans la zone pélagique pauvre en nutriments à la surface, les cyanobactéries dominantes qui sont adaptées à de faibles intensités lumineuses croissent dans la couche métalimnétique et y sont actives photosynthétiquement. Cette hypothèse est soutenue par le modèle « algal games » de Klausmeier et Lichman (2001) qui stipule que les algues capables de moduler leur position verticale se concentrent dans la zone où elles obtiennent le rapport optimal lumière – nutriments. Ma deuxième hypothèse est que la distribution des cyanobactéries dans les zones littorales et dans l'épilimnion pélagique est semblable en termes de richesse et d'abondance. Cette hypothèse est soutenue par la fréquence élevée de la redistribution verticale et horizontale dans la zone de mélange soumise au brassage par le vent. Ma troisième hypothèse est que, lors des épisodes d'efflorescences de cyanobactéries, la production primaire est plus élevée dans l'épilimnion pélagique que dans les zones littorales, mais que l'activité photosynthétique est généralement semblable au littoral et dans l'épilimnion. Cette hypothèse est soutenue par l'action des ondes internes qui amène les échanges des eaux hypolimnétique et épilimnétique par le brassage vertical de la colonne d'eau.

CHAPITRE II

MÉTHODOLOGIE

2.1 Site d'étude

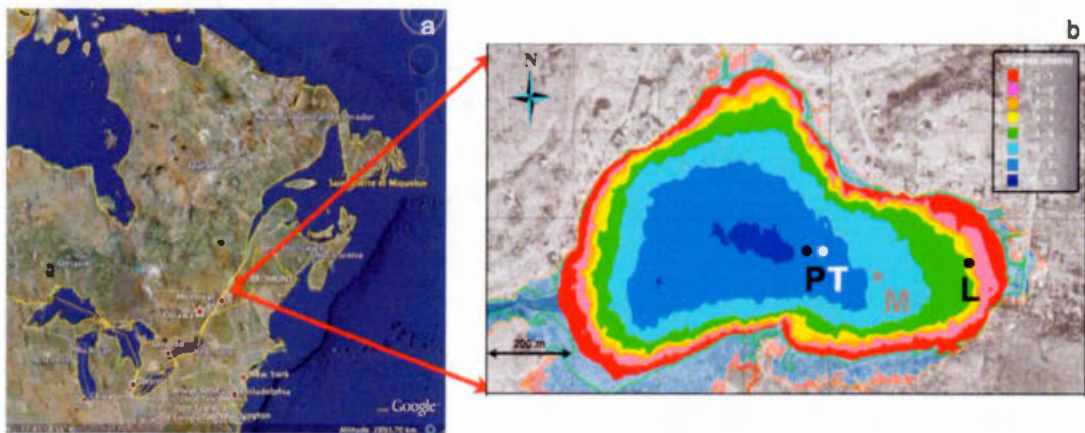


Figure 2.1 Position géographique et portrait bathymétrique du lac Bromont

a) carte géographique du Québec b) carte bathymétrique du lac Bromont (S.Paquet, communication personnelle, mai 2008). Le point blanc (T) représente la position de la chaîne de thermistors; le point gris (M), la station météorologique; et les points noirs les sites d'échantillonnage de la station pélagique de 6m (P) de la station littorale de 3m (L).

Le lac Bromont (N 45° 16', W 72° 40') est situé en Montérégie (Québec). C'est un lac stratifié méso-eutrophe dans son ensemble (phosphore total de 10 à 30 µg/L; Wetzel, 2001), mais comporte peu de nutriments (phosphore total de 5µg/L à 10µg/L; phosphore dissous <5µg/L) dans l'épilimnion. Il a une superficie de 0,48km², un volume d'eau de 2×10⁶ m³, une profondeur maximale de 7,2m (fig. 2.1b) et une profondeur moyenne de 4,35m; il fait partie du bassin hydrologique de la Yamaska

(Champoux, 1999). Sa rive Sud est une zone non habitée, alors que les autres rives sont des terrains sous l'influence de villégiatures. L'échantillonnage hebdomadaire est réalisé durant l'été et au début de l'automne en 2008 et 2009.

2.2 Variables physiques et chimiques

L'échantillonnage hebdomadaire de l'activité photosynthétique a été réalisé en 2008 et en 2009. Les données des variables physiques (température, lumière disponible pour la photosynthèse (Photosynthetic Available Radiation, PAR)) et chimiques (oxygène dissous, pH) furent prises *in situ* à chaque 0,5m à partir de la surface jusqu'au point le plus profond : le littoral (3m de profondeur) et le centre (6m de profondeur) (fig. 2.1, points L et P). La température, l'oxygène et le pH furent mesurés à l'aide d'une sonde multiparamétrique (YSI 6920, YSI environmental, USA) et la lumière, à l'aide d'un quantimètre (LICOR LI-4100, Lincoln, Nebraska, USA) muni d'une sonde air (2π) LI-190SA et d'une sonde eau sphérique (4π) LI-193SA.

2.3 Analyses chimiques et biologiques

Les échantillons pour les analyses chimiques et photosynthétiques furent prélevés à l'aide d'un hydrocapteur van Dorn (2L, longueur 37cm) à 1,5m de profondeur au littoral ainsi que dans quatre profondeurs au centre: l'épilimnion (1,5m), le métalimnion (variable entre 4m et 5m), l'hypolimnion (5,5m) et le maximum de cyanobactéries (couche où la concentration de cyanobactéries est la plus élevée). L'eau prélevée pour la caractérisation chimique fut entreposée au froid dans des bouteilles claires préalablement lavées à l'acide, rincées d'abord à l'eau distillée et ensuite trois fois à l'eau du lac avant leur remplissage. L'eau récoltée pour les analyses biologiques fut conservée au froid dans des bouteilles opaques auparavant lavées avec du savon sans phosphate et rincées avec l'eau du lac. L'eau ramassée pour les mesures photosynthétiques fut maintenue dans des bouteilles semi-transparentes imitant les conditions physiques *in situ*, ces bouteilles furent préalablement nettoyées avec du savon sans phosphate et rincées avec l'eau du lac.

Pour évaluer les nutriments dissous, l'eau des prélèvements discrets a été filtrée sur des filtres en polycarbonate de 0,4µm pré-lavés au HCl 10%. De l'eau non filtrée a été utilisée pour déterminer les concentrations totales des nutriments. Les échantillons furent digérés au persulfate à l'autoclave, puis mesurés selon la méthode de colorimétrie de Murphy et Riley (1962) pour le phosphore et, pour l'azote, selon celle de Morris et Riley (1963) ajustée par Stainton *et al.* (1974).

La distribution du phytoplancton dans la colonne d'eau fut estimée *in situ* par le fluoroprobe, une sonde d'identification de la biomasse par fluorescence, (MultiProbe, BBE Moldaenke) qui permet d'obtenir immédiatement les concentrations de chaque groupe phytoplanctonique à une profondeur donnée (Beutler *et al.* 2002). Les concentrations de chlorophylle *a* (Chl *a*) furent déterminées par une extraction à l'éthanol chaud (Nusch, 1980) corrigée par les phéopigments (Sartory et Grobelaar, 1984).

Pour tous les prélèvements discrets, 100 mL d'échantillon est fixé avec du lugol acidifié (Steedman, 1976). Le dénombrement des espèces de phytoplancton est ensuite effectué à l'aide d'un microscope inversé (Leica DMIRB) selon la méthode Utermöhl (Lund *et al.*, 1958).

2.4 Analyse photosynthétique

Pour mesurer la production primaire, différentes méthodes sont employées; l'une des plus utilisées est celle du ^{14}C (Peterson, 1980). Or, les avancées technologiques des dernières décennies ont mené à l'exploration de nouvelles techniques. La fluorométrie a été démontrée comme une méthode plus simple, plus rapide, mais tout aussi efficace (Kolber et Falkowski, 1993; Hartig *et al.* 1998; Marchetti *et al.* 2006). En effet, si le quantum d'un photon de lumière est suffisamment élevé pour amener un électron d'un pigment (Chl *a* par exemple) à un niveau d'énergie supérieur, la molécule pigmentaire atteint un état excité. L'énergie ainsi accumulée peut être libérée sous quatre formes pour que l'électron regagne son niveau d'énergie inférieur

(« ground state ») : (1) perte de chaleur; (2) déplacement de l'énergie de la molécule excitée à une molécule voisine, qui accède à son tour à l'état excité; (3) transfert, par réaction chimique, de l'électron d'énergie supérieure de la Chl *a* excitée (voie de la photosynthèse); (4) émission de fluorescence (Consalvey et al., 2005; Taiz et Zeiger, 2006).

Lors du transport des électrons, les processus photochimiques impliqués dans la photosynthèse produisent entre autres l'oxydation de l'eau en O₂ par le photosystème II (PSII) et la réduction du NADP⁺ en NADPH par le photosystème I (PSI). Au final, huit photons (quatre photons par photosystème) sont nécessaires pour générer une molécule d'O₂ et deux molécules de NADPH (Taiz et Zeiger, 2006). Les réactions photochimiques qui convertissent l'énergie lumineuse en énergie chimique entraînent la désactivation (« quenching ») des pigments dans le PSI et le PSII. Cette désactivation des pigments se produit également lors des réactions non-photochimiques comme la fluorescence. Comme le phytoplancton utilise seulement une partie de l'énergie lumineuse pour la photosynthèse, la fluorescence peut servir de « proxy » pour évaluer l'efficacité du processus photosynthétique (Consalvey et al., 2005) en se basant sur le coefficient d'absorption *in vivo* spécifique de Chl *a* (a^*) au PSII (Deblois et al., 2013).

À l'état d'équilibre (« steady state »), le taux de production primaire en fonction de l'intensité lumineuse est exprimé par la courbe Productivité-Irradiance (P-I). Si l'intensité est faible, la productivité augmente de façon linéaire selon l'accroissement de l'intensité lumineuse. Lors de l'exposition à des intensités très élevées, la productivité devient inversement proportionnelle à l'intensité lumineuse. À une intensité lumineuse optimale, le taux de productivité est maximal (P_{max}) et se présente comme le sommet de la courbe (Eilers et Peeters, 1988).

La méthode de « Pulse Amplitude Modulated Fluorescence » (PAM) permet de déterminer le taux de transfert des électrons (ETR) à partir de l'efficacité du PSII à

utiliser l'irradiance. La lumière (sous forme de PAR) est envoyée de façon instantanée à différentes intensités sur les organismes photosynthétiques qui y répondent en émettant de la fluorescence par le PSII. En augmentant l'intensité lumineuse graduellement, il est possible de tracer une courbe P-I (Consalvey et al., 2005; Ritchie, 2008).

Les données ainsi obtenues doivent ensuite être ajustées selon l'absorption spécifique de la Chl *a* dans le spectre de la lumière visible et selon la concentration réelle de Chl *a* (Gilbert et al., 2000; Consalvey et al., 2005; Ritchie, 2008).

L'efficacité du PSII à convertir l'énergie lumineuse (Consalvey et al., 2005; Ritchie, 2008) est calculée à l'aide de la formule 2,1 :

$$\Phi_{PSII} = \Delta F / F'_m = (F'_m - F) / F'_m$$

où Φ_{PSII} est l'efficacité du PSII à convertir l'énergie lumineuse, F la fluorescence émise à une intensité lumineuse spécifique, F'_m la fluorescence maximale émise à une intensité lumineuse spécifique.

À la suite de leur récolte, les échantillons ont été entreposés dans des bouteilles semi-transparentes imitant les conditions physiques *in situ*. Avant d'être analysé au Water-PAM (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany), chaque échantillon fut conservé dix minutes dans le noir afin de libérer le PSII de tous les électrons. Pour les échantillons du centre épilimnion et du littoral, l'intensité lumineuse de la courbe P-I variait entre 0 et 1265 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$. Pour les échantillons des couches inférieures, l'intensité lumineuse de la courbe P-I variait entre 0 et 905 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$.

La production primaire est calculée en utilisant le a^* qui est normalisé par Chl *a* de l'échantillon. Gilbert et al. (2000) et Jakob et al. (2005) ont proposé de calculer la

production primaire à l'aide d'un a^* intégré entre 400 et 700nm et de mesures de l'intensité lumineuse *in situ* pour chaque longueur d'onde du spectre de la lumière visible. Hartig et al. (1998), Barranguet et Kromkamp (2000) et Kromkamp et al. (2008) ont employé, à quelques variations près, une autre méthode: la production primaire est calculée à l'aide d'un a^* moyen entre 400 et 700nm et une mesure de l'intensité lumineuse *in situ* qui est intégrée pour le spectre de la lumière visible. Ces deux méthodes estimant la production primaire ont été testées.

Pour mesurer le a^* , chaque échantillon fut concentré sur un filtre en polycarbonate de 0,4 μ m et resuspendu avec de l'eau filtrée du lac. L'absorbance de cette resuspension fut mesurée au spectrophotomètre dans le spectre de la lumière visible (400nm à 700nm). Pour utiliser la méthode de Gilbert et al. (2000) et Jakob et al. (2005), le spectre de la lumière visible *in situ* fut mesuré en 2010 à l'aide d'un spectroradiomètre (HR4000 High resolution spectrophotometer, Ocean Optics Inc., Dunedin, USA) tous les avant-midi des journées d'échantillonnage hebdomadaire. Les mesures ainsi obtenues de la lumière incidente sont ensuite extrapolées selon les intensités lumineuses mesurées *in situ* lors de la collecte des échantillons de croissance en 2008 et en 2009.

Comme l'étude de Jakob et al. (2005) avait été réalisée dans un cours d'eau, la méthode a dû être adaptée pour les conditions d'un lac où la lumière disponible pour la photosynthèse (PAR) diminue en profondeur. Les mesures de lumière incidente ont donc été converties en ratio de lumière par λ lors de chaque journée d'échantillonnage. Ce ratio de répartition de la lumière par λ a été multiplié par la valeur intégrée de PAR *in situ* pour déterminer la lumière incidente (Q) par λ pour chaque site.

Le a^* est calculée par la formule 2,2 (Jakob et al., 2005) :

$$a^*(\lambda) = \frac{2.3 \cdot A(\lambda)}{d \cdot \text{Chl } a}$$

où 2,3 est le facteur de conversion de \log_{10} en \ln , A est l'absorption de l'échantillon corrigé par l'absorption de l'eau filtrée, d est la longueur de la cuvette (m), $\text{Chl } a$ est la concentration moyenne de chlorophylle a dans la cuvette (mg/m^3).

Pour déterminer la proportion de l'absorbance de l'eau causée par d'autres particules que le phytoplancton, l'atténuation par le bruit de fond $k(\lambda)$ a été calculé par la formule 2,3 (Jakob et al., 2005):

$$k(\lambda) = \frac{(\ln T_0 - \ln T(\lambda))}{d}$$

où T_0 est la transmission sans atténuation, T correspond à la transmission de l'échantillon [%], d est la longueur de la cuvette (m). Une cuvette vide a été utilisée comme référence.

La radiation sous l'eau (Q_{par}) fut estimée pour chaque profondeur (z) selon l'équation de Gilbert et al. (2000) et Jakob et al. (2005) adaptée, tel que mentionné ci-dessus, aux réalités d'un lac pour la variable Q (formule 2,4):

$$Q_{\text{par}}(z) = \int_{400\text{nm}}^{700\text{nm}} Q(\lambda, z) \cdot e^{(-a^*(\lambda)[\text{Chl } a] + k(\lambda))\Delta z} d\lambda$$

où Q est l'intensité de PAR intégrée (mesurée *in situ*) multipliée par le ratio de lumière par longueur d'onde (λ), a^* est le coefficient d'absorption *in vivo* de $\text{Chl } a$, $k(\lambda)$ est l'atténuation par le bruit de fond, Δz est l'épaisseur de la couche.

La radiation photosynthétique absorbée par le phytoplancton (Q_{phar}) a été évaluée à l'aide de la formule 2,5 (Gilbert et al., 2000; Jakob et al., 2005) :

$$Q_{\text{phar}}(z) = \int_{400\text{nm}}^{700\text{nm}} Q_{\text{par}}(\lambda, z) - Q_{\text{par}}(\lambda, z) \cdot e^{-a^*(\lambda)[\text{Chl}a]\Delta z} d\lambda$$

La production primaire en termes de production d'oxygène a été calculée par la formule 2,6 (Gilbert et al., 2000) :

$$P = Q_{\text{phar}} \times \phi_{\text{PSII}} \times 0,125$$

où Q_{phar} est la radiation photosynthétique absorbée par le phytoplancton; ϕ_{PSII} l'efficacité du PSII à convertir l'énergie lumineuse; 0,125 est le facteur de conversion des photons pour former une molécule d'oxygène puisque chaque photosystème (PSI et PSII) nécessite quatre photons dans le mécanisme de transfert d'électrons.

La seconde méthode a été réalisée en modélisant les courbes de lumière P-I dans le logiciel JMP. Les modèles ont généré les constantes des courbes P-I à partir desquelles la pente de chaque courbe P-I a pu être calculée selon le modèle d'Eilers et Peeters (1988). La pente P-I de chaque échantillon a ensuite été multipliée par la mesure du PAR *in situ* pour obtenir l'énergie convertie au PSII (ϕ_{PSII}). La production primaire (production d'oxygène) a calculée par la formule 2,7 :

$$P = a^* \times \phi_{\text{PSII}} \times 0,125 / \text{Chl } a$$

où a^* est la moyenne des coefficients d'absorption *in vivo* de Chl *a* par λ , ϕ_{PSII} l'efficacité du PSII à convertir l'énergie lumineuse; 0,125 est le facteur de conversion des photons pour former une molécule d'oxygène puisque chaque photosystème (PSI et PSII) nécessite quatre photons, Chl *a* est la moyenne de la concentration Chl *a* (mg/m^3) dans la cuvette après la concentration et la resuspension des algues. Les deux méthodes ont donné des résultats semblables.

2.5 Stabilité de la stratification

Le forçage physique dans un lac est induit par le vent (Marcé et al., 2007). En 2008, les données météorologiques ont été recueillies aux stations de Frelighsburg et Granby (Environnement Canada) situées respectivement à 29km et 14km du lac Bromont. En 2009, une station météorologique (Hobo *U30/NRC Data logging Weather Station*, Onset Computer Corporation, Bourne, USA) a été installée sur le lac. Les stations météorologiques mesurent, toutes les heures, l'intensité de l'ensoleillement, la vitesse des vents et des rafales ainsi que leur direction. Les précipitations sont mesurées chaque 24h.

Les chaînes de thermistors consistent en une série de senseurs (Hobo *water temp pro v2 logger - U22-001*, Onset Computer Corporation, Bourne, USA, précision $\pm 0,2^{\circ}\text{C}$) mesurant chaque demi-heure la température *in situ* pendant la période libre de glace. Le premier senseur est situé à 50 cm de la surface de l'eau et le dernier, à 25 cm du fond; les autres senseurs sont placés à des intervalles de 50 cm.

L'effet de la turbulence est évalué à partir de la fréquence de buoyance calculée par la méthode de Thorpe et Jiang (1998) (formule 2,8) :

$$N^2 = -(\frac{d\rho}{dz})(g/\rho)$$

où ρ se définit comme la densité de l'eau calculée à partir de la température, z est la profondeur, g représente l'accélération gravitationnelle. Une valeur élevée de N^2 est synonyme de stabilité dans la colonne d'eau, alors qu'une valeur près de zéro correspond à une faible buoyance et donc un épisode de turbulence. Les mesures en continu par la chaîne de thermistors permettent de déterminer l'indice de buoyance à une profondeur précise.

La présence d'ondes internes est évaluée par le « lake number » (L_N) qui se définit par la relation entre la stratification thermique et le mélange produit par le forçage physique causé par le vent. Il est calculé par la méthode d'Imberger et Patterson (1989) (formule 2,9):

$$L_N = \frac{S_t (H - h_t)}{u_*^2 A_S^{3/2} (H - h_v)}$$

où S_t est la stabilité du lac, H est la profondeur maximale du lac, h_t est la hauteur de la masse d'eau comprise entre les sédiments et la thermocline, u_* est la vitesse de l'eau causée par les vents, A_S est l'aire totale du lac et h_v est la hauteur du milieu du volume d'eau.

Les études en 2008 (Jourdain, 2010) ont démontré que la stabilité de la stratification du lac joue un rôle important sur la distribution du phytoplancton au lac Bromont. En ce qui a trait aux ondes internes, les études de Pannard et *al.* (2011) dans ce lac ont démontré que les ondes internes du métalimnion sont une des causes de la montée des nutriments de l'hypolimnion vers le métalimnion. Leur variation est tellement importante que leur impact sur la dynamique du phytoplancton et des nutriments est difficile à déterminer par un pas d'échantillonnage hebdomadaire. Des échantillonnages à l'échelle journalière - cycle de 30h : lever du soleil (5h), avant-midi (10h), après-midi (15h), coucher du soleil (20h), nuit (0h) - ont été effectués en 2010 (2 périodes : du 9 au 10 juillet et du 30 au 31 juillet). Les variables physiques (lumière, température), chimiques (nutriments, oxygène dissous, pH) et biologiques (distribution du phytoplancton dans la colonne d'eau, concentration de Chl *a*) ont été évaluées par la même méthodologie que lors des échantillonnages hebdomadaires.

2.6 Analyse statistique

La distribution normale des résultats est vérifiée par le test de Shapiro-Wilk. La répartition des variables physiques (température, lumière, buoyance) et chimiques

(phosphore, azote) dans la colonne d'eau est déterminée par des analyses de composantes principales (ACP). La différence entre les sites et les années est vérifiée par un test t de grandeurs appariées pour la disponibilité des nutriments et les mesures de α^* . Les données de variation spatio-temporelle de la production primaire sont comparées par des analyses de mesures répétées (MANOVA), alors que les différences de productivité entre les sites lors de chaque journée d'échantillonnage sont traitées par ANOVA à un facteur. L'influence des variables environnementales (physiques, chimiques et biologiques) sur la production primaire est estimée par une analyse de redondance (RDA).

CHAPITRE III

ENVIRONMENT'S EFFECTS ON CYANOBACTERIAL PHOTOSYNTHESIS IN A SMALL LAKE

3.1 Abstract

Cyanobacteria bloom increases within lakes may be linked to climate change. Indeed, global warming prolongs the lake's stratification period and promotes extreme changes in environmental variables. Our study investigates the effects of environmental factors on cyanobacteria distribution and productivity in Lake Bromont (Quebec), a small stratified meso-eutrophic lake with frequent blooms. We recorded meteorological, physical, chemical and biological variations in 2008 and 2009. Through the stratification period, dominant cyanobacteria *P. agardhii* clustered in a metalimnetic layer, which showed the optimal light-nutrient ratio for their growth. A succession of *Aphanizomenon* *sps.* dominated the top-metalimnion. Internal waves generated vertical and horizontal mode seiches resulting in the eruption of nutrient-rich meta-hypolimnetic waters and phytoplankton in the epilimnion. High productivity in the littoral and the epilimnion seemed modulated by the interaction of physical forcing and exposure to light. Even if the primary production was low in the deeper layers, shade-adapted *P. agardhii* persisted in deep chlorophyll maxima (DCM) just above the anoxic layer.

Keywords: physical forcing, small lake, spatiotemporal gradient, cyanobacteria, primary production, metalimnion

3.2 Introduction

Over the past decades, blooms of cyanobacteria have increased in lakes in response to climate change (Wagner and Adrian, 2009; Paerl and Huisman, 2008; Mooij et al., 2007). In fact, cyanobacterial dominance is due to a complex association of several environmental variables rather than a single key factor (Dokulil and Teubner, 2000). Many of those variables are modified by the gain in temperatures produced by global warming (Wagner and Adrian, 2009). On large scales, climate change generates chaotic fluctuations in meteorological conditions (Paul, 2008), and increases the temperature at the Earth's surface (Jacquet et al., 2005; Paul, 2008; Davis et al., 2009) and in the water (Jeppensen et al., 2005; Jacquet et al., 2005). The augmentation is more pronounced in winter and extends the length of the ice-free season (Jacquet et al., 2005; Paul, 2008). The increase of the summer temperature strengthens thermal stratification, which induces anoxia in deep waters and stimulates internal loading of nutrients from the sediments (Wilhelm and Adrian, 2008; Jeppensen et al., 2005). In small and intermediate size lakes, internal seiches deepen the epilimnion into the metalimnion (Soranno et al., 1997; Kamarainen et al., 2009), enrich with nutrients the surface waters and stimulate photosynthesis of phytoplankton (Evans et al., 2008).

Nutrients impact on bloom formation is well-documented in large eutrophic lakes (Stahl-Delbanco et al., 2003) and in polymictic lakes (Taranu et al., 2012). However, little is known about the causes of the expansion of cyanobacteria in small meso-eutrophic stratified lakes. Studies on the importance of physical forcing in continental waters focused on medium-large lakes, although small waterbodies represent almost the half of the worldwide total lake surface area (Pannard et al., 2011). Additionally, most of the studies related to climate change effects on cyanobacteria were done with species that occupy the epilimnetic habitat (Reynolds and Walsby, 1975; Konopka et al., 1989; Jöhnk et al., 2008), but only few evaluated proliferation of metalimnetic cyanobacteria species under warming conditions (Jacquet et al., 2005).

The lentic ecosystem is shaped by the interaction of many factors: physical, chemical and biological. Physical energy implied in water motions originates mainly from wind (Imberger and Parker, 1985; Ostrovsky et al., 1996; Marcé et al., 2007) and thus wind forcing determines the nature of interactions in the lake (Blukacz et al., 2009). Indeed, wind shear and convective cooling (heat loss) result in turbulence, which induces internal and superficial waves and/or currents (Wetzel, 2001; MacIntyre and Jellison, 2001). Therefore, water movement conveys water solutes and particles, such as nutrients and phytoplankton, at small and large scales across the lake (Evans et al., 2008). The differences in phytoplankton spatial patterns that appear in the horizontal plane under wind conditions will be closely related to those that result in the vertical plane when physical forcing is low (Marcé et al., 2007).

In stratified lakes, phytoplankton distribution is also moulded by the opposite gradients between light intensity - higher near to the surface - and nutrients, which are concentrated mainly in the deeper waters and are low at the surface (Klausmeier and Litchman, 2001). On one hand, phytoplankton daily energy production depends on the irradiance and the exposure time to light (Zevenboom et al, 1980; Sherman et al. 1998); on the other hand, cell growth is controlled by nutrients availability (Zevenboom et al, 1980; Falkowski et Raven, 1997). Nevertheless, the capacities to exploit those resources as well as the optimal growth conditions differ between species. Thus, the specific composition of the phytoplankton community influences the primary production (Kaiblinger et al., 2007). Furthermore, the temperature regulates enzymatic activity (Falkowski et Raven, 1997) and might thus affect phytoplankton photosynthesis, growth and distribution.

Finally, the stability of the lake's stratification modifies the nutrients and phytoplankton distribution portrait. Physical forcing may alter the stratification's stability by the processes associated to internal seiches. Evans et al. (2008) summarised the outcome of internal waves and internal seiches in four aspects. First,

when internal waves collapse, they bring water solutes and particles, such as nutrients and organisms, into the euphotic zone (MacIntyre and Jellison, 2001). Second, upwelling carries nutrient loaded deep waters to the surface in shoal zones (Ostrovsky et al. 1996), or through the thermocline (Soranno et al., 1997, MacIntyre and Jellison, 2001). Consequently, nutrients from the hypolimnion become available for phytoplankton in shallow waters. Third, horizontal currents generated by internal waves may cluster phytoplankton above internal wave's depressions and below its peaks (Lennert-Cody and Franks, 2002). Fourth, phytoplankton is transported by internal waves across a vertical light gradient, which affects their light climate (Evans et al., 2008). So, phytoplankton populations are submitted to a multifaceted mobility scheme formed by the combination of the current speed and uprising, sinking or self determined motions (Patterson, 1991). Therefore, the intrinsic ability of phytoplankton to extent suspension in the euphotic zone shapes in part phytoplankton distribution (Marcé et al., 2007). The distribution of negatively buoyant species with high sinking velocities is mixing dependent (Blukacz et al., 2007; Marcé et al., 2007). Motile and neutrally buoyant phytoplankters move through the water column by rotation mechanisms (Reynolds, 2006). Positively buoyant organisms like cyanobacteria show several intracellular adaptations allowing them to lower their overall density and thus be lighter than water. The most efficient floating asset is intracellular gas-filled space (Reynolds, 1972; Visser et al., 1996; Yamamoto, 2009). Thus, cyanobacteria migrate because of their gas vacuoles (active migration) and water turbulence (passive migration).

The aim of this study is to determine the importance of physical - water stability, light, temperature - and chemical - dissolved phosphorus (DP), dissolved nitrogen (DN) and nitrogen oxides (NO_x) - factors influencing phytoplankton distribution and photosynthesis in a small lake with poor DP concentration (<7µg/L) in the epilimnion and nutrient-rich meta-hypolimnion.

3.3 Methods

3.3.1 Study site

Lake Bromont (N 45° 16', W 72° 40') is a stratified mesotrophic lake (total phosphorus 10 - 30 $\mu\text{g/L}$; Wetzel, 2001) located in Eastern Townships region of Quebec (Canada). Its mixing layer is less rich in nutrients (total phosphorus 10 $\mu\text{g/L}$ - 26 $\mu\text{g/L}$; dissolved phosphorus 2 - 10 $\mu\text{g/L}$) than the hypolimnion (mean annual total phosphorus $71 \pm 54 \mu\text{g/L}$; mean annual dissolved phosphorus $12.75 \mu\text{g/L} \pm 10 \mu\text{g/L}$). The lake's surface area is 0.45 km^2 (maximum depth of 7.2 m, mean depth of 4.35m) within a drainage area of 23.47 km^2 . The dominant wind comes from the West and the South because of the watershed's topography (Pannard et al., 2011).

3.3.2 Meteorological data

Data for ice-free season of 2008 as well as for spring and early summer of 2009 were obtained from the closest meteorological weather stations situated in Granby (14 km north of the lake) and in Frelighsburg (30 km southwest of the lake) (Environment Canada). In late summer of 2009 (July 20th to October 19th), a weather station was located in the center of lake Bromont. Data were recorded hourly for solar radiation, wind speed and wind direction; mean precipitations and air temperature were collected daily (table 3.1).

The correspondence of data from Frelighsburg with data from *in situ* meteorological station was validated between late summer of 2009 (July 20th to October 19th) and ice-free season of 2010 (May 3rd to October 12th). Daily average speed of dominant westerly and south winds monitored *in situ* was superior to the one collected from Frelighsburg station ($r = 0.78$, $n = 78$; Appendice A, fig. A.1). According to Pannard et al. (2011), the topographic steering by Mont Brome on the North and East sides of the lake explains this difference. Thus, a correction factor (0.71) was applied to our data for wind velocities recorded at Frelighsburg station.

The correspondence precipitation of data from Granby with data from *in situ* meteorological station was validated between late summer of 2009 (July 20th to October 19th). Rainfall collected *in situ* was inferior to the one collected from Granby station ($r = 0.73$, $n = 16$; Appendice A, fig. A.2). A correction factor was applied for precipitations recorded at Granby station.

Table 3.1 Meteorological parameters and the conditions of their recording

	2008			2009		
	location	period	frequency	location	period	frequency
Light (air)	Frelighsburg	June to October	daily	lake Bromont	July 20 th – Oct. 19 th	hourly
Wind	Frelighsburg	June to October	hourly	Frelighsburg	June to October	hourly
				lake Bromont	July 20 th – Oct. 19 th	each 15 min
Rainfall	Granby	June to October	daily	Granby	June to October	daily
				lake Bromont	July 20 th – Oct. 19 th	weekly

3.3.3 Physical, Biological and Chemical variables sampled

In the ice-free season, thermistor chains (Hobo *water temp pro v2 logger - U22-001* precision $\pm 0.2^\circ\text{C}$; Hobo *pendant logger UA-002-64* precision $\pm 0.54^\circ\text{C}$, Onset Computer Corporation, Bourne, USA) recorded continuously the water temperature in the water column (from June 3rd to October 20th in 2008 and from August 17th to October 19th in 2009, fig. 3.1, table 3.2).

Biological, chemical and some physical variables were sampled weekly during the ice-free season (from June 3rd to October 20th in 2008 and from May 25th to October 19th in 2009, table 3.3). Incident light spectrum on the lake's surface was measured *in situ* in 2010 with a spectroradiometer (HR4000 High resolution spectrophotometer, Ocean Optics Inc., Dunedin, USA). These data from 2010 were extrapolated to obtain light proportion per λ in 2008 and 2009.

Table 3.2 Depth of the loggers on the thermistor chain in the pelagic zone of Lake Bromont

		2008	2009
period		June 3 rd - Oct. 20 th	Aug. 17 th - Oct. 19 th
Thermistor chain (stratification stability)	depth (m)	0.10	
		0.50	
		1.00	
		1.50	1.50
		2.00	
		2.50	2.50
		3.00	
		3.50	3.50
		4.00	4.00
		4.50	4.50
		5.00	5.00
		5.50	5.50
	5.75	6.00	
total	13 sensors	8 sensors	

In the pelagic and littoral sites (fig. 3.1), we quantified each variable at every 0.5m from the surface to the sediments. We measured dissolved oxygen, temperature and pH with YSI 6920 multisonde (YSI *Environmental Company Inc.*, San Diego, CA, USA), meanwhile instantaneous PAR profiles were determined with a quantumeter (LICOR LI-4100, Lincoln, Nebraska, USA) with an air light sensor (2π) LI-190SA and a submersible sensor (4π) LI-193SA (table 3.3).

Phytoplankton distribution in water column was estimated *in situ* with a fluoroprobe (MultiProbe, BBE Moldaenke). The accuracy of cyanobacterial concentration estimated by the fluoroprobe was validated in lake Bromont by Jourdain (2010): cyanobacterial chlorophyll *a* (Chl *a*) fluorescence was highly correlated ($R^2=0.8132$, $n = 58$) with cyanobacteria biomass estimated by microscopy.

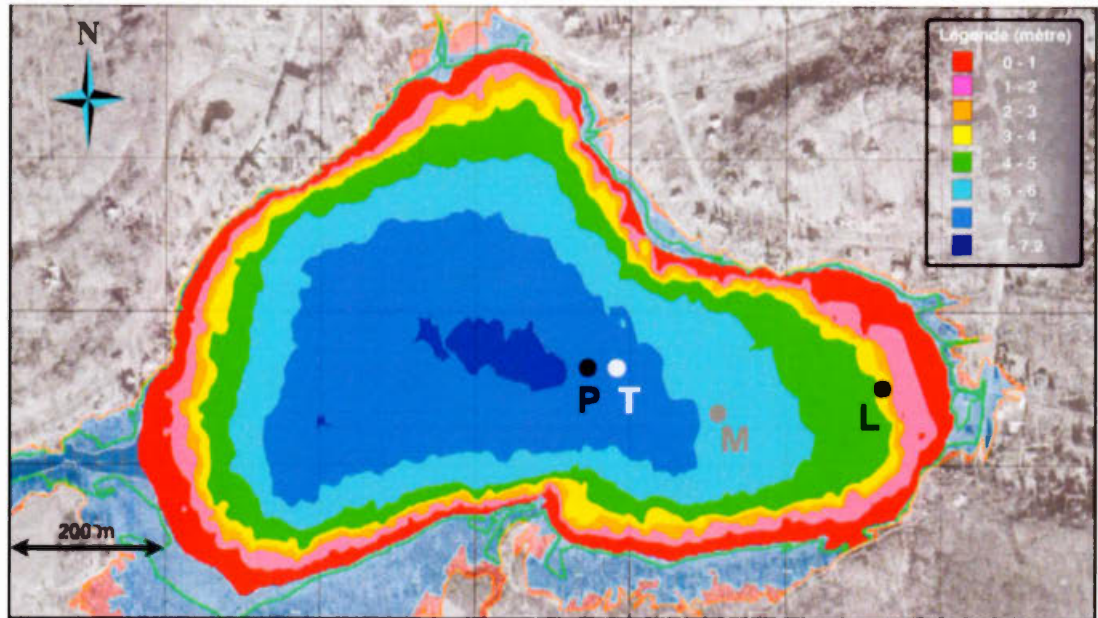


Figure 3.1 Bathymetric map of Lake Bromont

(S.Paquet, communication personnelle, May 2008) The white dot (T) indicates the location of the thermistor chain; the black dots the pelagic (P) and littoral (L) sampling stations, the grey dot the location of the meteorological station (M).

Discrete water samples were collected in the middle of each layer (Epi-, Meta-, Hypolimnion) and at 1.5 m in the littoral with a 2L (length 37cm) van Dorn bottle (table 3.3). If the deep chlorophyll maxima (DCM) was not located in the middle of a layer, we added a sample called Chl *a* Peak. Subsamples for chemical analysis were kept cool in clear acid washed bottles; subsamples for biological analysis were kept cool in dark detergent washed bottles; subsamples for photosynthetic analysis were maintained in semi-transparent detergent washed bottles imitating in situ conditions (light availability and temperature).

Table 3.3 Physical, chemical and biological parameters and the conditions of their sampling

	2008		2009	
	period	frequency	period	frequency
discrete sampling				
N, P, Chl <i>a</i> , phytoplankton sps	05/20 – 10/06	weekly	05/19 – 10/05	weekly
temperature (thermistors)	05/06 – 10/20	hourly	08/17 – 10/19	hourly
temperature (YSI)	05/20 – 10/06	weekly	05/19 – 10/05	weekly
oxygen (YSI)				
light (LICOR)				
Phytoplankton biomass (fluoroprobe)	05/20 – 10/06	weekly	06/01 – 07/13	every 2nd week
			07/13 – 08/03	weekly
			08/31 – 10/05	
Photosynthetic activity	06/01 – 08/12	weekly	05/25 – 06/01	weekly
	09/02 – 10/06		06/15 – 08/10	
		08/24 – 09/15		
		09/28 – 10/05		

3.3.4 Physical data analysis

Stratification stability in water column was evaluated by means of the buoyancy frequency (N^2) at specific depths (z). Time series of N^2 were calculated according to the method of Thorpe and Jiang (1998) using temperature hourly means (formula 3.1):

$$N^2 = -(\rho/dz)(g/\rho)$$

where ρ is water density computed from the *in situ* thermistor chain data, z is the depth and g the gravitational acceleration. High N^2 corresponds to stratification

stability in the waterbody, meanwhile a value of N^2 close to zero is an evidence of turbulence. Therefore, we obtained continuous hourly estimates of turbulence through depths.

Occurrences of internal waves were estimated by the lake number (L_N) which takes into account the thermal stratification and wind forcing. Spatio-temporal series of L_N were calculated according to the formula of Imberger and Patterson (1989) (formula 3.2):

$$L_N = \frac{S_t (H - h_t)}{u_*^2 A_S^{3/2} (H - h_v)}$$

where S_t is the lake stability, H is the total depth, h_t is the height from the lake's sediments to the thermocline, u_* is the water shear velocity due to winds, A_S is the lake's surface area and h_v is the height corresponding to the center of the water volume.

Values of L_N between 1 and 12 point out internal waves, values below 1 indicate a mixing in the water column, values above 12 designate stable stratified conditions.

3.3.5 Chemical data analysis

To quantify dissolved nutrients, the water was filtered onto acid washed polycarbonate nucleopore filters (0.45 μm). Total DN and DP samples were processed in an autoclave at 150 atm with persulfate solution. DP concentrations were measured by Murphy and Riley (1962) colorimetric method. NO_x and DN concentrations were obtained by colorimetric methods developed by Morris and Riley (1963) and modified by Stainton, Capel and Armstrong (1974).

3.3.6 Biological data analysis

Phytoplankton samples from the pelagic and littoral stations were conserved with Lugol's solution (Steedman, 1976) for microscopy analysis. According to the

Utermöhl method (Lund et al., 1958), we identified and enumerated phytoplankton species using an inverted microscope (Leica DMIRB). Water samples from each layer were kept in cooled dark bottles before their filtration on Whatman GF/C filters that were frozen at -80°C until analysis. Furthermore, Chl *a* was extracted with boiling ethanol (Nusch, 1980) and pheopigments correction was applied (Sartory et Grobelaar, 1984).

3.3.7 Photosynthetic activity

Primary production was estimated by fluorescence method according to Gilbert et al. (2000) and modified by Jakob et al. (2005) for field records in streams, which we adapted to our lake study.

We monitored a light curve (emission wavelengths peaking at 665nm) for each water sample (Litoral; Epi-, Meta-, Hypolimnion; Phytoplankton Peak) with a Water-PAM (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany) in 2008 (between July 1st to October 6th) and 2009 (between May 25th to October 5th). The operational PSII quantum yield for various light intensities (Consalvey et al., 2005; Ritchie, 2008) was evaluated with the formula 3.3:

$$\Phi_{PSII} = \Delta F / F'_m = (F'_m - F) / F'_m$$

where Φ_{PSII} is the operational PSII quantum yield, F is the fluorescence emitted under a given light intensity, F'_m is the maximum fluorescence emitted under a given light intensity.

Each sample was concentrated onto polycarbonate filter (0.4 μm) and resuspended with the remaining filtered water to be analyzed by a spectrophotometer in the visible light range (400nm - 700nm). Chl *a in vivo* absorption coefficient (a^*) was calculated using the formula 3.4 (Jakob et al., 2005) :

$$a^*(\lambda) = \frac{2.3 \cdot A(\lambda)}{d \cdot \text{Chl } a}$$

where 2.3 is the conversion factor from \log_{10} to \ln , A is the sample's absorption corrected by the absorption of filtered water, d is the length of the cuvette (m), $\text{Chl } a$ is the average concentration of sample's chlorophyll a in the cuvette (mg/m^3).

To determine the part of absorbance in water column due to other particles than phytoplankton, we measured background attenuation $k(\lambda)$ (Jakob et al., 2005) (formula 3.5) :

$$k(\lambda) = \frac{(\ln T_0 - \ln T(\lambda))}{d}$$

where T_0 is the transmission without attenuation, T corresponds to sample's transmission [%], d is the length of the cuvette (m). We used an empty cuvette as a blank.

The underwater radiation field (Q_{par}) was estimated according to Gilbert et al. (2000) and Jakob et al. (2005) (formula 3.6) :

$$Q_{\text{par}}(z) = \int_{400\text{nm}}^{700\text{nm}} Q(\lambda, z) \cdot e^{(-a^*(\lambda)[\text{Chl } a] + k(\lambda))\Delta z} d\lambda$$

where Q is the integrated *in situ* underwater light intensity multiplied by the ratio of solar irradiance per wave length (λ), a^* is the chl a *in vivo* absorption coefficient, $k(\lambda)$ is the background attenuation, Δz is the thickness of the layer. For each water layer, we used PAR proportion per λ to evaluate Q .

The photosynthetic absorbed radiation (Q_{phar}) was calculated for each depth (z) with Gilbert et al. (2000) and Jakob et al. (2005) formula (3.7) :

$$Q_{\text{phar}}(z) = \int_{400\text{nm}}^{700\text{nm}} Q_{\text{par}}(\lambda, z) - Q_{\text{par}}(\lambda, z) \cdot e^{-a^*(\lambda)[Chla]\Delta z} d\lambda$$

The primary production (oxygen production) was modeled by formula 3.8 (Gilbert et al., 2000) :

$$P = Q_{\text{phar}} \times \phi_{\text{PSII}} \times 0.125$$

where Q_{phar} is the photosynthetic absorbed radiation, ϕ_{PSII} is the operational PSII quantum yield, 0.125 is the photon coefficient to form a molecule of oxygen as each photosystem (PSI and PSII) requires four photons.

ACP statistical analyses were performed on spatio-temporal variations of physical and chemical variables. Differences in availability of nutrients and a^* measures between the sites and the years were analysed by paired t test. Primary productivity spatiotemporal series were analysed by MANOVA, ANOVA (JMP, SAS) and RDA (R).

3.4 Results

3.4.1 Physical variables

In late spring (June), total precipitation, as well as mean diel rainfall, was almost twice as high in 2009 (fig 3.3a) than in 2008 (fig 3.2a). Both years of study showed two times superior precipitations in the two first parts of the season (late spring and early summer: June to mid-August) than during the third part (late summer – early fall: mid-August to mid-October) (fig 3.2a and 3.3a). Wind events superior to the wind speed threshold of 2 m/s generating internal waves in lake Bromont (Pannard et al., 2011) were twice as much more frequent in early summer (June) of 2008 (11 events, fig 3.2b) than 2009 (4 events, fig 3.3b). In late summer and early fall of 2009 (season's second part: mid-August to mid-October), there was at least 30% more wind events superior to the wind speed threshold (3m/s) than in the same period in 2008 (fig 3.2b and 3.3b). Daily means of solar radiations were usually higher in 2008 than 2009 in the second part of the summer and early fall (mid-August to mid-October) (fig 3.2c and 3.3c).

Photosynthetic active radiation (PAR) transmission in the water column declined with depth during the summer (figs 3.4c and 3.5c). A light intensity $<25 \mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ reaches the deep metalimnion and hypolimnion (4.5m–6m) in 2008; the metalimnion and hypolimnion (3.5–7m) in 2009. Through the summer, light penetration diminished faster in 2009 than in 2008. Both years, PAR showed the highest penetration in the water column from June to mid-July (figs 3.4c and 3.5c).

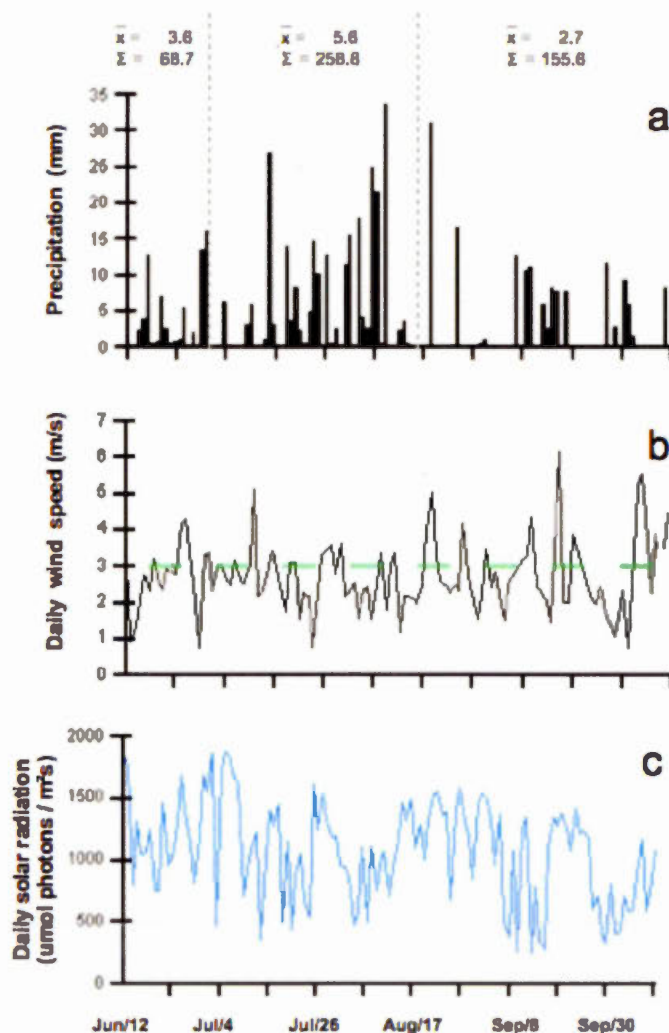


Figure 3.2 Meteorological diel variations at Lake Bromont from late spring to early fall of 2008

a) total diel precipitations registered in the Granby weather station; grey dotted line: seasonal division in late spring, early summer, late summer – early fall ; \bar{x} = daily average rainfall during the seasonal period; Σ = total rainfall during the seasonal period; b) black line: mean diel westerly wind speed extrapolated from Frelighsburg weather station; green dotted line: threshold value (3m/s), when it's persistent, it may be used as a reference for internal waves formation. Pannard et al. (2011) showed in Lake Bromont in 2007 that westerly winds being constant above this threshold for few hours generated eastward surface current strong enough to cause vertical internal modes, mainly V1H1 mode; c) mean diel incident irradiance at Frelighsburg weather station.

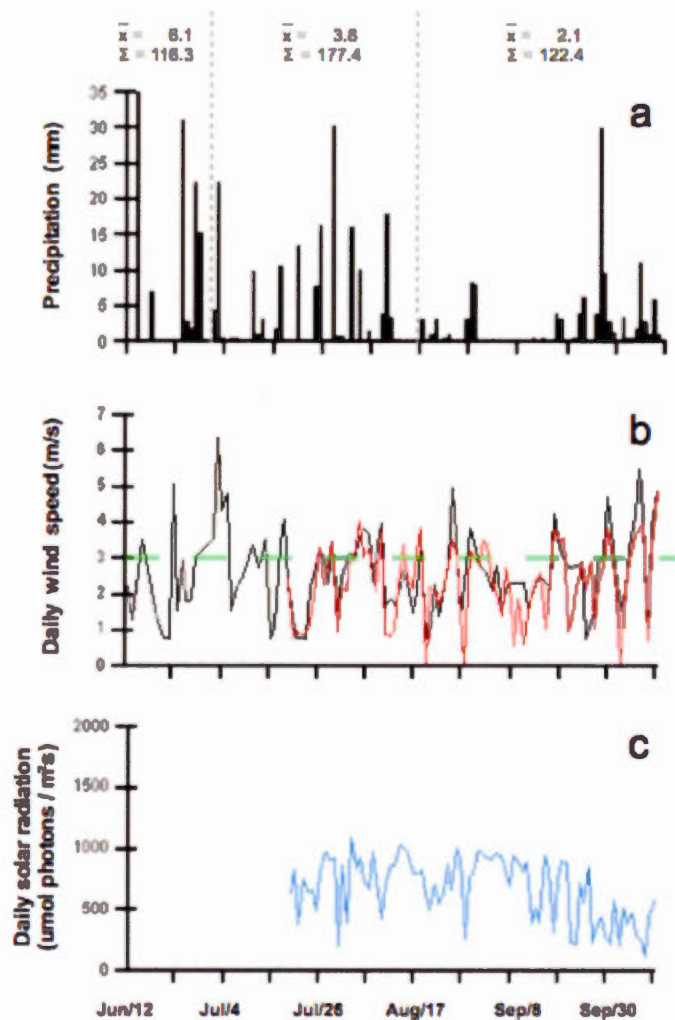


Figure 3.3 Meteorological diel variations at Lake Bromont from late spring to early fall of 2009

a) total diel precipitations registered from Granby weather station; grey dotted line: seasonal division in late spring, early summer, late summer – early fall; \bar{x} = daily average rainfall during the seasonal period; Σ = total rainfall during the seasonal period; b) black line: mean diel westerly wind speed extrapolated from Frelighsburg weather station; red line: mean diel westerly wind speed recorded by Lake Bromont's weather station; green dotted line: threshold value (3m/s), when it's persistent, it may be used as a reference for internal waves formation. Pannard et al. (2011) showed in Lake Bromont in 2007 that westerly winds being constant above this threshold for few hours generated eastward surface current strong enough to cause vertical internal modes, mainly V1H1 mode; c) mean diel incident irradiance in 2009 recorded by Lake Bromont's weather station.

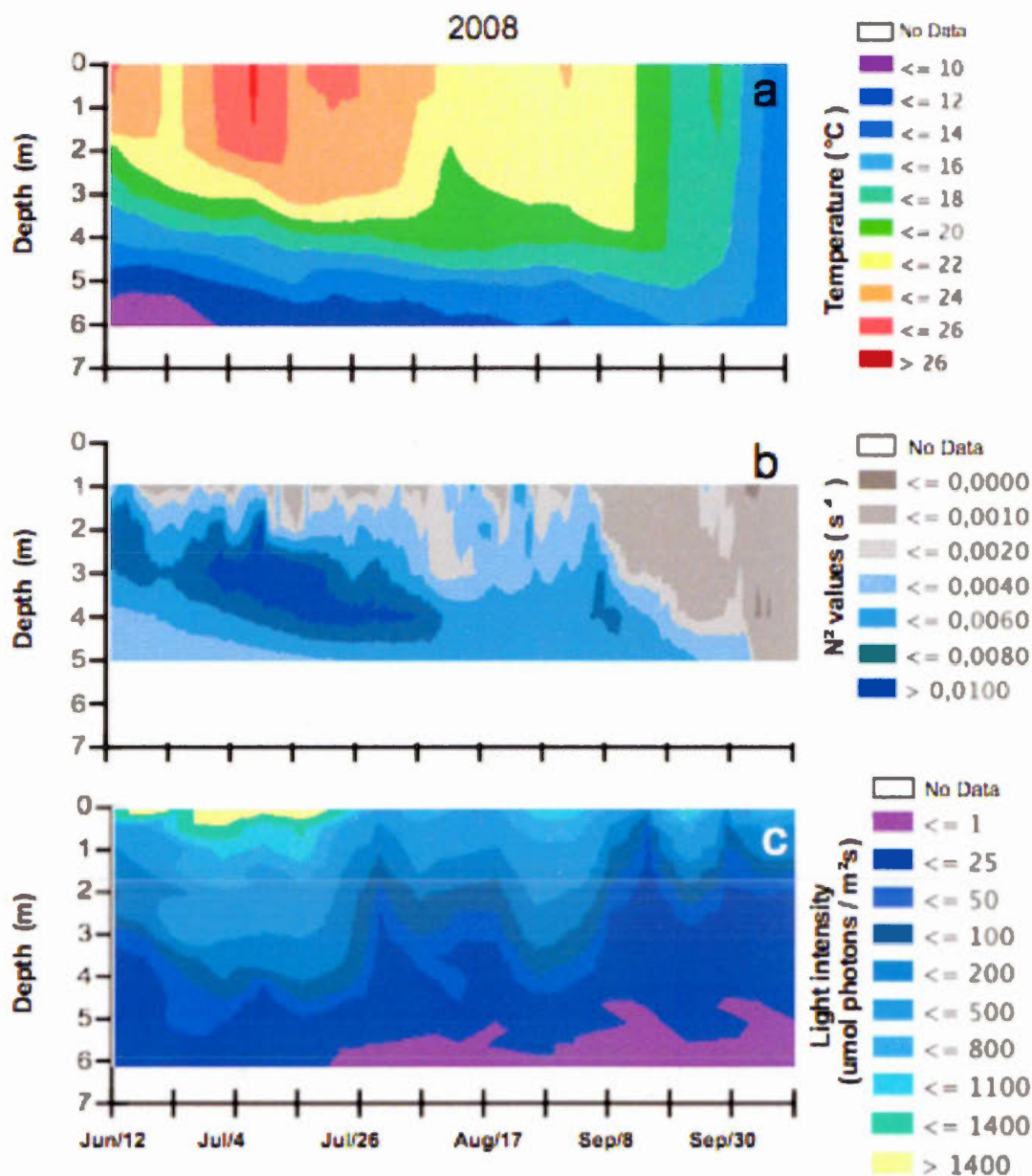


Figure 3.4 Spatiotemporal variation of lake physical variables in Lake Bromont from late spring to early fall of 2008

a) Stratification of the water column in the pelagic zone based on weekly measures; b) Buoyancy frequency index (N^2) in water column of the pelagic zone based on hourly measures, values close to 0 indicate turbulence and high N^2 stratification stability; c) light transmission in water column of the pelagic zone based on weekly measures.

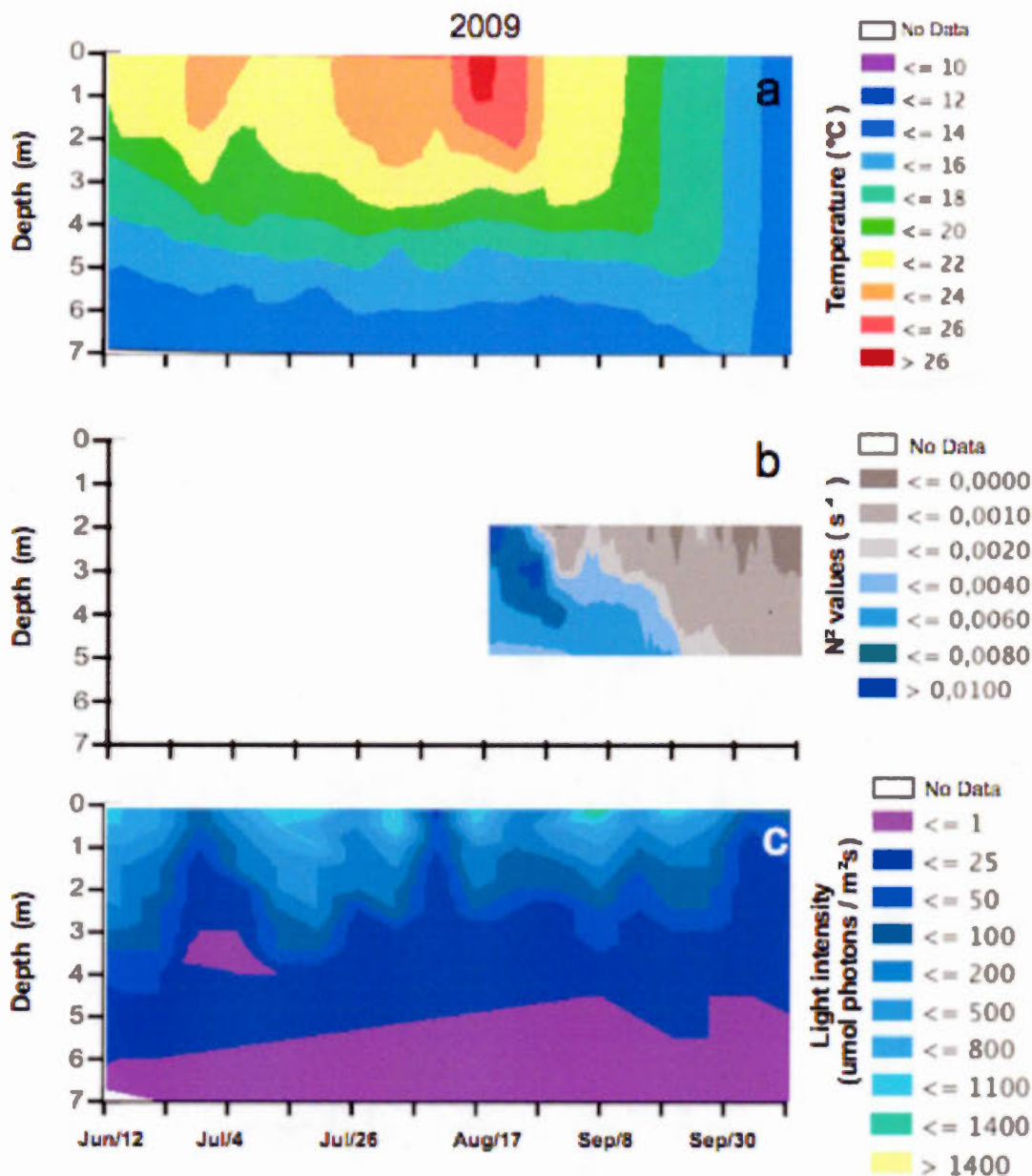


Figure 3.5 Spatiotemporal variation of lake physical variables in Lake Bromont from late spring to early fall of 2009

a) Stratification of the water column in the pelagic zone based on weekly measures; b) Buoyancy frequency index (N^2) in water column of the pelagic zone based on hourly measures, data is available only from mid-summer to early fall between depths of 2m and 5m, values close to 0 indicate turbulence and high N^2 stratification stability; c) light transmission in the water column of the pelagic zone based on weekly measures.

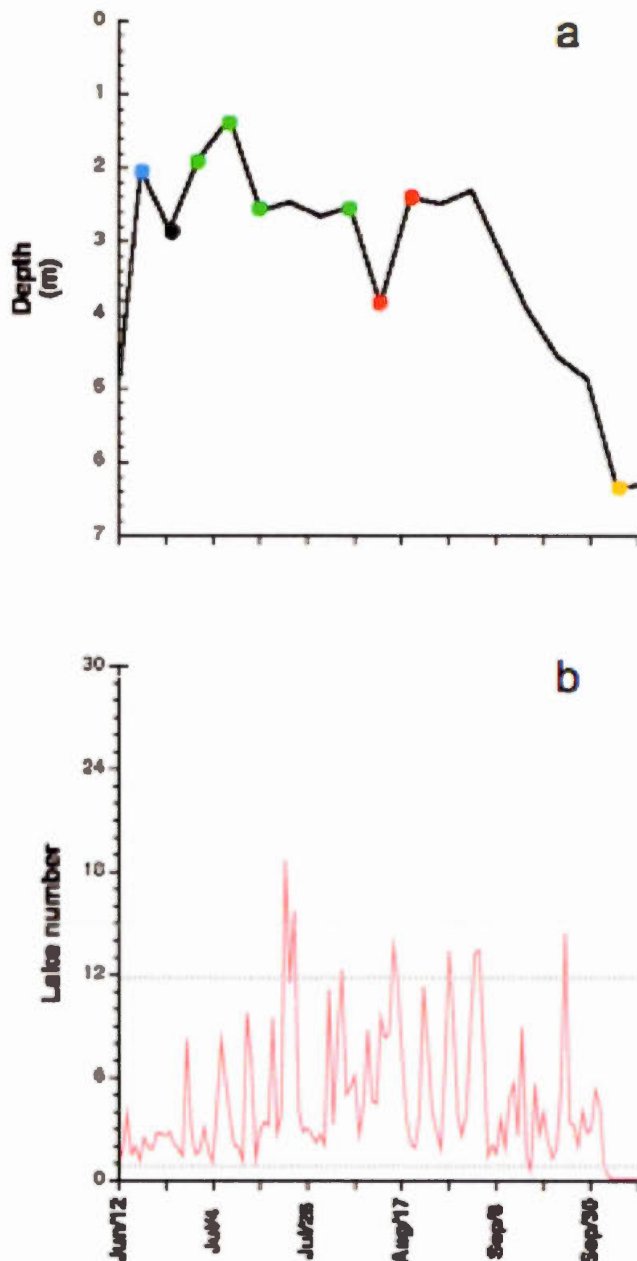


Figure 3.6 Temporal variation of the stratification stability in Lake Bromont from late spring to early fall of 2008

a) Daily thermocline depth (solid line) and thermocline migrations ≥ 1 m/day on sampling days (all circles) during stable stratification (blue circle), instable stratification (red circle), bloom events (green circle), autumn overturn (yellow circle); b) Lake number, horizontal grey dotted lines represent the threshold values of 1 and 12, between which internal waves may be detected.

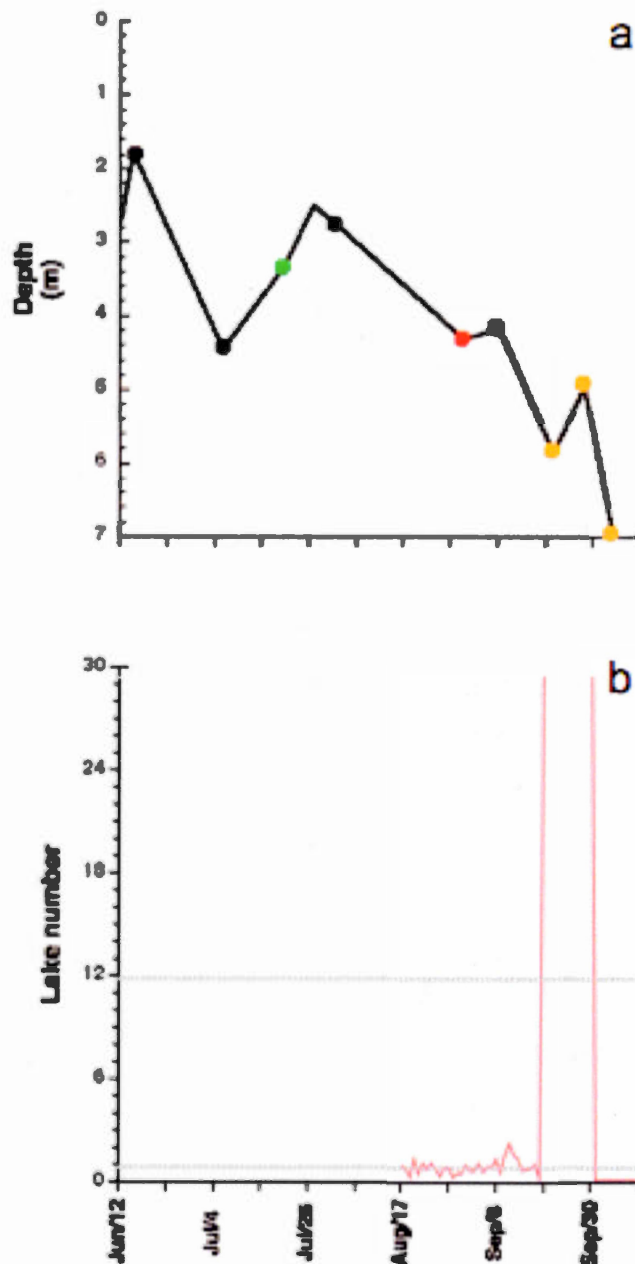


Figure 3.7 Temporal variation of the stratification stability in Lake Bromont from late spring to early fall of 2009

a) Daily thermocline depth (solid line) and thermocline migrations ≥ 1 m/day on sampling days (all circles) during stable stratification (blue circle), unstable stratification (red circle), bloom events (green circle), autumn overturn (yellow circle); b) Lake number, horizontal grey dotted lines represent the threshold values of 1 and 12, between which internal waves may be detected.

The lake was stratified through the summer both years, but the maximal epilimnetic temperatures were recorded in 2008 on July 8th (27.2°C) and in 2009 on August 17th (27.8°C) (figs 3.4a and 3.5a). The instabilities of the thermocline were occasionally opposite in the two years of study: in 2008, they occurred in late-June and August whereas in 2009, in early-July (figs 3.4a, 3.6a and 3.5a, 3.7a). Buoyancy frequency was the highest in the epilimnion (values close to zero, figs 3.4b and 3.5b) due to daily wind stress (figs 3.2b and 3.3b). Late June showed frequent turbulences in the entire water column except for a thin layer of higher stability limited to the 3m depth (fig.3.4b) in the thermocline (fig.3.4a). Both years, lake number (L_N) revealed frequent periods of possible internal waves ($1 < L_N \text{ value} < 12$) and intermittent water column stability events ($L_N \text{ value} > 12$; figs 3.6b and 3.7b). The stability of metalimnion was the highest in late-August in 2009 while in July in 2008 (figs 3.7a, 3.7b, 3.5b and 3.6a, 3.6b, 3.4b). Even if this stability occurred at different periods of the two years, those periods seemed to show a similar pattern in meteorological conditions: only few rainy days (figs 3.3a and 3.2a) and scarce wind events surpassing the threshold value (figs 3.3b and 3.2b). Therefore, this pattern probably allowed the highest seasonal temperatures of the surface waters (figs 3.5a and 3.4a). As those events occurred irregularly and appeared to limit the thermocline migration (figs 3.6a early July and 3.7a late-August), they are not due to temporal factors, but to in lake vertical changes. Autumn overturn of Lake Bromont took place both years during the last week of September (figs 3.4a and 3.5a).

3.4.2 Chemical variables

Significant differences in availability of nitrogen (N) and phosphorus (P) in the water column were obtained between years. Those higher nutrients concentrations in 2009 are mainly due to their increase in the hypolimnion. But, both years phosphorus seemed to be the limiting nutrient for phytoplankton growth (Tables 3.4 and 3.5).

Table 3.4 Annual phosphorus average concentrations in the water column of the pelagic area of Lake Bromont in 2008 and 2009

	TP* (µg/L)		DP* (µg/L)	
	2008	2009	2008	2009
Epilimnion	19 ± 4	21* ± 5	7 ± 3	7 ± 2
Metalimnion	28 ± 11	41° ± 18	7 ± 3	7 ± 4
Hypolimnion	60 ± 26	91 ± 82	8 ± 5	26* ± 30

A mean value of phosphorus concentration and its standard deviation were calculated from the values of discrete samples collected weekly. TP= Total phosphorus; DP = dissolved phosphorus. Paired t-test statistic analyses using matched pairs were performed on nutrient data series for the entire water column and for each layer. Significant differences are °(p value <0.1), *(p value <0.05).

Table 3.5 Annual nitrogen average concentrations in the in the water column of the pelagic area of Lake Bromont in 2008 and 2009

	TN*** (µg/L)		DN*** (µg/L)	
	2008	2009	2008	2009
Epilimnion	373 ± 69	405° ± 68	262 ± 68	267 ± 50
Metalimnion	422 ± 93	729** ± 500	268 ± 64	500° ± 520
Hypolimnion	686 ± 148	1327*** ± 809	342 ± 164	1132*** ± 766

A mean value of nitrogen concentration and its standard deviation were calculated from the values of discrete samples collected weekly. TN= Total nitrogen; DN = dissolved nitrogen. Paired t-test statistic analyses using matched pairs were performed on nutrient data series for the entire water column and for each layer. Significant differences are °(p value <0.1), **(p value <0.01), ***(p value <0.001).

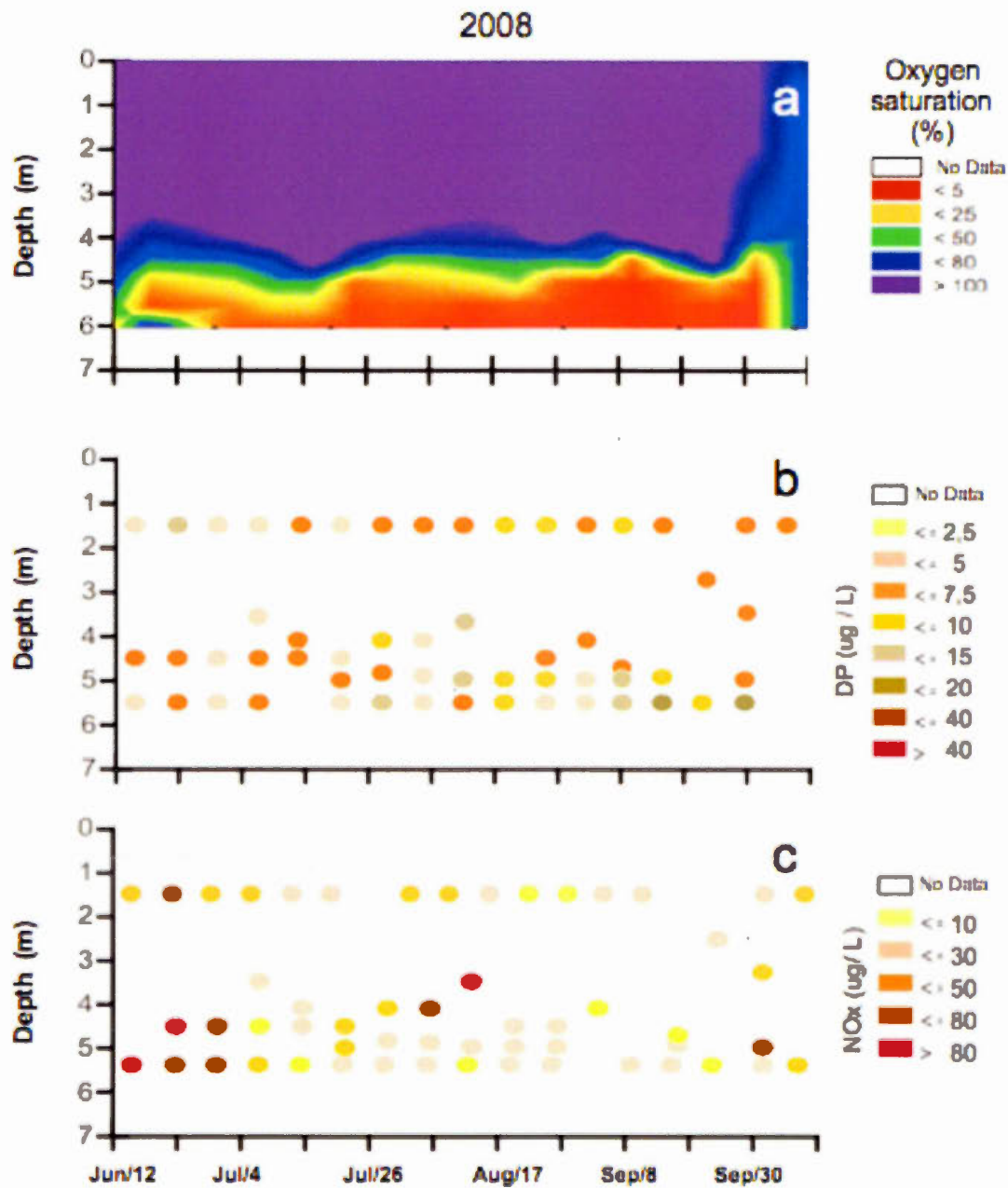


Figure 3.8 3.8 Spatiotemporal variations of chemical parameters in Lake Bromont from late spring to early fall of 2008

a) Dissolved oxygen in the water column; b) Dissolved phosphorus (DP) in each layer according to weekly discrete sampling c) Nitrates and nitrites (NOx) in each layer according to weekly discrete sampling.

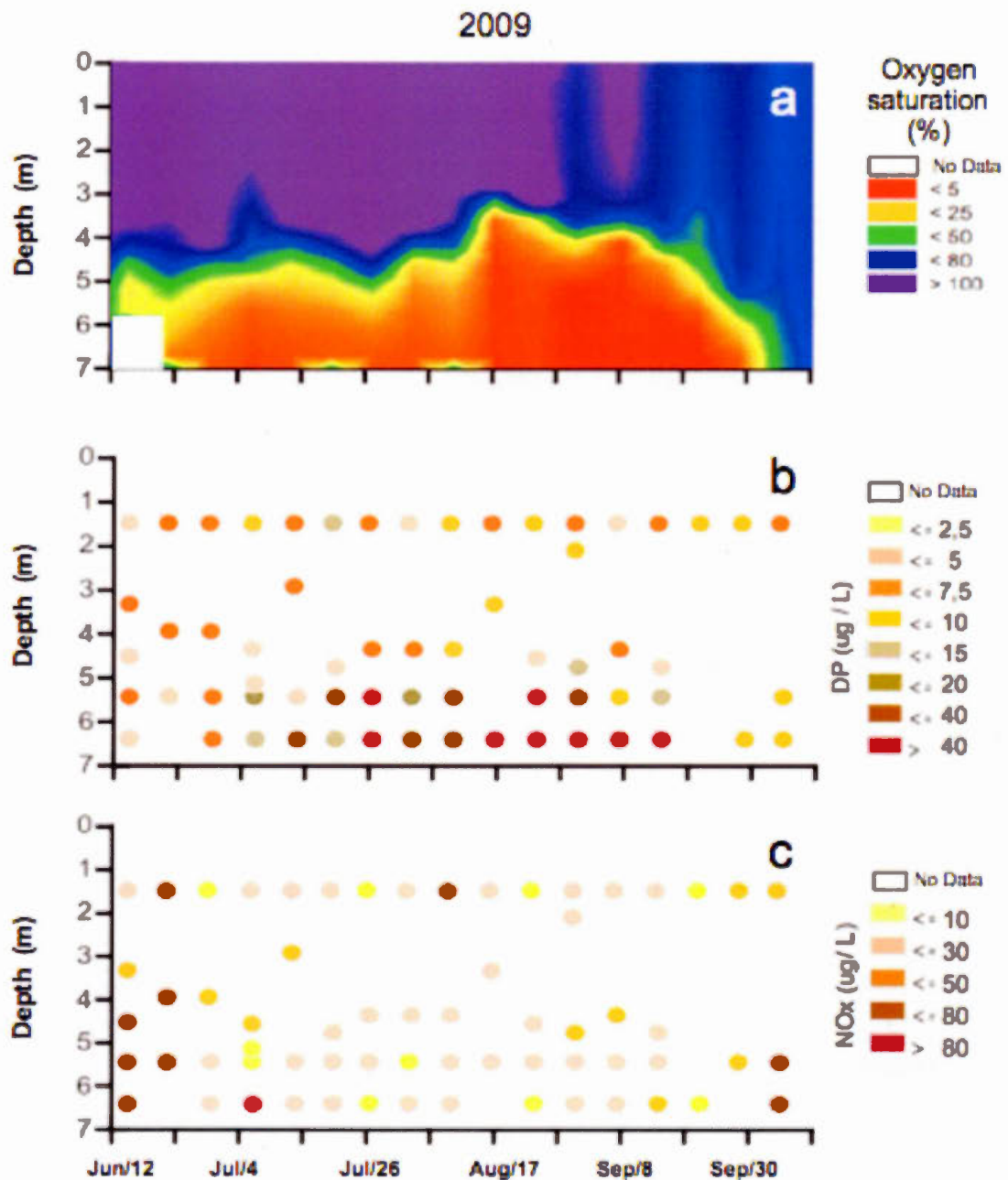


Figure 3.9 Spatiotemporal variations of chemical parameters in Lake Bromont from late spring to early fall of 2009

a) Dissolved oxygen in the water column; b) Dissolved phosphorus (DP) in each layer according to weekly discrete sampling c) Nitrates and nitrites (NO_x) in each layer according to weekly discrete sampling.

During the stratified period, clear vertical gradients of DP occur in the pelagic zone (fig 3.8b and 3.9b). In 2009, as a thick bottom anoxic layer (Dissolved Oxygen (DO) < 5% of saturation) was set in mid-summer (late-July) in the metalimnion (5 to 7 m, fig. 3.9a), DP in hypolimnion attained values exceeding 40 $\mu\text{g/L}$, reaching a maxima of 104.27 $\mu\text{g/L}$ on September 15th in the deep hypolimnion (6.5m; fig. 3.9b). In metalimnion, DP concentrations were comparable though the season, fluctuating from 5 to 10 $\mu\text{g/L}$ (fig. 3.9b). In 2008, the anoxic surface was lower, internal loading was less intense and occurred later in the season (early September) at minor concentrations (10-20 $\mu\text{g/L}$; fig. 3.8b). Total phosphorus (TP) concentrations exceeded 100 $\mu\text{g/L}$ from late-July to mid-September in 2009, but in 2008 those levels were recorded only in September (data not shown). Both years showed the highest concentrations of dissolved nitrites and nitrates (NO_x) in late spring (June) and early fall (late-September to mid-October; figs 3.8c and 3.9c).

Each stratified layer (Figure 3.10a) was characterised by different environmental variables (fig. 3.10). Epilimnion (yellow ellipse) showed high relationship with light and temperature, fig. 3.10) in opposition to the hypolimnion (red ellipse) which was related to nutrients (fig. 3.10). As soon as the lake became stratified, metalimnion showed the best nutrient - light ratio (fig 3.10, green ellipse). Even when light penetration decreased, this ratio was superior in the metalimnetic layer (fig 3.10, black dots in the region of crossing axes (0,0)) than in the epilimnion and hypolimnion. NO_x, the assimilable form of N that is characteristic of the oxycline, was most concentrated in the metalimnion at the time of early stratification (green ellipse).

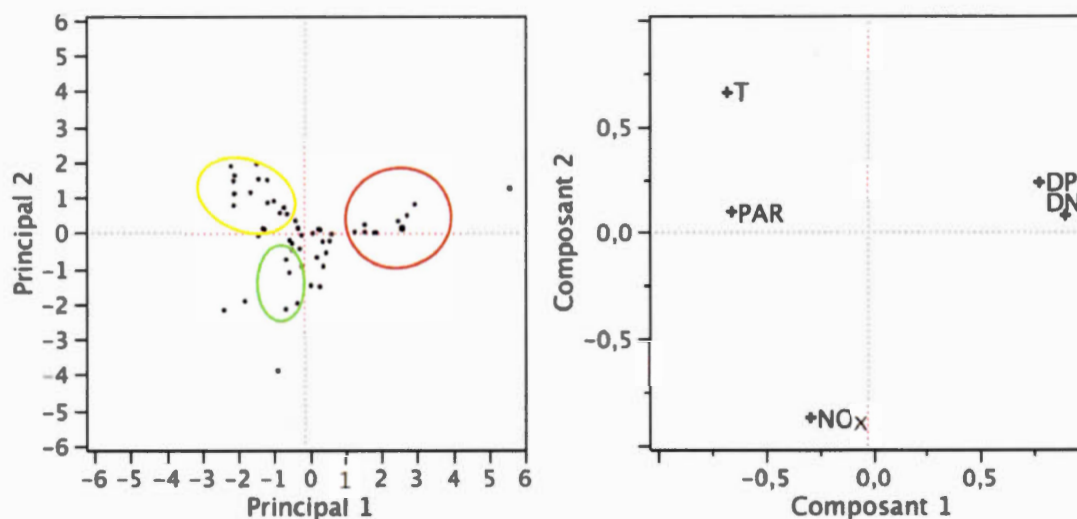


Figure 3.10 ACP biplot of environmental variables in Lake Bromont from late spring to early fall of 2008 and 2009

Principal Component 1 (axe 1, 47.4%) is presenting the opposition between nutrients (DP and DN) and physical variables (L and T) and Principal Component 2 (axe 2, 25.2%) is the second component presenting NO_x concentration in the water column: a) seasonal variations clustering of the environmental variables in each strata are marked by ellipses of different colours: the epilimnion (yellow), hypolimnion during anoxia (red), metalimnion in early summer (green) b) Distribution of environmental variables: dissolved nitrogen including NO_x values (DN), dissolved phosphorus (DP), nitrogen oxides (NO_x), temperature (T), photosynthetic available radiation (PAR).

3.4.3 Phytoplankton

Both years, phytoplankton biomass was the highest in the deep metalimnion (4m to 5.5m) throughout the stratified period of the water column (figs 3.11 and 3.12). Phytoplankton community was dominated by cyanobacteria since the middle of June in 2008 and during the whole ice-free season in 2009 (figs 3.11a, 3.11b and 3.12a, 3.12b). The dominant cyanobacteria species (relative biomass > 15% of total phytoplankton biomass for one sampling day at least) were: *Dolichospermum flosaquae* (ex *Anabaena flosaquae*) (G.S. WEST), *Aphanizomenon gracile* (LEMMERM.), *Aphanizomenon flexuosum* (KOMAREK and KOVACIK), and *Aphanizomenon flosaquae* (RALFS ex BORN. and FLAH.) *Planktothrix agardhii* (GOMONT, Anagnostidis and Komarek) (figs 3.11c and 3.12c).

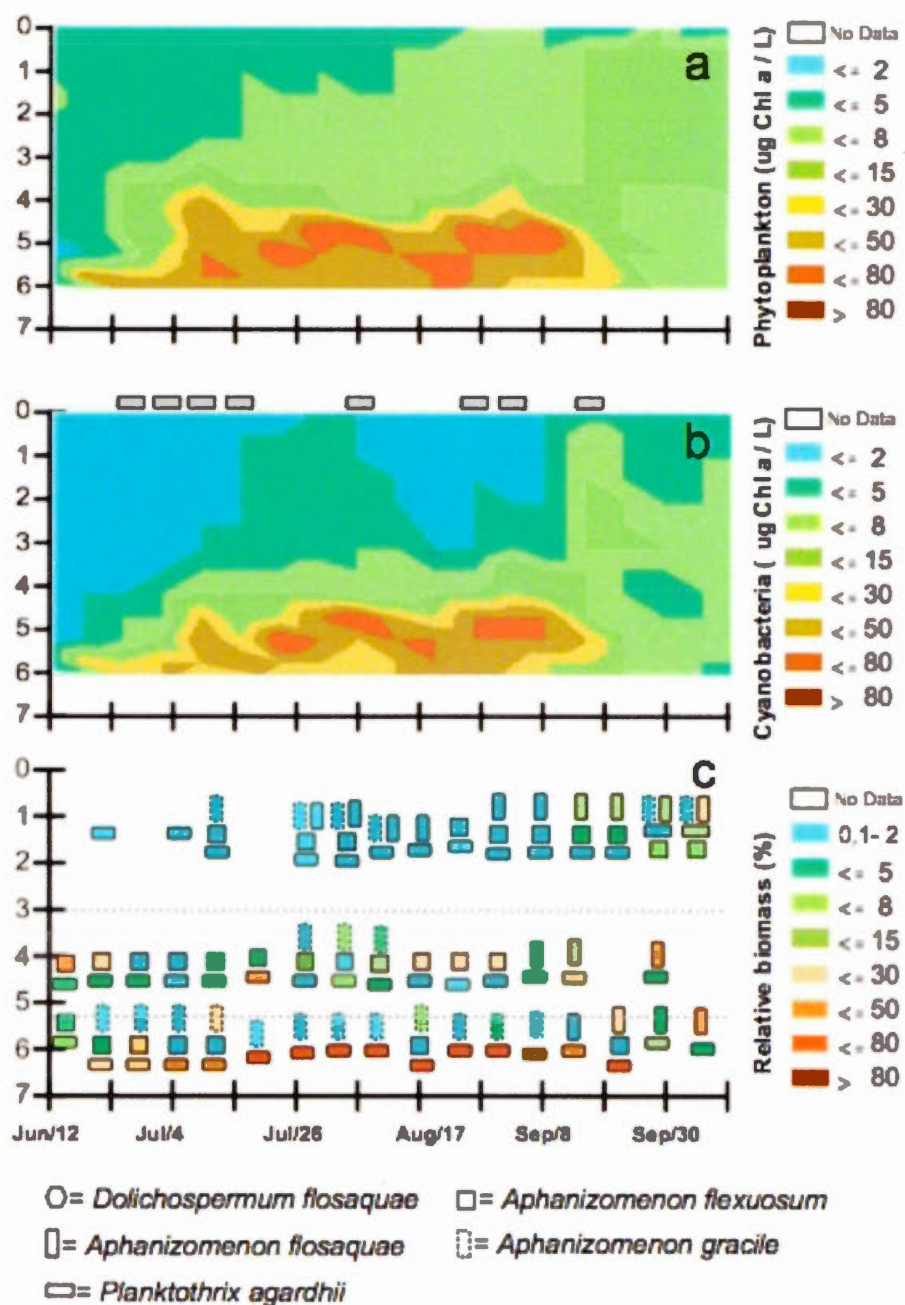


Figure 3.11 Spatiotemporal distribution of phytoplankton biomass in Lake Bromont from late spring to early fall of 2008

a) Phytoplankton community distribution ($\mu\text{g Chl } a / \text{L}$) in the water column; b) Cyanobacteria distribution ($\mu\text{g Chl } a / \text{L}$) in the water column, grey symbols point out the observed surface blooms events c) Distribution of dominant (specie relative biomass > 15% of total phytoplankton biomass) in each layer according to weekly discrete sampling.

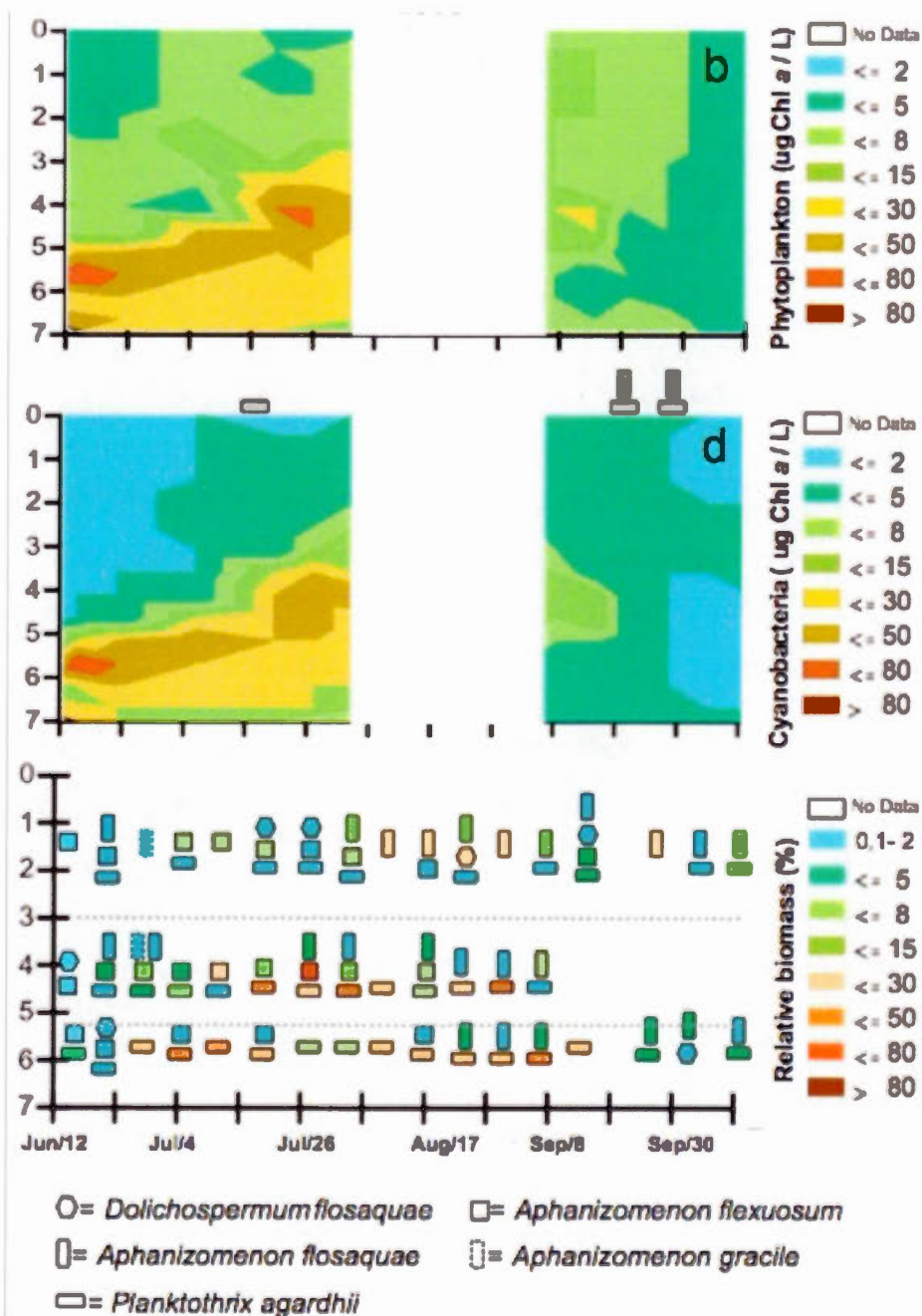


Figure 3.12 Spatiotemporal distribution of phytoplankton biomass in Lake Bromont from late spring to early fall of 2009

a) Phytoplankton community distribution ($\mu\text{g Chl } a / \text{L}$) in the water column; b) Cyanobacteria distribution ($\mu\text{g Chl } a / \text{L}$) in the water column, grey symbols point out the observed surface blooms events c) Distribution of dominant (species relative biomass $> 15\%$ of total phytoplankton biomass) in each layer according to weekly discrete sampling.

Through the summer, cyanobacterial biomass peaks (DCM) remained mainly in deep waters: metalimnion and hypolimnion (figs 3.11b and 3.12b) close to the anoxic layer where the flux of DP is higher (figs 3.8a and 3.9a). The spatiotemporal distribution of cyanobacterial species was similar from one year to the other.

Filaments of *Planktothrix agarhii* emerged from sediments of the pelagic zone in late spring (data not shown) and reached Chl *a* concentration up to 80 µg/L in hypolimnion in early June of 2009 and early July of 2008. Among the dominant species in the water column, *P. agarhii* was the only one to persist until late-summer (late-August; figs 3.11c and 3.12c). In early summer of 2009, even if *P. agarhii* was at least twice as much abundant (50 - 80 µg/L in 2009) then in 2008 (15-30 µg/l) in the hypolimnion (5.5m and deeper), its dominance in the deep metalimnion (4.5-5.5m) occurred both years from early July (fig 3.12b and 3.11b).

In early summer of 2009, an epilimnetic community counting for 9 to 15% of total phytoplanktonic biomass in the water column (data not shown) was formed mainly of *Stephanodiscus hantzschii*, *Cryptomonas erosa*, *Cryptomonas ovate*, *Ceratium hirundinella*, *Aulocoseira granulata*, *Asterionnella formosa* and *Aphanizomenon gracile*. For the rest of the summer, *Aphanizomenon* *sps.* dominated the mixed layer (Appendice B, table B.1).

Throughout the summer, *A. flexuosum* was abundant mainly in the metalimnion in greater concentrations than *A. gracile*. *A. flosaquae* became the most dominant species in the water column only in late September (figs 3.11c and 3.12c) as the stability of the stratification decreased (figs 3.4a, 3.5a, 3.4b and 3.5b).

In 2009, surface blooms in pelagic area occurred only twice during the summer and once in early fall, while they were frequent in late summer of 2008. Summer blooms were constituted of jelly-like blue-green masses of *P. agarhii* tangled filaments (fig. 3.13). On June 24th 2008 and July 20th 2009, blooms were associated with DP

upsurge in the epilimnion (D. Planas, personal communication, April 2017) to levels fluctuating from 10 to 15 $\mu\text{g/l}$ (figs 3.8b and 3.9b).

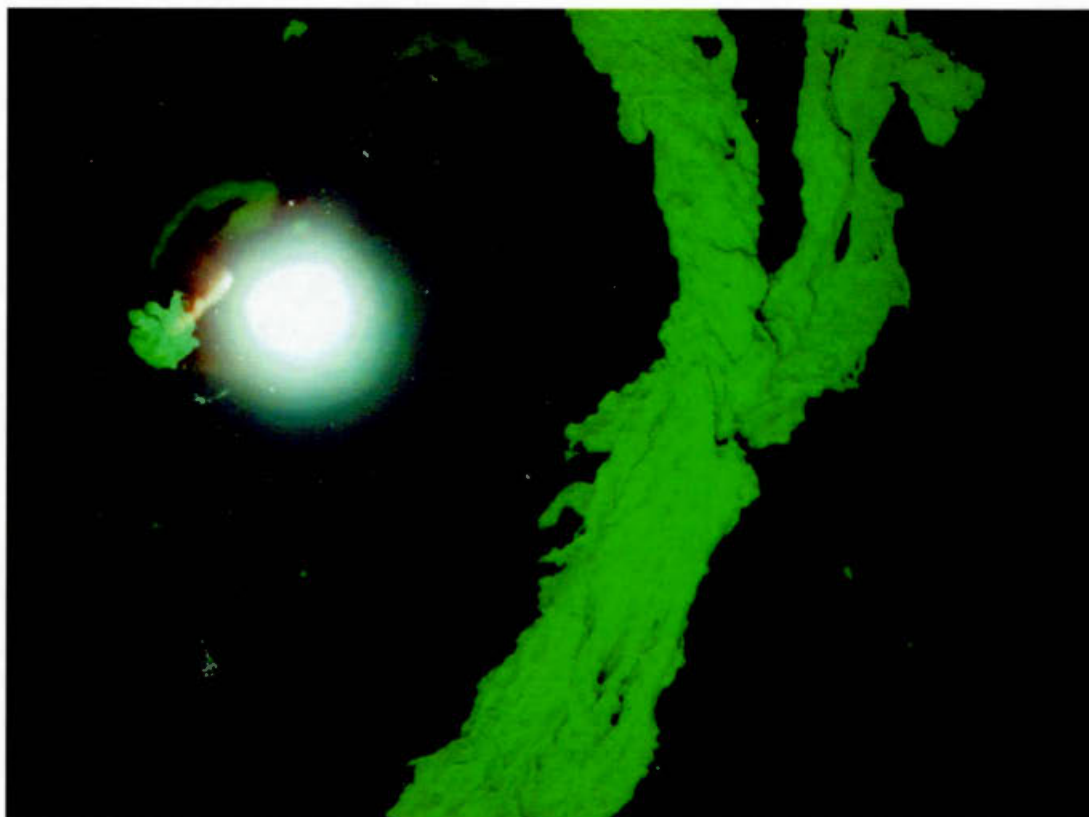


Figure 3.13 Summer blooms of *Planktothrix agardhii* observed in Lake Bromont

In the littoral, the values of physical and chemical (Appendice C, table C.1) variables were similar to the ones in the epilimnetic layer during both years. Spatial distribution of phytoplankton in the epilimnion and littoral (data not shown) showed higher diversity and succession of dominant species than the deep layers.

3.4.4 Primary production

Primary production was superior in the mixed layer (fig. 3.15). In 2008, significant productivity differences between the littoral and the epilimnion concur with surface bloom episodes (July 1st to July 22nd) whereas, in 2009 significant differences of productivity (fig. 3.15) occurred during stratification instabilities (fig. 3.5a). During the periods of unstable stratification on June 22nd, July 20th and July 27th of 2009, the higher productivity in the epilimnion is due to the presence of *D. solitarium*, temperature and PAR (Appendice D, table D.1). But, the a^* did not vary significantly in the mixed layer (fig 3.14) even when community composition changed due to blooms of metalimnetic species.

In the deeper layers, primary production was significantly superior in the metalimnion throughout the summer of 2008 and until late summer (August 3rd) of 2009, even if the hypolimnetic a^* (fig. 3.14) showed a tendency to be higher (p value = 0.054) in 2008. In 2009, metalimnetic layer was deeper (mid-depth limited to 4.5m from July 20th 2009) than in 2008 (mid-depth varying between 3.5 and 4.5m). High metalimnetic productivity coincides with higher light penetration in the water column through the summer of 2008 (fig 3.4c) than 2009 (fig 3.5c). In the top-hypolimnion, productivity declined when the light intensity reaching the metalimnion dropped to $<25 \mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ (mid-July, figs 3.4c and 3.5c).

When the cyanobacterial deep-peak maximum (Chl *a* peak; DCM) was located deeper than the mid-metalimnion, its productivity was significantly superior to the one in the hypolimnion only in late spring of 2009 (fig. 3.15) when PAR intensity in the mid-metalimnion (4.5m) was $\leq 50 \mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ (fig. 3.5c). Normally, during the stratification periods of 2008 and 2009, DCM was restricted to mid- or deep-metalimnion. Although photosynthesis was low at the DCM's depth (fig. 3.15), throughout its persistence, the DCM was located just above the anoxic layer (figs 3.8a, 3.11b and 3.9a, 3.12b).

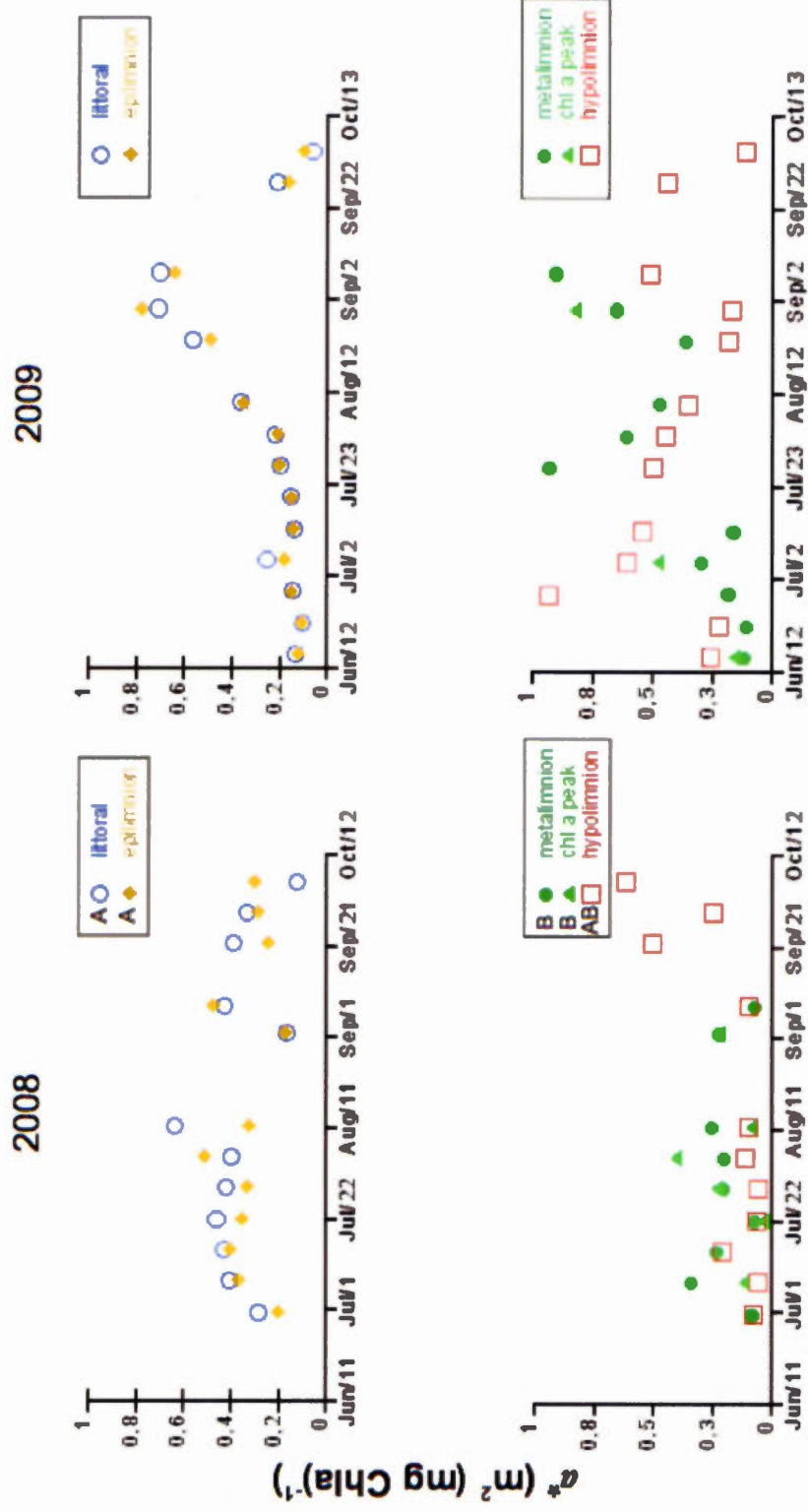


Figure 3.14 Chlorophyll *a* in vivo specific absorption coefficient (a^*) in littoral and pelagic zones of Lake Bromont from late spring to early fall of 2008 and 2009

The a^* coefficient ($m^2 (mg Chl a)^{-1}$) was measured for samples collected between 10:00h and 12:00h in the middle of each layer (littoral; epi-, meta-, hypolimnion) and at the chlorophyll maxima (chl *a* peak) obtained by fluorescence measures. Paired t-test statistic analyses using matched pairs were performed on a^* series for each layer. Series of a^* for 2009 didn't show significant differences ($p < 0.05$), thus significance of results is shown only for 2008.

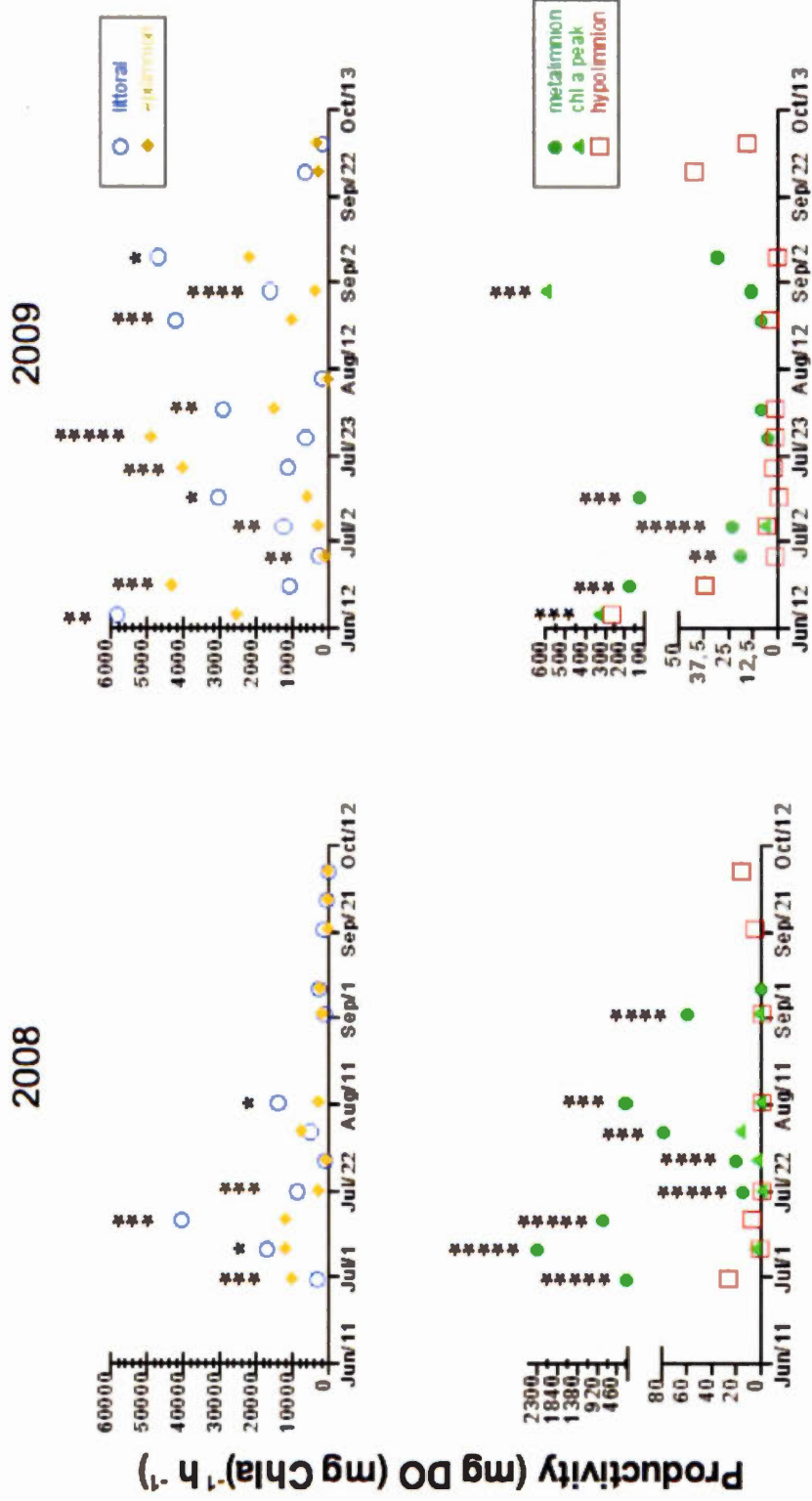


Figure 3.15 Phytoplankton productivity in littoral and pelagic zones of Lake Bromont from late spring to early fall of 2008 and 2009

Hourly productivity ($\text{mg O}_2 (\text{mg Chl } a)^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) between 10:00h and 12:00h in the middle of each layer (littoral; epi-, meta-, hypolimnion) and at the chlorophyll maxima (chl *a* peak) obtained by fluorescence measures. Manova statistic analyses were performed for the overall season series and Anova one-way for each sampling day. Significant differences are *(p value <0.1), ***(p value <0.05), ****(p value <0.01), ***** (p value <0.0001).

3.5 Discussion

3.5.1 Spatio-temporal phytoplakton distribution

In deep waters, *P. agardhii* formed a layer (DCM) from late spring to late summer. In late spring, *P. agardhii* cells seemed to be recruited and growing first at the interface sediments/water, and second to colonise gradually the deep waters towards the hypolimnion. Jourdain (2010) observed a gradient of *P. agardhii* recruitment in relation to depth in lake Bromont: in the deepest station of the pelagic area, *P. agardhii* was the main species to be recruited (99% of the relative biomass) in summer (June to mid-September) whereas at the littoral it represented rarely more than 25% of the relative biomass of cyanobacteria recruited. While cyanobacteria emerge from sediments, they might charge their cells with DP in the water-sediment boundary (Barbiero and Welch, 1992). We suggest that the recruited cells started to grow in the water column in early summer because their high biomass (fig. 3.12b) and their photosynthetic activity in the hypolimnion (150 to $450 \text{ mg O}_2 (\text{mg Chl } a)^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) from late May (data not shown) to mid-June of 2009 (fig. 3.15) when light penetration was maximal (figs 3.4c and 3.5c).

Shading conditions generated by other species (fig. 3.12c) in the epi-metalimnion did not seem to affect *P. agardhii* photosynthesis because of its affinity to low light conditions (Reynolds, 1975; Dokulil and Teubner, 2000). In fact, *P. agardhii* is a low light adapted species preferring a low turbulent environment, but tolerating recurrent light variations and low to moderate temperatures (Dokulil and Teubner, 2000). This versatility in light regime and an affinity for high P-concentration (TP in ranges above $100 \mu\text{g/l}$, Dokulil and Teubner, 2000), allows the organism to proliferate in a relatively large range of metalimnetic ecological conditions. *Planktothrix* species regulate their vertical position to maintain themselves in depths with favourable growth conditions (Dokulil and Teubner, 2000).

The time gap in 2008 for the growth of *P. agarhii* in the metalimnion (fig. 3.11b) compared to 2009 (fig. 3.12b) in late spring (June) may be due to the presence of more wind events generating internal waves (wind speed > 2 m/s) in 2008 (fig 3.2b) than in 2009 (fig. 3.3b). As shown by the low buoyancy frequency index (N^2) in June (fig. 3.4b), lake stratification was unstable when those strong and persistent wind events occurred. Thus, vertical motion resulted in entrainment of hypolimnetic waters charged with nutrients and cyanobacteria to the surface (blooms observed on June 24th). Consequently, the metalimnion poor in P (fig. 3.8b), was probably a less suitable environment for shade-adapted *P. agarhii* than the nutrient-rich hypolimnion where light intensity (1-25 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$) might be sufficient for their growth. Pannard et al. (2011) determined a light intensity of 35 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ as the saturating irradiance for DCM phytoplankton in Lake Bromont. Furthermore, grazing by zooplankton in the epilimnion may increase PAR availability in the metalimnion and maintain the DCM throughout the summer (Pannard et al., 2015). Therefore, we can advance that light penetration should then be the factor driving buoyancy of *Planktothrix* species (Walsby et al., 2006) and their persistence within the metalimnion (Pannard et al., 2015).

The clustering of *A. flexuosum* and *A. gracile* occurred during the summer, succeeded by *A. flosaquae* in late summer, in the metalimnion (figs 3.11c and 3.12c) where PAR varied from 25 to 200 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ (figs 3.4c and 3.5c). Their vertical position is influenced not only by their high to moderate light affinity (Zevenboom et al., 1982; Teubner et al., 1999), but also by a decline in buoyancy at PAR levels > 100 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ (Konopka, 1989). Our results are in accordance with previous study demonstrating that when the photic zone is not restricted to the epilimnion, *Aphanizomenon* spp. aggregate in a metalimnetic layer (Konopka, 1989).

The late dominance of *A. flosaquae* (September, figs 3.11c and 3.12c) may be due not only to its ecological niche in phytoplankton succession as late summer species

(Teubner et al., 1999; Rengefors et al., 2004), but also to its slow growing rate (Deblois et al., 2013). However, its appearance in the epilimnion in early August of 2008 and 2009 (figs 3.11c and 3.12c) coincided with bloom observations (figs 3.11 and 3.12, grey symbols) and higher turbulence in deeper layers of the water column (figs 3.4a, 3.4b and 3.5a). According to several studies (Soranno et al, 1997; MacIntyre and Jellison, 2001; Evans et al., 2008 among others), low stability of stratification results in the penetration of epilimnetic waters into the metalimnion and the entrainment of nutrients from the hypolimnion to surface waters which might explain the observed intermittent blooms (figs 3.11 and 3.12, grey symbols).

It is known that *P. agardhii* and *A. flosaquae* dominate in lakes with high total phosphorus (TP) concentrations ($> 100 \mu\text{g/L}$) (Dokulil and Teubner, 2000; Komarek and Komarkova, 2004; Komarek 2010). As TP levels were correlated in the metalimnion and the hypolimnion ($R^2=0.41$; $n=30$, $F_{\text{ratio}} = 19,8$, $p \text{ value} = 0.0001^*$, Appendice E, fig. E.2), but a significant difference of DP was found between those deep layers ($p \text{ value} = 0.0064^*$, $n=28$, Appendice E, fig. E.1), we may presume that hypolimnetic DP was rapidly consumed by metalimnetic cyanobacteria. This hypothesis may be confirmed by the increase of cyanobacterial concentration in the metalimnion (late July, fig. 3.12b) as nutrient fluxes from the sediments became more important (late-July, 3.9b). Pannard et al. (2011) also detected a metalimnetic phytoplankton proliferation in Lake Bromont in late August of 2007 following internal loading events in the deeper waters.

The overall summer spatio-temporal cyanobacterial distribution is consistent with the 'algal games' hypothesis (Klausmeier and Litchman, 2001). Phytoplankton growth in the water column occurs according to its specific requirements: *Aphanizomenon* species were mainly confined to the metalimnetic layer whereas *P. agardhii* dominated the hypolimnion and deep metalimnion.

3.5.2 Blooms

From mid-August to early September, the more cloudy and windy conditions (figs 3.2b, 3.3b, 3.2c and 3.3c) as well as the higher stability of the thermocline (figs 3.5a, 3.5b, 3.7a and 3.4a, 3.4b, 3.6a) in 2009 compared to 2008 might explain less surface blooms in late summer of 2009. However, the effect of internal waves generated by wind forcing can be perceived on June 24th 2008. Periods of persistent winds exceeding 3m/s (figs 3.3a) resulted in internal waves vertical motion in the metalimnion (figs 3.4a, 3.6a and 3.7a), which generated *P. agardhii* blooms and supplied P to the epilimnion (figs 3.9a). The migration of the thermocline to 3m (fig. 3.6), the high buoyance index limited to this depth on June 24th 2008 (fig 3.4b), and the lake number lower than 12 (fig. 3.6b) gives evidence of a seiche activity, which may allow vertical exchanges and thus bloom formation at the lake's surface. We may advance that blooms on July 20th 2009 may also be due to internal seiches as the alterations in the stratification showed similar effects to the ones observed in lake Bromont in 2008 and 2010: wind speed surpasses the 3m/s threshold value (fig. 3.3b) generating internal waves, unstable stratification (fig. 3.5a) and thermocline migration (fig. 3.7) followed by the doubling of P concentrations in a week at the surface (fig. 3.9b). As the role of entrainment of DCM algae and P supply to the epilimnion differs considerably among years, interannual fluctuations of cyanobacteria blooms episodes may be due to entrainment (Kamarainen et al., 2009).

3.5.3 Primary production

The primary production observed at the DCM (fig. 3.15) is due to the presence of low light adapted species (*A. flexuosum* and *A. flosaquae*, family *Aphanizomenonaceae*; *P. agardhii*, family *Oscillatoriaceae*; figs 3.11c, 3.12c), which are photoactive even when PAR levels are below 100 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ (figs 3.4c and 3.5c), and the DCM's productivities in 2008 and 2009 are consistent with values obtained by Pannard et al. (2011) in 2007 in Lake Bromont. According to Deblois et al. (2013), when compared to other freshwater photoautotroph, cyanobacteria of *Aphanizomenonaceae* and *Oscillatoriaceae* families require the lowest light intensity

to reach the maximum growth rate. Indeed, *Phormidium mucicola* (*Oscillatoriaceae*) showed the highest growth rate when PAR was lower than $191 \mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ (Deblois et al., 2013). According to Jakob et al. (2005), increases in P_{max} are considerable between morning and noon in mixing waters. The low productivity values obtained between 10:00h and 12:00h (fig. 3.15) might suggest that our measures may not be representative of daily productivity. Walsby et al. (2006) relates how *Planktothrix sp.* regulates its vertical position: they increase their buoyancy to float through the metalimnion, are more productive when exposed to higher PAR in the upper metalimnion, or the surface layer when stratification decreases in early fall. In lake Bromont, cyanobacteria vertical displacement was observed during focal periods of 30h that we measured in 2010 (Appendice F, figs F.1, F.2, and F.3). Cyanobacterial filaments were transported to the surface layer by the passive migration (internal waves).

In the surface waters, significantly higher primary production in the littoral (fig. 3.15) occurred mainly during strong stability of the water column (figs 3.4a, 3.5a, 3.4b and 3.5b). During periods of instable stratification, internal waves forcing justify the productivity being significantly superior sometimes in the littoral sometimes in the epilimnion (fig. 3.15). Indeed, upwelling of meta-hypolimnetic waters provides nutrients to phytoplankton at the epilimnion (Kamarainen et al., 2009), but upwelling also occurs at the inshore boundaries (Ostrovsky et al., 1996) where turbulent eddies can enhance primary productivity by 20% relative to a stationary water column (Patterson, 1991; Evans et al., 2008). When seiches generate cross-isopycnal mixing at the littoral zone, its nutrient-poor waters might dilute nutrient-rich metalimnetic waters before they attain the epilimnion (Ostrovsky et al., 1996). As the littoral station is located in the eastern area of the lake (L, fig. 3.1), it is exposed to similar wind stress than the epilimnion and is exposed directly to the effects of the dominant westerly and south winds that generate the high turbulence and internal waves. Intense mixing causes another important mechanism in the benthic boundary layer

(BBL), which can be created by breaking of internal waves near the inclined bottom of the littoral and by interactions of internal waves with the sediments (Ostrovsky et al., 1996). Thus, the littoral station (L, fig. 3.1) may provide adequate environment to produce intense mixing in the BBL and thus stimulate photosynthesis.

The increase of primary production in the epilimnion following the upwelling of hypolimnetic waters from June 24th to July 15th in 2008 and on July 20th in 2009 may be explained by the photosynthetic activity of epilimnetic and metalimnetic species exposed to sub-saturating intensities. Indeed, DCM species of Lake Bromont incubated at the surface (2m) increased their productivity only when PAR was lower than 200 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ (Pannard et al., 2011). Furthermore, the turbulence in the mixed layer (fig. 3.4b) drives phytoplankton through light intensities alternating between high and low (Patterson, 1991; Evans et al., 2008). A rapid light variation induces a higher a^* and thus a higher total photosynthesis (Evans et al., 2008). In a model by Patterson (1991), a sudden increase in sub-saturating light intensities may generate a rapid photosynthesis response of low light adapted species in a range of hours, consequently productivity might be enhanced for a short timescale and followed by inhibition (Patterson, 1991). In rivers 2m deep, Jakob and al. (2005) observed that vertical mixing in the water column reduces the time of exposure to high surface irradiance. Therefore, blooms of metalimnetic phytoplankton may contribute to higher productivity in the mixed layer.

Under calm wind conditions, *Planktothrix* response to high irradiance at the surface may be followed by a loss of buoyancy and sinking into the deeper layers (Walsby et al., 2006) As our results of a^* showed no significant variability in the surface waters even during bloom events, *P. Agardhii*'s photosynthetic activity is probably stimulated by the short exposure to high light intensities while moving through mixing surface currents. When the growing conditions imply saturating PAR, the size of the light harvesting antennae (sum of all accessory pigments relative to Chl *a* content) increases significantly in *Oscillatoriaceae* results in an augmentation of light

harvesting (Deblois et al., 2013). Mixing and physiological changes of the antennae may therefore allow cyanobacteria to survive to the light stress at the surface until they sink in the metalimnion.

3.5.4 Climate change

In our study, physical forcing influenced the stability of the water column, water buoyance and entrained nutrients and algae from deep to surface waters. The algae are then exposed to higher light intensities, which enhanced their photosynthesis and promoted bloom formation. As climate change generates an increase of annual mean temperatures, heavy rainfall events as well as storms and boosts wind intensity, hence with turbulence blooms frequency might be intensified (Paul, 2008; Wood et al., 2009). Increase in summer temperatures stimulates cyanobacterial growth rates and water column stability which favour buoyant species as *Mycrocystis* in eu-hyper eutrophic lakes (Jöhnk et al., 2008). According to Elliott et al. (2005), metalimnetic *Planktothrix* species respond better than other phytoplankton to global warming in a eutrophic lake by approximately 100% increase of their spring biomass. Jacquet and al. (2005) study on *P. rubescens* suggests that the longer stratification gives a competitive advantage to those shaded-adapted species, strategy to modify their buoyancy for optimal growth position, while other phytoplankton is restricted by the reduced P and lower irradiance. A longer stratification promotes also gains in biomass of other species, *Dolichospermum* *sps.* and *Aphanizomenon* *sps.* and therefore higher probabilities of bloom formation (Wagner and Adrian, 2009).

3.6 Conclusion

This study demonstrates that the well-documented effects of physical forcing on the metalimnion generating seiches in large lake can be applied to small lakes. Also, the frequent intermittent cyanobacteria blooming in small lakes poor in nutrients in their surface waters is mainly due to shade-adapted cyanobacteria, like *P. agardhii*, growing in the deeper waters where they form a DCM. The nutrients and light

conditions are optimal in the metalimnion for their development and the impacts of climate change may favour their dominance.

3.7 References

Barbiero, R.P. and E. B. Welch. 1992. Contribution of benthic blue-green algal recruitment to lake populations and phosphorus translocation. *Freshwater Biology*. 27, p. 249-260

Blukacz, E.A., B.J. Shuter and W.G. Sprules. 2009. Towards understanding the relationship between wind conditions and plankton patchiness. *Limnology Oceanography*. 54, p. 1530-1540

Consalvey, M., R.G. Perkins, D.M. Paterson and G.J.C. Underwood. 2005. PAM fluorescence: a beginners guide for benthic diatomists. *Diatom research*. 20, p. 1-22

Davis, T.W., D.L. Berry, G.L. Boyer and C.J. Gobler. 2009. The effects of temperature and nutrients on the growth and dynamics of toxic and non-toxic strains of *Microcystis* during cyanobacteria blooms. *Harmful Algae*. 8, p. 715–725

Deblois, C.P., A. Marchand and P. Juneau. 2013. Comparison of Photoacclimation in Twelve Freshwater Photoautotrophs (Chlorophyte, Bacillariophyte, Cryptophyte and Cyanophyte) Isolated from a Natural Community. *PLoS ONE*. 8, p. 1-14

De Nobel, W.T., J.L. Snoep, H.V. Westerhoff and L.R. Mur. 1997. Interaction of nitrogen fixation and phosphorus limitation in *Aphanizomenon flos-aquae* (cyanophyceae). *Journal of Phycology*. 33, p. 794-799

Dokulil, M.T. and K. Teubner. 2000. Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia*. 438, p. 1–12

Elliott, J.A., J.T. Stephen, C. Huntingford and G.J. Richard. 2005. Combining a regional climate model with a phytoplankton community model to predict future changes in phytoplankton in lake. *Freshwater Biology*. 50, p. 1404–1411

Environment Canada. Rapport de données horaires.
http://climate.weather.gc.ca/climateData/hourlydata_f.html?timeframe=1&Prov=QC&StationID=10815&hlyRange=1994-02-01%7C2015-03-26&Year=2008&Month=6&Day=3

- Evans, M.A., S. MacIntyre and G.W. Kling. 2008. Internal wave effects on photosynthesis: Experiments, theory, and modeling. *Limnology and Oceanography*. 53, p. 339–353
- Falkowski, P.G. and J.A. Raven. 1997. *Aquatic Photosynthesis*. Blackwell Science: Malden. 375 pp.
- Gilbert, M., A. Domin, A. Becker and C. Wilhelm. 2000. Estimation of primary productivity by chlorophyll *a* *in vivo* fluorescence in freshwater phytoplankton. *Photosynthetica*. 38, p. 111-126
- Imberger J.G and G. Parker. 1985. Mixed layer dynamics in a lake exposed to a spatially variable wind field. *Limnology Oceanography*. 30, p. 473-488
- Jacquet, S., J.-F. Briand, C. Leboulanger, C. Avois-Jacquet, L. Oberhaus, B. Tassin, B. Vinçon-Leite, G. Paolini, J.-C. Druart, O. Anneville and J.-F. Humbert. 2005. The proliferation of the toxic cyanobacterium *Planktothrix rubescens* following restoration of the largest natural French lake (Lac du Bourget). *Harmful Algae*. 4, p. 651–672
- Jakob, T., U. Schreiber, V. Kirchesch, U. Langner and C. Wilhelm. 2005. Estimation of chlorophyll content and daily primary production of the major algal groups by means of multiwavelength-excitation PAM chlorophyll fluorometry: performance and methodological limits. *Photosynthesis Research*. 83, p. 343-361
- Jeppesen, E., M. Sondergaard, J.P. Jensen, K.E. Havens, O. Anneville, L. Carvalho, M.F. Coveney, R. Deneke, M.T. Dokulil, B. Foy, D. Gerdeaux, S.E. Hampton, S. Hilt, K. Kangur, J. Köhler, E.H.H.R. Lammens, T.L. Lauridsen, M. Manca, M.R. Miracle, B. Moss, P. Noges, G. Persson, G. Phillips, R. Portielje, S. Romo. C.L. Schelske, D. Straile, I. Tatrai, E. Willen and M. Winder. 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology*. 50, p. 1747-1771
- Jöhnk KD, Huisman J, Sharples J, Sommeijer B, Visser PM and Strooms JM. 2008. Summer heat waves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global Change Biology*. 14, p. 495–512
- Jourdain, M. 2010. Les effets des variables environnementales sur le recrutement des cyanobactéries et des akinètes. Mémoire présenté à la Faculté des sciences, Université du Québec à Montréal, Montréal, 112 pp.

Kaiblinger, C., S. Greisberger, K. Teubner and M.T. Dokulil. 2007. Photosynthetic efficiency as a function of thermal stratification and phytoplankton size structure in an oligotrophic alpine lake. *Hydrobiologia*. 578, p. 29-36

Kamarainen, A.M., Yuan, H., Wu, C.H. and Carpenter, S.R. 2009. Estimates of phosphorus entrainment in Lake Mendota: a comparison of one-dimensional and three-dimensional approaches. *Limnology and Oceanography: Methods*. 7, p. 553–567

Klausmeier, C.A. and E. Litchman. 2001. Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns. *Limnology and Oceanography*. 46, p. 1998-2007

Komarek J., 2010. Modern taxonomic revision of planktic nostocacean cyanobacteria: a short review of genera. *Hydrobiologia*, 639, p. 231-243

Komarek J. and J. Komarkova, 2004. Taxonomic review of the cyanoprokaryotic genera *Planktothrix* and *Planktothricoides*, *Czech Phycology*. 4, p. 1-18

Konopka, A. 1989. Metalimnetic cyanobacteria in hard water lakes: buoyancy regulation and physiological state. *Limnology and Oceanography*. 34, p. 1174-1184

Lennert-Cody C.E. and P.J.S. Franks. 2002. Fluorescence patches in high-frequency internal waves. *Marine Ecology Progress Series*. 235, p. 29-42

Lund, J.W.G., C. Kipling and E.D. Le Cren, 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimation by counting. *Hydrobiologia*. 11, p. 1573-5117

MacIntyre, S. and R. Jellison. 2001. Nutrient fluxes from upwelling and enhanced turbulence at the top of the pycnocline in Mono Lake, California. *Hydrobiologia*. 466, p. 13–29

Marcé, R., C. Feijoo, E. Navarro, J. Ordonez, J. Goma and J. Armengol. 2007. Interaction between wind-induced seiches and convective cooling governs algal distribution in a canyon-shaped reservoir. *Freshwater Biology*. 52, p. 1336-1352

Mooij, W.M., J.H. Janse, L.N. De Senerpont Domis, S. Hülsmann and B.W. Ibelings. 2007. Predicting the effect of climate change on temperate shallow lakes with the ecosystem model PCLake. *Hydrobiologia*. 584, p. 443–454

Morris, A.W. and J.P. Riley. 1963. The determination of nitrate in seawater. *Analytica Chimica Acta*. 29, p. 272-279

- Murphy, J. and J.P. Riley. 1962. A modified single solution for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*. 27, p. 31-36
- Nusch, E. A. 1980. Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Archives of Hydrobiology Beih Ergeb Limnological*. 14, p. 14-36
- Ostrovsky, I., Y.Z. Yacobi, P. Walline and I. Kalikhman. 1996. Seiche-induced mixing: Its impact on lake productivity. *Limnology and Oceanography*. 41, p. 323-332
- Paerl, H. W. and J. Huisman. 2008. Blooms like it hot. *Science*. 320; p. 57-58
- Pannard, A., B.E. Beisner, D.F. Bird, J. Braun, D. Planas and M. Bormans. 2011. Recurrent internal waves in a small lake: potential ecological consequences for metalimnetic phytoplankton populations. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*. 1, p. 91-109
- Pannard, A., D. Planas and B.E. Beisner. 2015. Macrozooplankton and the persistence of the deep chlorophyll maximum in a stratified lake. *Freshwater Biology*. 60, p. 1717-1731
- Patterson, J. C. 1991. Modelling the effects of motion on primary production in the mixed layer of lakes. *Aquatic Sciences*. 53, p. 218-238
- Paul, V.J. 2008. Global Warming and Cyanobacterial Harmful Algal Blooms. In. Hudnell, H.K. *Cyanobacterial Harmful Algal Blooms: State of the Science and Research Needs*. New York: Springer. Collection: Advances in experimental medicine and biology, vol. 619. 949 pp.
- Reynolds, C.S. 1972. Growth, gas vacuolation and buoyancy in a natural population of a planktonic blue-green alga. *Freshwater biology*. 2, p. 87-106
- Reynolds, C.S. 1975. Interrelations of photosynthetic behaviour and buoyancy regulation in a natural population of a blue-green alga. *Freshwater Biology*. 5, p. 323-338
- Reynolds, C.S. 2006. Entrainment and distribution in the pelagic. Chap 2. p. 38-92. In Reynolds, C. *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge : Cambridge University Press.
- Reynolds, C.S. and A.E. Walsby, 1975. Water blooms. *Biological revue*. 50, p. 437-481

Ritchie, R.J. 2008. Fitting light saturation curves measured using modulated fluorometry. *Photosynthetic Research*. 96, p.201–215

Sartory, D.P. and J.U. Grobelaar. 1984. Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia*. 114, p. 177-187

Sherman, L.A., P. Meunier and M.S. Colon-Lopez. 1998. Diurnal rhythms in metabolism: A day in the life of a unicellular, diazotrophic cyanobacterium. *Photosynthesis Research*. 58, p. 25–42

Soranno P.A, S.R Carpenter and R.C Lathrop. 1997. Internal phosphorus loading in Lake Mendota: response to external loads and weather. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54, p. 1883–1893

Stahl-Delbanco, A., L.-A. Hansson. and M. Gyllstrom. 2003. Recruitment of resting stages may induce blooms of *Microcystis* at low N :P ratios. *Journal of Plankton Research*. 25, p. 1099-1106

Stainton, M.P., M.J. Capel and F.A.J. Armstrong. 1974. The chemical analysis of freshwater. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada Miscellaneous Special Publication*. 25, p. 125

Steedman, H. F. 1976. General and applied data on formaldehyde fixation of marine zooplankton. p. 103-154. In H. F. Steedman (ed.), *Zooplankton fixation and preservation*. The UNESCO Press. Paris

Taranu, Z.E., R.W. Zurawell, F. Picks and I Gregory-Eaves. 2012. Predicting cyanobacterial dynamics in the face of global change: the importance of scale and environmental context. *Global Change Biology*. 18, p. 3477–3490

Teubner, K., R. Feyerabend, M. Henning, A. Nicklisch, P. Voitke and J.-G. Kohl. 1999. Alternative blooming of *Aphanizomenon flos-aquae* or *Planktothrix agardhii* induced by the timing of the critical nitrogen : phosphorus ratio in hypertrophic riverine lakes. *Archiv für Hydrobiologie, Special Issues in Advanced Limnology*. 54, p. 325-344

Thorpe, S.A. and R. Jiang. 1998. Estimating internal waves and diapycnal mixing from conventional mooring data in a lake. *Limnology and Oceanography*. 43, p. 936-945

Visser, P. M., B. W. Ibelings, B. van Der Veer, J. Koedoods and L. R. Mur. 1996. Diurnal buoyancy changes of *Microcystis* in an artificially mixed storage reservoir. *Hydrobiologia*. 331, p. 131-141

Wagner C. and R. Adrian. 2009. Cyanobacteria dominance: Quantifying the effects of climate change. *Limnology Oceanography*. 54, p. 2460–2468

Walsby, A E., F.Schanz and M. Schmid. 2006. The Burgundy-Blood Phenomenon: A Model of Buoyancy Change Explains Autumnal Waterblooms by *Planktothrix rubescens* in Lake Zürich. *New Phytologist*, 169, p. 109-122

Wetzel, R.G. 2001. Limnology, lakes and rivers ecosystems. 3rd ed. Elsevier, Academic Press: San Diego. 1006 pp.

Wilhelm, S. and R. Adrian. 2008. Impact of summer warming on the thermal characteristics of a polymictic lake and consequences for oxygen, nutrients and phytoplankton. *Freshwater Biology*. 53, p. 226–237

Wood, S.A., K. Jentzsch, A. Rueckert, D.P. Hamilton and S.C. Cary. 2009. Hindcasting cyanobacterial communities in lake Okaro with germination experiments and genetic analyses. *Federation of European Microbiological Societies Microbiology Ecology*. 67, p. 252-260

Yamamoto, Y. 2009. Effect of temperature on recruitment of cyanobacteria from the sediment and bloom formation in a shallow pond. *Plankton and Benthos Research*. 4, p. 95–103

Zevenboom, W., G. J. de Groot and L.R. Mur. 1980. Effects of light on Nitrate-limited *Oscillatoria agardhii* in Chemostat cultures. *Archives of Microbiology*. 125, p. 59-65

Zevenboom, W., A. Bij de Vaate and L.R. Mur. 1982. Assessment of factors limiting growth rate of *Oscillatoria agardhii* in hypertrophic lake Wolderwijd, 1978, by use of physiological indicators. *Limnology and Oceanography*. 27, p. 39-52

CHAPITRE IV

CONCLUSION

Cette conclusion résume les résultats obtenus en fonction des objectifs de départ et propose des améliorations à apporter aux travaux futurs.

En effectuant ce travail de recherche, j'ai réalisé l'interdisciplinarité scientifique de l'écologie aquatique : elle relie la physique, la chimie, la biologie et les mathématiques (l'extrapolation et les statistiques). De plus, j'ai pris conscience de l'importance de varier les approches méthodologiques afin de valider la justesse des résultats.

Le but de l'étude était de déterminer l'impact des variables physiques sur la distribution spatiotemporelle et la productivité du phytoplancton au lac Bromont au cours des étés 2008 et 2009.

Le lac Bromont était dominé par les cyanobactéries dans le méta-hypolimnion. Dès le début de la stratification, les cyanobactéries sont devenues dominantes (56 % de la biomasse totale du phytoplancton dans la colonne d'eau de la zone pélagique à la fin mai et au début de juin en 2009) dans le lac en émergeant des sédiments où elles hivernent. Les espèces dominantes *P. agardhii*, *A. flexuosum*, *A. flosaquae* et *A. gracile* occupaient des niches écologiques différentes en fonction de leurs besoins spécifiques en lumière et leurs affinités pour les nutriments. Les filaments de *P. agardhii* s'aggloméraient en formant une couche (concentration maximale de chlorophylle, DCM) d'abord dans l'hypolimnion. Lorsque les eaux profondes sont

devenues riches en nutriments grâce au relargage du phosphore des sédiments, le DCM s'est étendu dans le métalimnion.

Le forçage physique a influencé la distribution des cyanobactéries métalimnétiques par l'activité des seiches internes. En effet, un vent d'une vitesse supérieure à 3 m/s persistant durant quelques heures a engendré des ondes internes. Sous l'effet de la turbulence générée par ces ondes internes, l'eau de l'épilimnion pénètre dans le métalimnion et s'enrichit non seulement en nutriments, mais également en phytoplancton. Ainsi amené dans l'épilimnion, le phytoplancton métalimnétique produit des efflorescences en surface. Ce phénomène a été observé plus souvent en 2008 qu'en 2009.

La production primaire phytoplanctonique était significativement plus élevée au littoral et dans l'épilimnion à cause de l'interaction entre la turbulence et la forte intensité lumineuse. En effet, le mélange dans cette couche exposait le phytoplancton à différents degrés d'intensités lumineuses et, en conséquence de ces variations, il n'était pas exposé continuellement à des intensités lumineuses inhibitrices de l'activité photosynthétique. Lors des périodes d'instabilité de la stratification, la différence significative entre les mesures de productivité au littoral et dans l'épilimnion ne suivait pas un patron régulier. Cette variation s'expliquerait par le mouvement de l'eau de l'épilimnion qui descend dans le métalimnion et rapporte lors de sa remontée à la surface de l'eau de l'hypolimnion chargée de nutriments. De plus, une forte productivité au littoral peut aussi être causée par le bris des ondes internes sur les rives. Effectivement, lorsque les ondes internes se rompent, elles se dispersent dans les zones littorales. L'apport de nutriments par les seiches internes serait, dans ce cas, plus important dans le littoral que dans l'épilimnion de la zone pélagique.

Lors des périodes de stabilité de la stratification accompagnées d'une plus grande transmission lumineuse dans la colonne d'eau, la production primaire dans le métalimnion était significativement supérieure à celle dans l'hypolimnion et le DCM.

La productivité de *P.agardhii* dans le DCM était faible entre 10 h et midi comparativement à son potentiel photosynthétique (P_{max}), mais elle semblait suffisante pour générer tout de même de l'oxygène. Cependant, il ne faut pas écarter l'hypothèse qu'une partie de l'activité photosynthétique de *P.agardhii* pourrait se dérouler plus tôt dans la journée à des intensités lumineuses plus élevées, soit à des profondeurs supérieures au DCM où les filaments sont transportés durant la nuit à la suite des seiches.

D'autres regards sur les données pourraient être intéressants pour le traitement statistique. Les analyses pourraient par exemple porter sur l'effet de la taille des organismes sur la production primaire du phytoplancton dans chaque strate.

En conclusion, quelques recommandations sont à retenir pour des études à venir. Afin d'évaluer adéquatement la migration et l'activité photosynthétique des diverses espèces métalimnétiques, l'étude devrait être réalisée à une plus petite échelle temporelle. Une série de cycles journaliers à diverses périodes de l'année permettrait de répartir le déplacement actif par flottabilité du mouvement passif contrôlé par la turbulence et les seiches. Il serait aussi important de mesurer l'activité photosynthétique à différents moments entre le lever du soleil et les radiations lumineuses non-inhibitrices de midi lorsque les cyanobactéries du DCM, telles que *P. agardhii*, peuvent migrer de manière passive (ondes internes) ou active (flottabilité) entre les eaux supérieures et métalimnétiques. Ainsi, il serait possible de mieux comprendre la dynamique de l'activité photosynthétique des cyanobactéries adaptées à de faibles intensités lumineuses dans les lacs de petite taille.

APPENDICE A

COMPARAISON DES DONNÉES MÉTÉOROLOGIQUES D'ENVIRONNEMENT CANADA AVEC LES MESURES DE LA STATION MÉTÉOROLOGIQUE DU LAC BROMONT

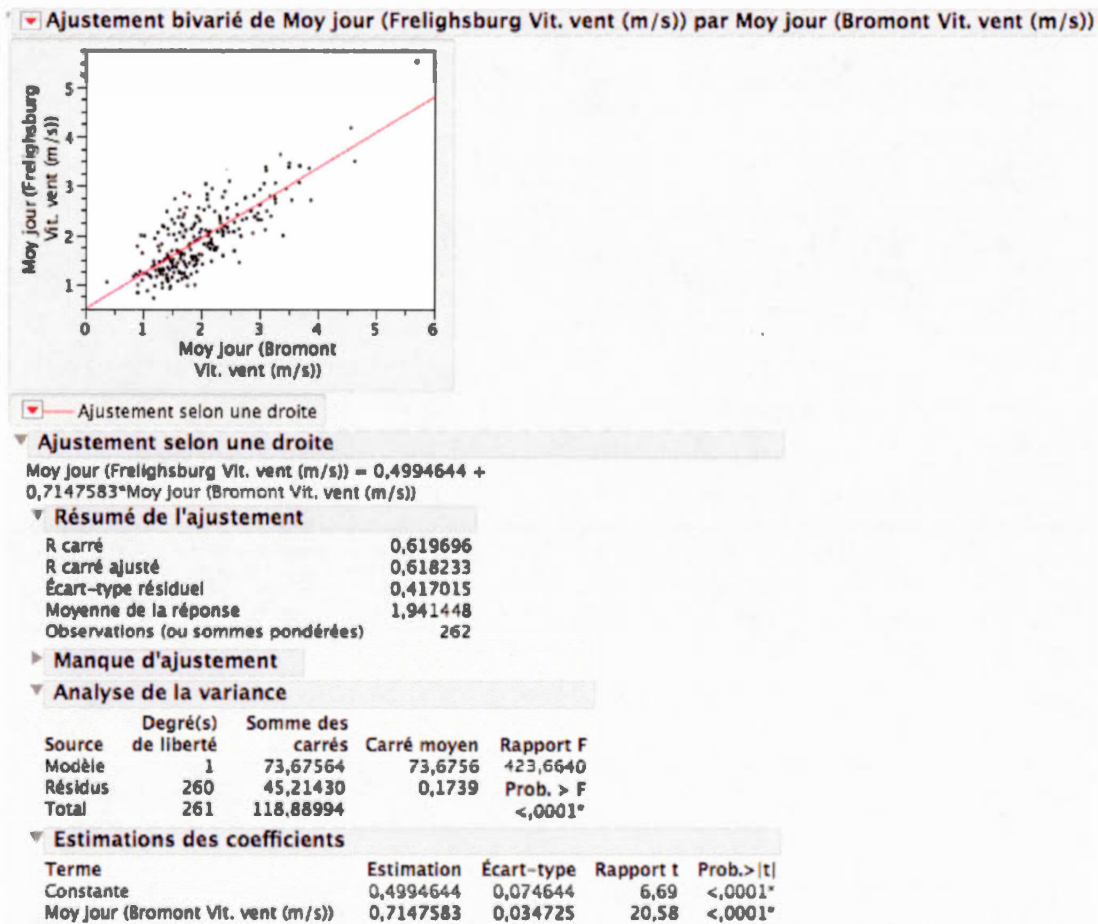
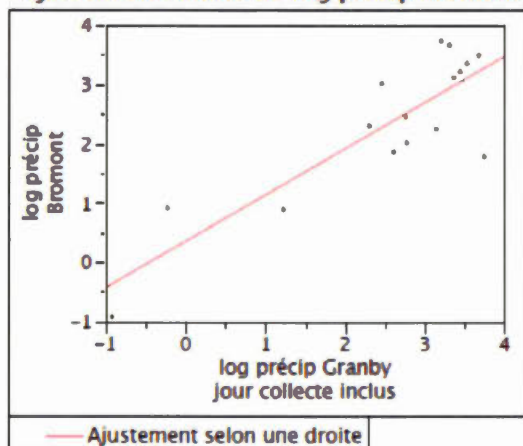


Figure A.1 Comparaison de la vitesse journalière des vents de l'ouest et du sud entre les stations météorologiques de Bromont et de Frelighsburg
La régression linéaire a été réalisée à l'aide du logiciel JMP avec les données de 2009 et 2010.

Ajustement bivarié de log précip Bromont par log précip Granby jour collecte inclus



Ajustement selon une droite

log précip Bromont = 0,3467365 + 0,7813997*log précip Granby jour collecte inclus

Résumé de l'ajustement

R carré	0,735514
R carré ajusté	0,716622
Écart-type résiduel	0,663516
Moyenne de la réponse	2,319246
Observations (ou sommes pondérées)	16

Analyse de la variance

Source	Degré(s) de liberté	Somme des carrés	Carré moyen	Rapport F
Modèle	1	17,140283	17,1403	38,9328
Résidus	14	6,163544	0,4403	Prob. > F
Total	15	23,303827		<,0001*

Estimations des coefficients

Terme	Estimation	Écart-type	Rapport t	Prob.> t
Constante	0,3467365	0,357004	0,97	0,3479
log précip Granby jour collecte inclus	0,7813997	0,125232	6,24	<,0001*

Figure A.2 Comparaison des précipitations journalières entre les stations météorologiques de Bromont et de Granby à l'été 2009

La régression linéaire a été réalisée à l'aide du logiciel JMP.

APPENDICE B

COMPOSITION DE LA COMMUNAUTÉ PHYTOPLANCTONIQUE DE LA ZONE DE MÉLANGE

Tableau B.1 Communauté phytoplanctonique dominante dans les eaux de surface du lac Bromont entre la fin du printemps et le début de l'automne

Les espèces représentant 15% ou plus de la biomasse relative lors d'une des journées d'échantillonnage sont considérées dominantes. Les prélèvements discrets étaient effectués à 1,5 m de profondeur dans le littoral et l'épilimnion.

Espèce	Période de dominance	Proportion (%)
<i>Aphanizomenon flexuosum</i>	juillet à oct.	16 à 50
<i>Aphanizomenon flosaquae</i>	août à sept.	15 à 60
<i>Aphanizomenon gracile</i>	15 sept.	21
<i>Asterionella formosa</i>	19 oct.	21
<i>Aulacoseira granulata</i>	25 mai	15
<i>Ceratium hirundinella</i>	juin au 8 sept., 5 oct	15 à 60
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i>	5 oct.	30
<i>Cryptomonas erosa</i>	juillet, 31 août	17 à 24
<i>Cryptomonas obovata</i>	6 juillet	17
<i>Cryptomonas ovata</i>	22 juin au 6 juillet	15 à 48
<i>Cyclotella comta</i>	mai à juin	20 à 60
<i>Dinobryon sociale</i>	6 juillet	20
<i>Dolichospermum flosaquae</i>	24 août	68
<i>Dolichospermum solitarium</i>	fin juillet et 13 oct.	16 à 34
<i>Mallomonas avaroides</i>	22 juin	20
<i>Oocystis solitaria</i>	28 sept.	15
<i>Peridinium c.f. bipes</i>	25 mai	20
<i>Peridinium willei</i>	25 mai	16
<i>Planktothrix agardhii</i>	20 et 27 juillet, 8 sept.	29 à 45
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	juin et 20 juillet	15 à 23
<i>Trachelomonas oblonga</i>	13 oct.	18
<i>Trachelomonas planctonica</i>	8 sept. et 15 sept.	18 à 21
<i>Trachelomonas volvocina</i>	28 sept. et 5 oct.	15 à 24

APPENDICE C

CARACTÉRISATION CHIMIQUE DE LA ZONE DE MÉLANGE

**Tableau C.1 Caractéristiques chimiques dans les eaux de surface du lac
Bromont entre la fin du printemps et le début de l'automne**

Les tests statistiques (seuil $p = 0,05$) de test t de grandeurs appariées et le test de K-S Monte-Carlo ont été utilisés. PT= phosphore total, PTD = phosphore total dissous, NT= azote total, NTD = azote total dissous, NOx = oxydes d'azote.

		Épilimnion	Littoral
PT	($\mu\text{g/l}$)	$23,0 \pm 4,8$	$24,9 \pm 5,5$
PTD	($\mu\text{g/l}$)	$7,3 \pm 1,7$	$6,8 \pm 1,7$
NT	($\mu\text{g/l}$)	$430,9 \pm 88,8$	$419,1 \pm 96,3$
NTD	($\mu\text{g/l}$)	$269,3 \pm 67,0$	$283,8 \pm 104,1$
NOx	($\mu\text{g/l}$)	$21,7 \pm 16,5$	$21,8 \pm 11,7$

APPENDICE D

ANALYSE DE REDONDANCE (RDA) DE L'EFFET DES VARIABLES
PHYSIQUES, CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES SUR LA PRODUCTION
PRIMAIRE

Les principales variables ayant tendance (RDA, $p = 0,06$) à influencer sur la production primaire dans le métalimnion et l'hypolimnion sont *P. agardhii*, *Trachelomonas oblonga*, DP et DN (Tableau D.1, encadré vert). La température, *D. solitarium* et PAR ont tendance à influencer davantage la productivité dans l'épilimnion lors de quelques dates de l'échantillonnage en 2009 : 22 juin, 20 juillet et 27 juillet (Tab. D-1, encadré orange).

Tableau D.1 Disposition des variables environnementales dans le plan cartésien du graphique de l'analyse de redondance (RDA triplot) relatant leur effet sur la production primaire dans chaque strate.

L'analyse de redondance (seuil $p = 0,05$) a été réalisée à l'aide du logiciel R. DP = phosphore total dissous, DT = azote total dissous, NOx = oxydes d'azote, PAR = lumière disponible pour la photosynthèse (Photosynthetic Available Radiation)

Variable	Position axe RDA1	Position axe PC1
<i>P. agardhii</i>	-0,429722	0
DN	-0,340616	0
<i>T. oblonga</i>	-0,206497	0
DP	-0,175082	0
<i>T. volvocina</i>	-0,16947	0
<i>A. granulata</i>	-0,144491	0
<i>A. gracile</i>	-0,10902	0
NOx	-0,107946	0
<i>T. hispida</i>	-0,094776	0
<i>M. tonsurata</i>	-0,049292	0
<i>C. obovata</i>	-0,046086	0
<i>R. lacustris</i>	-0,020458	0
<i>A. flosaquae</i>	-0,014887	0
<i>C. erosa</i>	-0,008259	0
<i>C. hirundinella</i>	0,10764	0
<i>D. flosaquae</i>	0,118977	0
<i>S. hantzschii</i>	0,179437	0
<i>A. flexuosum</i>	0,182194	0
<i>A. italica</i>	0,29264	0
<i>A. formosa</i>	0,349023	0
<i>C. globosa</i>	0,52345	0
Temperature	0,600441	0
<i>D. solitarium</i>	0,64637	0
PAR	0,698193	0

APPENDICE E

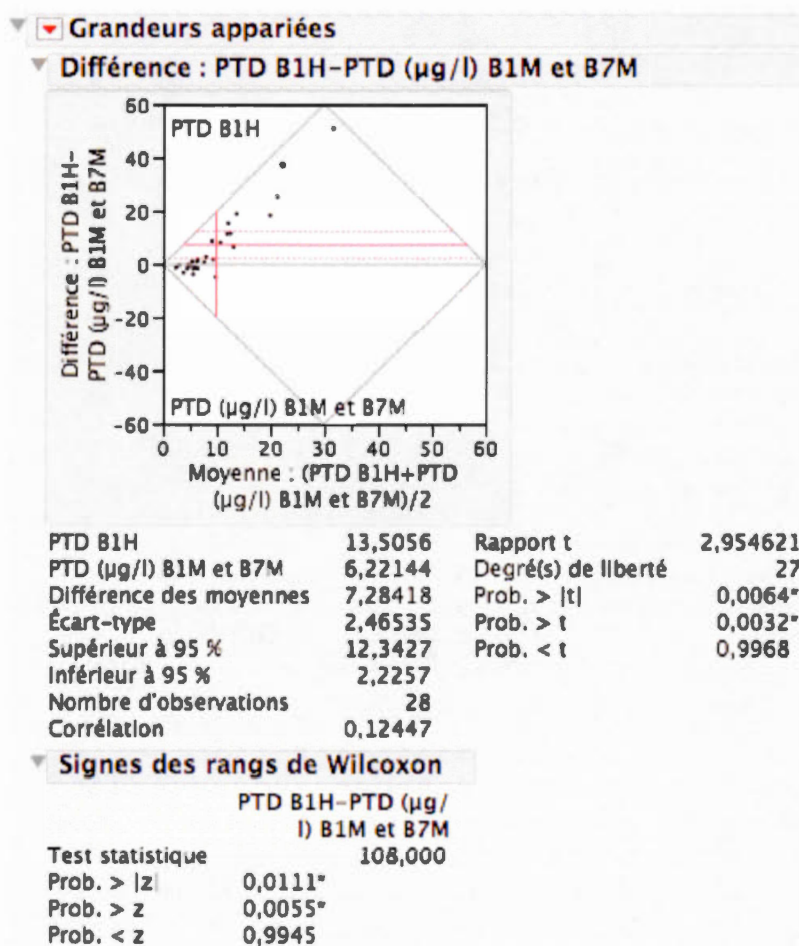
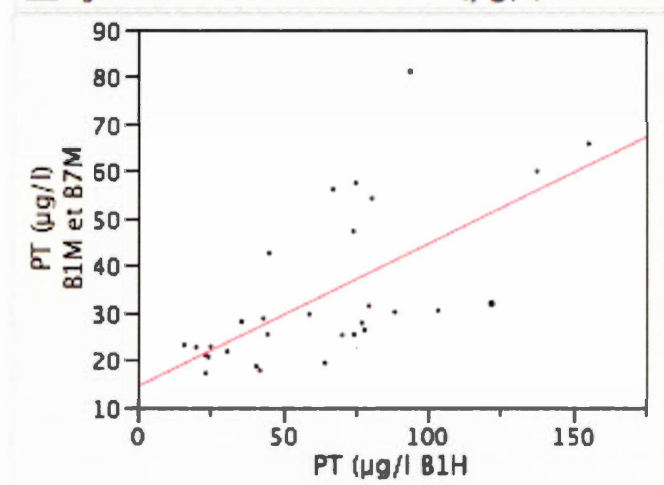
DISPONIBILITÉ DES NUTRIMENTS DANS LES COUCHES PROFONDES
(MÉTALIMNION ET HYPOLIMNION)

Figure E.1 Comparaison des concentrations de phosphore total dissous (PTD) entre l'hypolimnion et le métalimnion en 2008 et en 2009

L'analyse statistique de grandeurs appariées a été réalisée à l'aide du logiciel JMP. BIH = hypolimnion, B1M et B7M = métalimnion

▼ Ajustement bivarié de PT (µg/l) B1M et B7M par PT (µg/l) B1H



▼ — Ajustement selon une droite

▼ Ajustement selon une droite

PT (µg/l) B1M et B7M = 14,587233 + 0,3004982*PT (µg/l) B1H

▼ Résumé de l'ajustement

R carré	0,414781
R carré ajusté	0,393881
Écart-type résiduel	12,81307
Moyenne de la réponse	33,76169
Observations (ou sommes pondérées)	30

▼ Analyse de la variance

Source	Degré(s) de liberté	Somme des carrés	Carré moyen	Rapport F
Modèle	1	3258,1060	3258,11	19,8454
Résidus	28	4596,8909	164,17	Prob. > F
Total	29	7854,9969		0,0001*

▼ Estimations des coefficients

Terme	Estimation	Écart-type	Rapport t	Prob.> t
Constante	14,587233	4,898848	2,98	0,0059*
PT (µg/l) B1H	0,3004982	0,067455	4,45	0,0001*

Figure E.2 Comparaison des concentrations de phosphore total (PT) entre l'hypolimnion (B1H) et le métalimnion (B1M et B7M) en 2008 et 2009

La régression linéaire a été réalisée à l'aide du logiciel JMP.

APPENDICE F

DISTRIBUTION SPATIOTEMPORELLE DES CYANOBACTÉRIES LORS DE
CYCLES DE 30H

Les deux études sur une échelle de temps réduite (5h entre chaque échantillonnage) ont montré des résultats différents (fig. F.1) dans le déplacement des cyanobactéries. Lors de la fin juillet (figs F.1b et d), le peu de variations observées peut être causé par le peu de lumière atteignant le métalimnion (données non montrées) et les ondes internes moins intenses que les seiches entre 4m et 7 m dans la nuit du 9 au 10 juillet (figs F.1c, F.2b et c). Dès qu'il y a des ondes internes d'une amplitude de 1m (fig. F.2), une partie des cyanobactéries (26-32 ug chl *a* /L) est transportée vers la surface, ce qui explique les efflorescences observées au lever du soleil (figs F.1a et b). Lors des mouvements plus intenses des ondes internes dans la thermocline causés par les orages (fig. F.2a et 2c, à partir de la soirée du 9 juillet au matin du 10 juillet), les cyanobactéries forment des efflorescences denses et persistentes (figs F.1b et d).

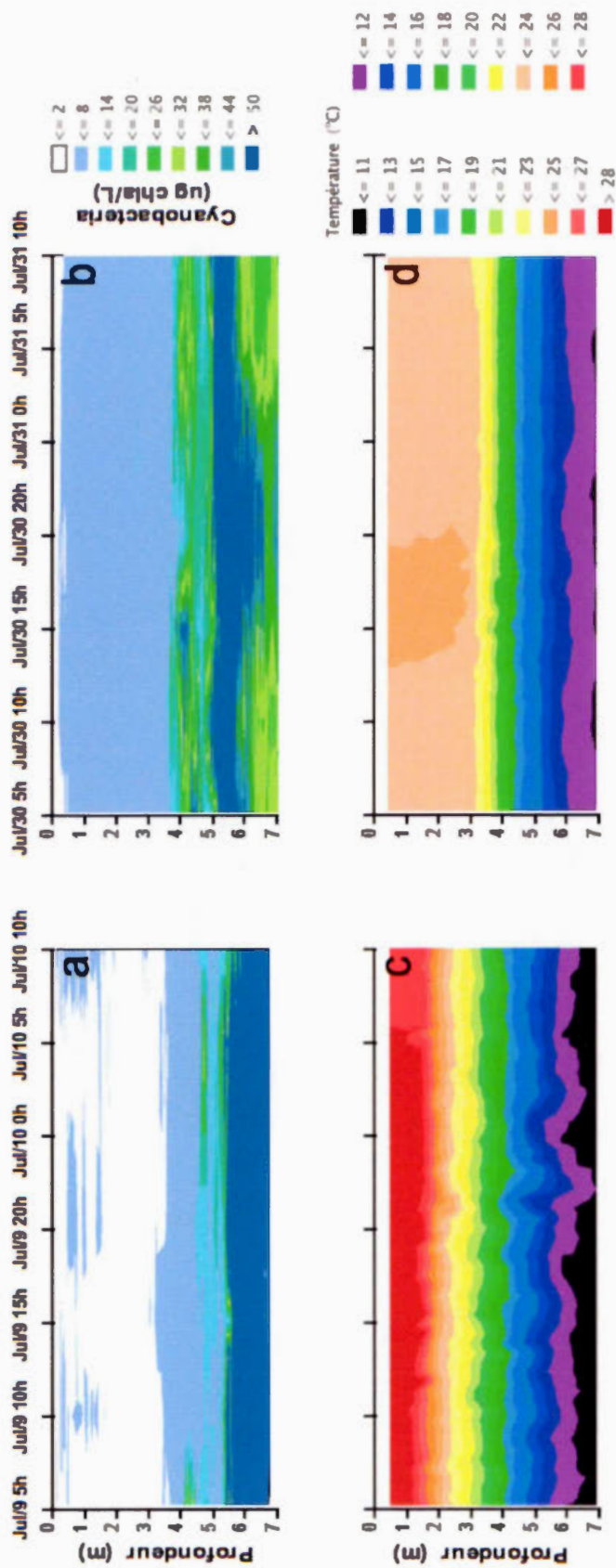


Figure F.1 Distribution spatio-temporelle des cyanobactéries dans la colonne d'eau au cours des cycles de 30h au lac Bromont en juillet 2010

a) distribution des cyanobactéries (ug chl *a* /L) du 9 au 10 juillet 2010 dans la zone pélagique, mesurée par le fluoroprobe; b) distribution des cyanobactéries (ug chl *a* /L) du 30 au 31 juillet 2010 dans la zone pélagique, mesurée par le fluoroprobe; c) stratification de la colonne d'eau du 9 au 10 juillet 2010 dans la zone pélagique, mesurée par la chaîne de thermistors; d) stratification de la colonne d'eau du 30 au 31 juillet 2010 dans la zone pélagique, mesurée par la chaîne de thermistors.

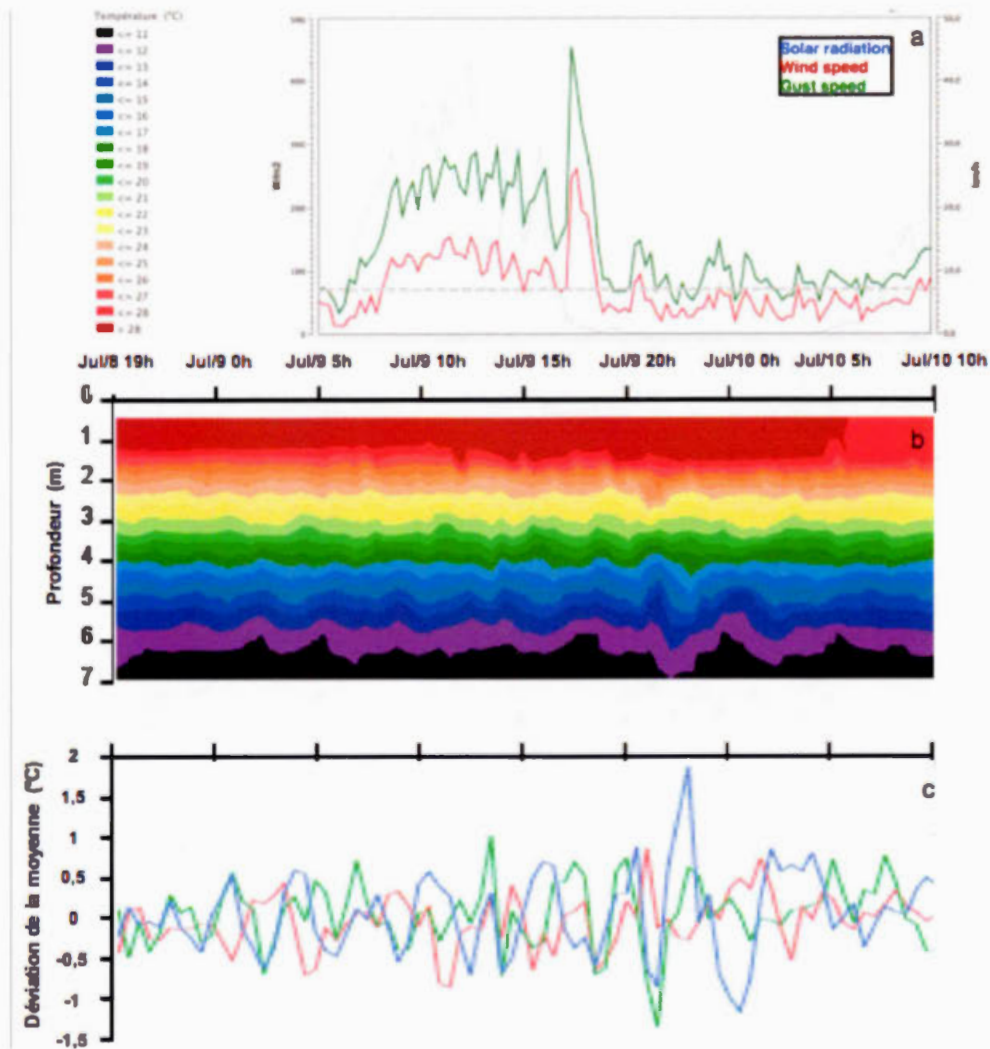


Figure F.2 Conditions environnementales au cours du cycle de 30h du 9 au 10 juillet 2010 au lac Bromont

a) Conditions atmosphériques (S.Paquet et D. Planas, communication personnelle, avril 2017) mesurées par la station météorologique au lac Bromont; la ligne bleue représente la radiation solaire (W/m^2), la ligne rouge représente la vitesse du vent (km/h), la ligne verte représente la vitesse des rafales (km/h), la ligne grise représente le seuil de 7,2 km/h qui produit des ondes internes; b) Stratification de la colonne d'eau dans la zone pélagique, mesurée par la chaîne de thermistors; c) Déviation de la température horaire (S.Paquet et D. Planas, communication personnelle, avril 2017) par rapport à la moyenne journalière dans le métalimnion, rouge = 3m, vert = 4m, bleu = 5m.

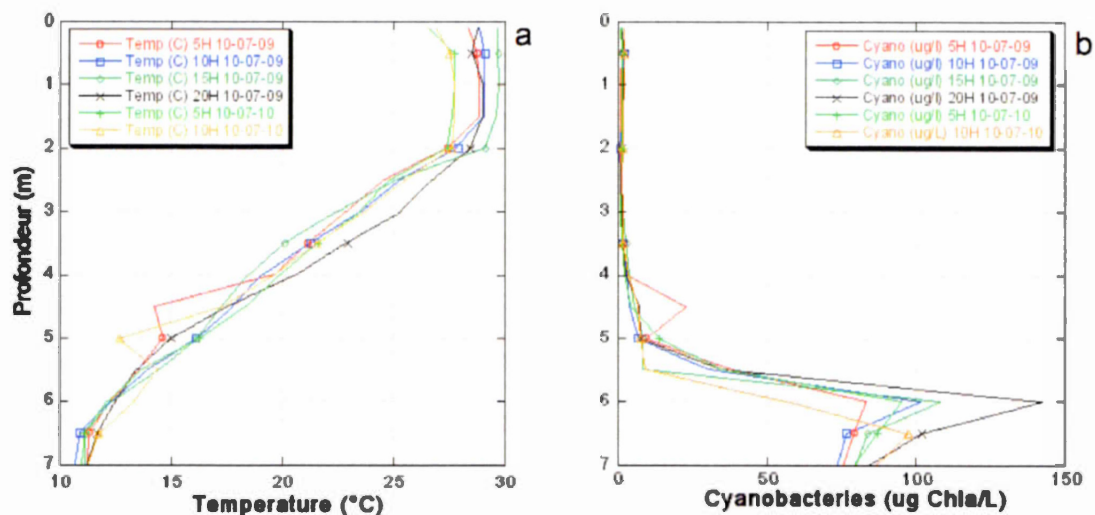


Figure F.3 Distribution verticale des cyanobactéries dans la colonne d'eau au cours du cycle de 30h du 9 au 10 juillet 2010 au lac Bromont

a) Profil vertical de la stratification (température, °C) dans la zone pélagique, mesuré par le fluoroprobe; b) Profil vertical des cyanobactéries (ug Chl *a* /L), mesuré par le fluoroprobe. Les lignes rouges représentent les mesures le 9 juillet au lever du soleil (5h), les lignes bleues représentent les mesures le 9 juillet en avant-midi (10h), les lignes olive représentent les mesures le 9 juillet en après-midi (15h), les lignes noires représentent les mesures le 9 juillet au coucher du soleil (20h), les lignes vertes représentent les mesures le 10 juillet au lever du soleil (5h), les lignes orange représentent les mesures le 10 juillet en avant-midi (10h)

LISTE DES RÉFÉRENCES

- Adams, D.G. et P.S. Duggan. 1999. Heterocyst and akinete differentiation in cyanobacteria. *New Phycologist*. 144, p. 3-33
- Barbiero, R.P. et E. B. Welch. 1992. Contribution of benthic blue-green algal recruitment to lake populations and phosphorus translocation. *Freshwater Biology*. 27, p. 249-260
- Barranguet, C. et J. Kromkamp. 2000. Estimating primary production rates from photosynthetic electron transport in estuarine microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series*. 204, p. 39-52
- Battistuzzi, F.U. et S. B. Hedges. 2009. A Major Clade of Prokaryotes with Ancient Adaptations to Life on Land. *Molecular Biology and Evolution*. 26, p. 335-343
- Beutler, M., K.H. Wiltshire, B. Meyer, C. Moldaenke, C.Lüring, M. Meyerhöfer, U.P. Hansen et H. Dau. 2002. A fluorometric method for the differentiation of algal populations *in vivo* and *in situ*. *Photosynthesis Research*. 72, p. 39-53
- Blukacz E.A., B.J. Shuter, et W.G. Sprules. 2009. Towards understanding the relationship between wind conditions and plankton patchiness. *Limnology Oceanography*. 54, p. 1530-1540
- Bostrom, B. A.-K. Pettersson et I. Ahlgren. 1989. Seasonal dynamics of a cyanobacteria-dominated microbial community in surface sediments of a shallow eutrophic lake. *Aquatic Sciences*. 51, p. 153-178
- Bourrelly, P. 1969. Quelques remarques sur la classification des algues bleues. *Oesterreichische Botanische Zeitschrift*. 116, p. 273-278
- Brunberg, A.K. et P. Blomqvist. 2003. Recruitment of *Microcystis* (Cyanophyceae) from lake sediments: the importance of littoral inocula. *Journal of Phycology*. 39, p. 58-63
- Champoux, C. 1999. *Plan de gestion du bassin versant du lac Bromont en vue de perpétuer les activités récréatives sur le lac, Bromont (Québec)*. Municipalité de la Ville de Bromont : Bromont, 142 pp.

- Chauvat, F.B.C., M. Herdman. et F. Joset-Espardellier. 1982. Energetic and metabolic requirements for the germination of akinetes of the cyanobacterium *Nostoc* PCC 7524. *Archives of Microbiology*. 133, p. 44-49
- Chorus, I. et J. Bartram. 1999. *Toxic Cyanobacteria in Water: A Guide to Their Public Health Consequences, Monitoring, and Management*. E & FN Spon Press: Londres. 416 pp.
- Chonudomkul, D., W. Yongmanitchai, C. Sookpreedee, P. Yongmanitchai, W. Arunpairojana et P. Kermanee. 1998. Diversity of Blue-Green Algae and Green Algae in the Deciduous Dipterocarp Forest at Huai Kha Khang Wildlife Sanctuary. *Kasetsart Journal (Natural Sciences)*. 32, p. 339-346
- Cohn, F. 1853. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte mikroskopischer Algen und Pilze. *Nova Acta Academiae Leopoldino-Carolinae*. 24, p. 103-256
- Consalvey M., R.G. Perkins, D.M. Paterson et G.J.C. Underwood. 2005. PAM fluorescence: a beginners guide for benthic diatomists. *Diatom research*. 20, p. 1-22
- Davis, T.W., D.L. Berry, G.L. Boyer et C.J. Gobler. 2009. The effects of temperature and nutrients on the growth and dynamics of toxic and non-toxic strains of *Microcystis* during cyanobacteria blooms. *Harmful Algae*. 8, p. 715–725
- Deblois, C.P., A. Marchand et P. Juneau. 2013. Comparison of Photoacclimation in Twelve Freshwater Photoautotrophs (Chlorophyte, Bacillaryophyte, Cryptophyte and Cyanophyte) Isolated from a Natural Community. *PLoS ONE*. 8, p. 1-14
- De Nobel, W.T., J.L. Snoep, H.V. Westerhoff et L.R. Mur. 1997. Interaction of nitrogen fixation and phosphorus limitation in *Aphanizomenon flos-aquae* (cyanophyceae). *Journal of Phycology*. 33, p. 794-799
- Dokulil, M.T. et K. Teubner. 2000. Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia*. 438, p. 1–12
- Eilers, P.H.C. et J.C.H. Peeters. 1988. A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecological Models*. 42, p. 199-215
- Elliott, J.A., J.T Stephen, C. Huntingford et G.J Richard. 2005. Combining a regional climate model with a phytoplankton community model to predict future changes in phytoplankton in lake. *Freshwater Biology*. 50, p. 1404–1411

- Evans, M.A., S. MacIntyre et G.W. Kling. 2008. Internal wave effects on photosynthesis: Experiments, theory, and modeling. *Limnology and Oceanography*. 53, p. 339–353
- Falkowski P.G. et J.A. Raven. 1997. *Aquatic Photosynthesis*. Blackwell Science: Malden. 375 pp.
- Feuillade, J. 1994. The cyanobacterium (blue-green alga) *Oscillatoria rubescens*. D.C. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie (Advances in Limnology)*. 41, p. 77-93
- Fietz, S., G. Kobanova, L. Izmet'seva et A. Nicklisch. 2005. Regional, vertical and seasonal distribution of phytoplankton and photosynthetic pigments in Lake Baikal. *Journal of Plankton Research*. 27, p. 793–810
- Forget, M.-H., R. Carignan et C. Hudon. 2009. Influence of diel cycles of respiration, chlorophyll, and photosynthetic parameters on the summer metabolic balance of temperate lakes and rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 66, p. 1048–1058
- Gilbert, M., A. Domin, A. Becker et C. Wilhelm. 2000. Estimation of primary productivity by chlorophyll *a* *in vivo* fluorescence in freshwater phytoplankton. *Photosynthetica*. 38, p. 111-126
- Halstvedt, C.B., T. Rohrlack, T. Andersen, O. Skulberg et B. Edvardsen. 2007. Seasonal dynamics and depth distribution of *Planktothrix* spp. in Lake Steinsfjorden (Norway) related to environmental factors. *Journal of Plankton Research*. 29, p. 471-482
- Haney, J.F. 1987. Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 21, p. 467-475
- Hansson, L.-A. et C. Brönmark, 2005. *The biology of lakes and ponds*. éd. Oxford University Press: Oxford. 285 pp.
- Hartig, P., K. Wolfstein, S. Lippemeier et F. Colijn. 1998. Photosynthetic activity of natural microphytobenthos populations measured by fluorescence (PAM) and ¹⁴C-tracer methods: a comparison. *Marine Ecology Progress Series*. 166, p. 53-62
- Head, R. M., R. I. Jones et A. E. Bailey-Watts. 1999. An assessment of the influence of recruitment from the sediment on the development of planktonic populations of cyanobacteria in a temperate mesotrophic lake. *Freshwater Biology*. 41, p. 759-769

Ibelings, B.W., B.M.A. Kroon et L.R. Mur. 1994. Acclimation of photosystem II in a cyanobacterium and a eukaryotic green alga to high and fluctuating photosynthetic photon flux densities, simulating light regimes induced by mixing in lakes. *New Phytologist*. 128, p. 407-424

Imberger J. et G. Parker. 1985. Mixed layer dynamics in a lake exposed to a spatially variable wind field. *Limnology. Oceanography*. 30, p. 473-488

Imberger, J. et J.C. Patterson. 1989. Physical Limnology. *Advances in Applied Mechanics*. 27, p. 303-475

Jacquet, S., J.-F. Briand, C. Lebourlangier, C. Avois-Jacquet, L. Oberhaus, B. Tassin, B. Vinçon-Leite, G. Paolini, J.-C. Druart, O. Anneville et J.-F. Humbert. 2005. The proliferation of the toxic cyanobacterium *Planktothrix rubescens* following restoration of the largest natural French lake (Lac du Bourget). *Harmful Algae*. 4, p. 651-672

Jakob, T., U. Schreiber, V. Kirchesch, U. Langner et C. Wilhelm. 2005. Estimation of chlorophyll content and daily primary production of the major algal groups by means of multiwavelength-excitation PAM chlorophyll fluorometry: performance and methodological limits. *Photosynthesis Research*. 83; p. 343-361

Jeppesen, E., M. Sondergaard, J.P. Jensen, K.E. Havens, O. Anneville, L. Carvalho, M.F. Coveney, R. Deneke, M.T. Dokulil, B. Foy, D. Gerdeaux, S.E. Hampton, S. Hilt, K. Kangur, J. Köhler, E.H.H.R. Lammens, T.L. Lauridsen, M. Manca, M.R. Miracle, B. Moss, P. Noges, G. Persson, G. Phillips, R. Portielje, S. Romo. C.L. Schelske, D. Straile, I. Tatrai, E. Willen et M. Winder. 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology*. 50, p. 1747-1771

Jöhnk KD, Huisman J, Sharples J, Sommeijer B, Visser PM et Strooms JM. 2008. Summer heat waves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global Change Biology*. 14, p. 495-512

Jourdain, M. 2010. Les effets des variables environnementales sur le recrutement des cyanobactéries et des akinètes. Mémoire présenté à la Faculté des sciences, Université du Québec à Montréal, Montréal, 112 pp.

Kaiblinger, C., S. Greisberger, K. Teubner et M.T. Dokulil. 2007. Photosynthetic efficiency as a function of thermal stratification and phytoplankton size structure in an oligotrophic alpine lake. *Hydrobiologia*. 578, p. 29-36

- Kamarainen, A.M., Yuan, H., Wu, C.H. et Carpenter, S.R. 2009. Estimates of phosphorus entrainment in Lake Mendota: a comparison of one-dimensional and three-dimensional approaches. *Limnology and Oceanography: Methods*. 7, p. 553–567
- Karlsson-Elfgren, I. et A.-K. Brunberg. 2004. The importance of shallow sediments in the recruitment of *Anabaena* and *Aphanizomenon* (cyanophyceae). *Journal of Phycology*. 40, p. 831-836
- Karlsson-Elfgren, I., K. Rengefors et S. Gustafsson. 2004. Factors regulating recruitment from the sediment to the water column in the bloom-forming cyanobacterium *Gloeotrichia echinulata*. *Freshwater Biology*. 49, p. 265-273
- Kim, B.H., W.S. Lee, Y.-O. Kim, H.-O. Lee et M.-S. Han. 2005. Relationship between akinete germination and vegetative population of *Anabaena flos-aquae* (Nostocales, Cyanobacteria) in Seokchon reservoir (Seoul, Korea). *Archives of Hydrobiology*. 163, p. 49-64
- Klausmeier, C.A. et E. Litchman. 2001. Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns. *Limnology and Oceanography*. 46, p. 1998-2007
- Kolber, Z. et P.G. Falkowski. 1993. Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ. *Limnology and Oceanography*. 38, p. 1646-1665
- Komarek J., 2010. Modern taxonomic revision of planktic nostocacean cyanobacteria: a short review of genera. *Hydrobiologia*. 639, p. 231-243
- Komarek J. et J. Komarkova, 2004. Taxonomic review of the cyanoprokaryotic genera *Planktothrix* and *Planktothricoides*, *Czech Phycology*. 4, p. 1-18
- Konopka, A. 1989. Metalimnetic cyanobacteria in hard water lakes: buoyancy regulation and physiological state. *Limnology and Oceanography*. 34, p. 1174-1184
- Kromkamp, J.C., N.A. Dijkman, J. Peene, S.G.H. Simis et H.J. Gons. 2008. Estimating phytoplankton primary production in Lake IJsselmeer (The Netherlands) using variable fluorescence (PAM-FRRF) and C-uptake techniques. *European Journal of Phycology*. 43, p. 327-344
- Lathrop., R.C., S.R. Carpenter et D.M. Robertson. 1999. Summer water clarity responses to phosphorus, *Daphnia* grazing, and internal mixing in Lake Mendota. *Limnology and Oceanography*. 44, p. 137–146

Lennert-Cody C.E. et P.J.S. Franks. 2002. Fluorescence patches in high-frequency internal waves. *Marine Ecology Progress Series*. 235, p. 29–42

Lemmin, U. 1995. Limnologie physique. Dans *Limnologie générale*. Sous la direction de R.Pourriot et M. Meybeck. Paris, 956 pp.

Lund, J.W.G., C. Kipling et E.D. Le Cren, 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimation by counting. *Hydrobiologia*. 11, p. 1573-5117

MacIntyre, S. et R. Jellison. 2001. Nutrient fluxes from upwelling and enhanced turbulence at the top of the pycnocline in Mono Lake, California. *Hydrobiologia*. 466, p. 13–29

MacIntyre, S., J.F. Clark, R. Jellison, et J.P. Fram. 2009. Turbulent mixing induced by nonlinear internal waves in Mono Lake, California. *Limnology and Oceanography*. 54, p. 2255–2272

Marcé, R., C. Feijoo, E. Navarro, J. Ordonez, J. Goma et J. Armengol. 2007. Interaction between wind-induced seiches and convective cooling governs algal distribution in a canyon-shaped reservoir. *Freshwater Biology*. 52, p. 1336-1352

Marchetti, A., N.D. Sherry, P. Juneau, R.F. Strzepek et P.J. Harrison. 2006. Phytoplankton processes during a mesoscale iron enrichment in the NE subarctic Pacific: Part III—Primary productivity. *Deep-Sea Research II*. 53, p. 2131–2151

Marti, C.L. et J. Imberger. 2008. Exchange between littoral and pelagic waters in a stratified lake due to wind-induced motions: lake Kinneret, Israel. *Hydrobiologia*. 603, p. 25-51

Masojidek, J., J.U. Grobbelaar, L. Pechar et M. Koblizek. 2001. Photosystem II electron transport rate and oxygen production in natural waterblooms of freshwater cyanobacteria during the diel cycle. *Journal of Plankton Research*. 23, p. 57-66

Miller, M.M. et N. Lang. 1968. The fine structure of akinete formation and germination in *Cylindrospermum*. *Archiv fur Mikrobiologie*. 60, p. 303-313

Mooij, W.M., J.H. Janse, L.N. De Senerpont Domis, S. Hülsmann et B.W. Ibelings. 2007. Predicting the effect of climate change on temperate shallow lakes with the ecosystem model PCLake. *Hydrobiologia*. 584, p. 443–454

- Morris, A.W. et J.P. Riley. 1963. The determination of nitrate in seawater. *Analytica Chimica Acta*. 29, p. 272-279
- Murphy, J. et J.P. Riley. 1962. A modified single solution for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*. 27, p. 31-36
- Nusch, E. A. 1980. Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Archives of Hydrobiology Beih Ergebn Limnological*. 14, p. 14-36
- Oliver, R.L. 1994. Floating and sinking in gas-vacuolate cyanobacteria. *Journal of Phycology*. 30, p. 161-173
- Oliver, R.L. et G. G. Ganf. 2000. Freshwater blooms. Chap. 6. In *The ecology of Cyanobacteria*. B. A. Whitton et M. Potts (eds). Kluwer Academic Publishers, p. 149-194
- Olson, J.B., T.F. Steppe, R.W. Litaker et H.W. Paerl. 1998. N₂-Fixing Microbial Consortia Associated with the Ice Cover of Lake Bonney, Antarctica. *Microbial Ecology*. 36, p. 231-238
- Ostrovsky, I., Y.Z. Yacobi, P. Walline et I. Kalikhman. 1996. Seiche-induced mixing: Its impact on lake productivity. *Limnol. Oceanogr.* 41, p. 323-332
- Paerl, H. W. 1988. Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters. *Limnology and Oceanography*. 33, p. 823-847
- Paerl, H. W. and J. Huisman. 2008. Blooms like it hot. *Science*. 320; p. 57-58
- Paerl, H. W., N.S. Hall et E. Calandrino. 2011. Controlling harmful cyanobacterial blooms in a world experiencing anthropogenic and climatic-induced change. *Science of the total environment*. 409; p. 1739-1745
- Pannard, A., M. Bormans et Y. Lagadeuc. 2008. Phytoplankton species turnover controlled by physical forcing at different time scales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 65, p. 47-60
- Pannard, A., B.E. Beisner, D.F. Bird, J. Braun, D. Planas et M. Bormans. 2011. Recurrent internal waves in a small lake: potential ecological consequences for metalimnetic phytoplankton populations. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*. 1, p. 91-109

Pannard, A., D. Planas et B.E. Beisner. 2015. Macrozooplankton and the persistence of the deep chlorophyll maximum in a stratified lake. *Freshwater Biology*. 60, p. 1717–17331

Paul, V.J. 2008. Global Warming and Cyanobacterial Harmful Algal Blooms. Dans *Cyanobacterial Harmful Algal Blooms: State of the Science and Research Needs*. Sous la direction de H.K. Hudnell (éd.). New York: Springer. Collection: Advances in experimental medicine and biology. 619, 949 pp.

Peterson, B.J. 1980. Aquatic Primary Productivity and the ^{14}C - CO_2 Method: A History of the Productivity Problem. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11, p. 359-385

Preston, T., W.D.P. Stewart et C.S. Reynolds 1980. Bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* overwinters on sediment surface. *Nature*. 288, p. 365-367

Preusse, M., F. Peeters et A. Lorke. 2010. Internal waves and the generation of turbulence in the thermocline of a large lake. *Limnology and Oceanography*. 55, p. 2353–2365

Rengefors, K., S. Gustafsson et A. Stahl-Delbanco. 2004. Factors regulating the recruitment of cyanobacterial and eukaryotic phytoplankton from littoral and profundal sediments. *Aquatic Microbial Ecology*. 36, p. 213-226

Reynolds, C.S. 1972. Growth, gas vacuolation and buoyancy in a natural population of a planktonic blue-green alga. *Freshwater biology*. 2, p. 87-106

Reynolds, C.S. 1975. Interrelations of photosynthetic behaviour and buoyancy regulation in a natural population of a blue-green alga. *Freshwater Biology*. 5, p. 323–338

Reynolds, C.S. 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Holarctic Ecology*. 3, p. 141-159

Reynolds, C.S., R.L. Oliver et A.E. Walsby. 1987. Cyanobacterial dominance: the role of buoyancy regulation in dynamic lake environments. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 21, p. 379-390

Reynolds, C.S. et A.E. Walsby, 1975. Water blooms. *Biological revue*. 50, p. 437-481

Ritchie, R.J. 2008. Fitting light saturation curves measured using modulated fluorometry. *Photosynthetic Research*. 96, p.201–215

- Rother, J.A. et P. Fay. 1977. Sporulation and the development of planktonic blue-green algae in two Salopian Meres. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 196, p. 317-332
- Sartory, D.P., et J.U. Grobelaar. 1984. Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia*. 114, p. 177-187
- Schöne, K., S. Jähnichen, T. Ihle, F. Ludwig et J. Benndorf. 2010. Arriving in better shape: Benthic *Microcystis* as inoculum for pelagic growth. *Harmful Algae*. 9, p. 494-503
- Sherman, L.A., P. Meunier et M.S. Colon-Lopez. 1998. Diurnal rhythms in metabolism: A day in the life of a unicellular, diazotrophic cyanobacterium. *Photosynthesis Research*. 58, p. 25-42.
- Soranno P.A, S.R Carpenter et R.C Lathrop. 1997. Internal phosphorus loading in Lake Mendota: response to external loads and weather. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54, p. 1883-1893
- Spencer, C.N. et D.L. King. 1989. Role of light, carbon dioxide and nitrogen in regulation of buoyancy, growth and bloom formation of *Anabaena flos-aquae*. *Journal of Plankton Research*. 11, p. 283-296
- Stahl-Delbanco, A. et L.-A. Hansson. 2002. Effets of bioturbation on recruitment algal cells from the seed-bank of lake sediments. *Limnology and Oceanography*. 47, p. 1836-1843
- Stahl-Delbanco, A., L.-A. Hansson. et M. Gyllstrom. 2003. Recruitment of resting stages may induce blooms of *Microcystis* at low N :P ratios. *Journal of Plankton Research*. 25, p. 1099-1106
- Stanier, R.Y. et C.B. van Niel. 1941. The Main Outlines of Bacterial Classification. *Journal of Bacteriology*. 42, p. 437-466
- Stainton, M.P., M.J. Capel et F.A.J. Armstrong. 1974. The chemical analysis of freshwater. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada Miscellaneous Special Publication*. 25; Ottawa; p. 125
- Steedman, H. F. 1976. General and applied data on formaldehyde fixation of marine zooplankton. p. 103-154. In H. F. Steedman (ed.), *Zooplankton fixation and preservation*. The UNESCO Press. Paris

Stomp, M., J. Huisman, F. de Jongh, A.J. Veraart, D. Gerla, M. Rijkeboer, B.W. Ibelings, U.I.A. Wollenzien et L.J. Stal. 2004. Adaptive divergence in pigment composition promotes phytoplankton biodiversity. *Nature*. 432 p. 104-107

Sutherland, J.M., M. Herdman et W.D.P. Steward. 1985. Akinetes of the cyanobacterium *Nostoc* PCC 7524: morphological changes during synchronous germination. *Archives of Microbiology*. 142, p. 269-274

Suttle, C. A., et P. J. Harrison. 1980. Ammonium and phosphate uptake rates, N:P supply ratios, and evidence for N and P limitation in some oligotrophic lake. *Limnology and Oceanography*. 33, p. 186-202

Taiz, L. et E. Zeiger. 2006. *Plant physiology*. Sunderland, Mass. : Sinauer Associates. 4e éd. 764 pp.

Tan, X., F. Kong, H. Cao, Y. Yu et M. Zhang. 2008. Recruitment of bloom-forming cyanobacteria and its driving factors. *African Journal of Biotechnology*. 7, p. 4726-4731

Taranu, Z.E., R.W. Zurawell, F. Picks et I Gregory-Eaves. 2012. Predicting cyanobacterial dynamics in the face of global change: the importance of scale and environmental context. *Global Change Biology*. 18, p. 3477-3490

Teubner, K., R. Feyerabend, M. Henning, A. Nicklisch, P. Woitke et J.-G. Kohl. 1999. Alternative blooming of *Aphanizomenon flos-aquae* or *Planktothrix agardhii* induced by the timing of the critical nitrogen : phosphorus ratio in hypertrophic riverine lakes. *Archiv für Hydrobiologie, Special Issues in Advanced Limnology*. 54, p. 325-344

Thorpe, S.A., et R. Jiang. 1998. Estimating internal waves and diapycnal mixing from conventional mooring data in a lake. *Limnology and Oceanography*. 43, p. 936-945

Van Apeldoorn, M. E. , H. P. van Egmond, G. J. A. Speijers et G. J. I. Bakker. 2007. Toxins of cyanobacteria. *Molecular Nutrition and Food Research*. 51, p. 7-60

Verspagen, J.M.H., E.O.F.M. Snelder, P.M. Visser, J. Huisman, L.R. Mur et B.W. Ibelings. 2004. Recruitment of benthic *Microcystis* (Cyanophyceae) to the water column: internal buoyancy changes or resuspension? *Journal of Phycology*. 40, p. 260-270

Verspagen, J.M.H., E.O.F.M. Snelder, P.M. Visser, K.D. Jöhnk, B.W. Ibelings, L.R. Mur et J. Huisman. 2005. Benthic-pelagic coupling in the population dynamics of the harmful cyanobacterium *Microcystis*. *Freshwater Biology*. 50, p. 854-867

Vincent, W.F., J.A.E. Gibson, R. Pienitz, V. Villeneuve, P.A. Broady, P.B. Hamilton et C. Howard-Williams. 2000. Ice Shelf Microbial Ecosystems in High Arctic and Implications for Life on Snowball Earth. *Naturwissenschaften*. 87, p. 137-141

Visser, P. M., B. W. Ibelings, B. van Der Veer, J. Koedoods et L. R. Mur. 1996. Diurnal buoyancy changes of *Microcystis* in an artificially mixed storage reservoir. *Hydrobiologia*. 331, p. 131-141

Wagner C. et R. Adrian. 2009. Cyanobacteria dominance: Quantifying the effects of climate change. *Limnology Oceanography*. 54, p. 2460–2468

Walsby, A.E. 1973. A portable apparatus for measuring relative gas vacuolation, the strength of gas vacuoles, and turgor pressure in planktonic blue-green algae and bacteria. *Limnology and Oceanography*. 18, p. 653-658

Walsby, A. 2005. Stratification by cyanobacteria in lakes: a dynamic buoyancy model indicates size limitations met by *Planktothrix rubescens* filaments. *New Phytologist*. 168, p. 365-376

Walsby, A E., F.Schanz and M. Schmid. 2006. The Burgundy-Blood Phenomenon: A Model of Buoyancy Change Explains Autumnal Waterblooms by *Planktothrix rubescens* in Lake Zürich. *New Phytologist*, 169, p. 109-122

Wetzel, R.G. 2001. *Limnology, lakes and rivers ecosystems*. 3e éd. Elsevier, Academic Press: San Diego. 1006 pp.

Wilhelm, S. et R. Adrian. 2008. Impact of summer warming on the thermal characteristics of a polymictic lake and consequences for oxygen, nutrients and phytoplankton. *Freshwater Biology*. 53, p. 226–237

Wildman, R.B., J.H. Loescher et C. Winger. 1975. Development and germination of akinetes of *Aphanizomenon flos-aquae*. *Journal of Phycology*. 11, p. 96-104

Wood, S.A., K. Jentsch, A. Rueckert, D.P. Hamilton et S.C. Cary. 2009. Hindcasting cyanobacterial communities in lake Okaro with germination experiments and genetic analyses. *Federation of European Microbiological Societies Microbiology Ecology*. 67, p. 252-260

Yamamoto, Y. 2009. Effect of temperature on recruitment of cyanobacteria from the sediment and bloom formation in a shallow pond. *Plankton and Benthos Research*. 4, p. 95–103

Yamamoto, Y. 2010. Contribution of bioturbation by the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* to the recruitment of bloom-forming cyanobacteria from sediment. *Journal of Limnology*. 69, p. 102-111

Zevenboom, W., G. J. de Groot and L.R. Mur. 1980. Effects of light on Nitrate-limited *Oscillatoria agardhii* in Chemostat cultures. *Archives of Microbiology*. 125, p. 59-65

Zevenboom, W., A. Bij de Vaate et L.R. Mur. 1982. Assessment of factors limiting growth rate of *Oscillatoria agardhii* in hypertrophic lake Wolderwijd, 1978, by use of physiological indicators. *Limnology and Oceanography*. 27, p. 39-52