

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
AVANT-PROPOS.....	v
LISTE DES FIGURES	viii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE I	
RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE	3
1.1 Notions générales de limnologie	3
1.2 L'oxygène dissous et la formation de zones hypoxiques en lac	4
1.3 Conséquences de l'hypoxie sur les organismes lacustres.....	7
1.4 Notions de réseau trophique lacustre	8
1.5 Composition et rôles des détritux dans les écosystèmes lacustres.....	12
1.6 Isotopes stables comme outil en limnologie.....	15
1.7 Conclusion.....	18
1.8 Références.....	20
CHAPITRE II	
EST-CE QUE L'HYPOXIE MODULE L'INCORPORATION DES SOURCES SÉDIMENTAIRES HYPOLIMNÉTIQUES DANS LES RÉSEAUX TROPHIQUES LACUSTRES? UNE APPROCHE BASÉE SUR LE $\delta^{34}\text{S}$ ET LE $\delta^{13}\text{C}$	27
Résumé.....	28
Introduction.....	29
Matériel et méthodes.....	32
Localisation et caractérisation des lacs.....	32
Échantillonnages et préparations d'organismes.....	33
Préparations et analyses isotopiques.....	34
Modèles et approches statistiques.....	35
Résultats.....	37
Caractéristiques des plans d'eau.....	37
Valeurs isotopiques des invertébrés.....	37

Influence de l'oxygène dissous sur les larves de <i>chironomidae</i> de la zone profonde.....	38
Contribution des sources d'invertébrés aux communautés de poissons.....	39
Intensité d'hypoxie et contribution des sources sédimentaires hypolimnétiques.....	40
Analyse comparative de modèles de mélange isotopique	40
Discussion	41
Variabilité des valeurs isotopiques entre les sources d'invertébrés.....	41
Écarts isotopiques entre les sources d'invertébrés.....	41
Oxygène dissous et valeurs isotopiques des sources sédimentaires hypolimnétiques.....	42
Contribution des sources d'invertébrés pour soutenir les populations de poissons	43
Rôle de l'hypoxie sur la contribution des sources sédimentaires hypolimnétiques.....	44
Conclusion	45
Remerciements.....	46
Références	47
Tableaux.....	53
Légende des figures.....	55
Liste des figures	58
ANNEXE A VALEURS ISOTOPIQUES DES SOURCES D'INVERTÉBRÉS ET DES POISSONS.....	65
ANNEXE B ÉCARTS ISOTOPIQUES ENTRE LES SOURCES D'INVERTÉBRÉS PAR LACS	68
ANNEXE C RÉSULTATS DES TESTS D'HYPOTHÈSES ONE-SAMPLE T-TEST.....	69
ANNEXE D SUPERFICIES, VOLUMES ET CONCENTRATIONS EN OXYGÈNE DISSOUS DES LACS DE L'ÉTUDE.....	70

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	Cycle de brassage de l'eau caractérisant les lacs stratifiés des régions tempérées	3
1.2	Schéma d'un lac stratifié de région tempérée incluant les organismes et leurs différentes interactions reliant les différentes chaînes alimentaires.....	9
1.3	Proportion des groupes d'invertébrés qui composent le zoobenthos selon la profondeur dans des lacs oligotrophes	10
1.4	Contribution (%) des proies benthiques à la diète de différentes espèces de poissons selon la proportion des lacs	12
1.5	Schéma d'un cycle énergétique lacustre simplifié, incluant la voie détritique	13
1.6	Position trophique de consommateurs selon le pourcentage de carbone dérivé du phytoplancton.....	15

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le territoire québécois recèle de centaines de milliers de lacs qui sont de plus en plus recherchés comme lieux de détente et de villégiature. En conséquence, les activités anthropiques sont en augmentation et se déroulent de plus en plus près des plans d'eau. Inévitablement, la présence humaine accrue dans les bassins versants pourrait potentiellement modifier ces écosystèmes aquatiques et engendrer de nouvelles conditions dans le fonctionnement et la structure de ces écosystèmes (Mason, 1981; Lake *et al.*, 2000).

Il est frappant de constater les différents changements de préoccupations concernant les problèmes environnementaux, à travers les décennies. Par exemple, au niveau des lacs, on rapporte souvent dans les médias, ces dernières années, des problèmes liés aux apports excessifs de nutriments et de matières organiques qui sont reconnus, entre autres pour favoriser l'eutrophisation et les floraisons d'algues toxiques. Toutefois, il existe d'autres perturbations moins spectaculaires qui peuvent affecter les écosystèmes lacustres. Par exemple, on constate de plus en plus que les zones faibles en oxygène dissous (hypoxiques) prennent de l'ampleur et sont en augmentation, et ce, dans plusieurs écosystèmes aquatiques partout autour de la planète (Diaz, 2001; Pollock *et al.*, 2007). Diaz (2001) mentionne à ce sujet que la prolifération récente des zones hypoxiques est possiblement causée, en partie, par des apports soutenus en nutriments et en matière organique provenant des activités anthropiques dans les bassins versants.

L'oxygène dissous (O_2) est une molécule toute simple essentielle à la respiration de la plupart des organismes terrestres et aquatiques. Par le fait même, l' O_2 est souvent mentionné comme étant une composante essentielle au maintien de la biodiversité des écosystèmes lacustres (Särkkä, 1993; Nürnberg, 1995(a); Rabette et Lair, 1999; Lake *et al.*, 2000).

Par ailleurs, des études récentes suggèrent que certains organismes, situés à la base du réseau trophique lacustre, pourraient utiliser la matière organique sédimentaire (détritus) comme sources de carbones (Wetzel, 1995; Moore *et al.*, 2004; Rooney *et al.*, 2006). Cette source de nourriture pourrait potentiellement atteindre les plus hauts niveaux trophiques par l'entremise des relations prédateurs proies caractérisant les communautés piscicoles (Schindler et Scheuerell, 2002).

Étant donné que les écosystèmes lacustres pourraient être influencés par une augmentation des activités anthropiques (Mason, 1981; Carignan et Steedman, 2000; Lake *et al.*, 2000) et par les phénomènes de changements climatiques (Magnuson *et al.*, 1997), il devient donc primordial de comprendre leur fonctionnement et de connaître comment ils réagiront, entre autres à l'augmentation de la superficie des zones hypoxiques. Ce document se présente en deux parties distinctes. Un premier chapitre présente une rétrospective de littérature. Ce chapitre a pour objectif d'offrir au lecteur, une meilleure compréhension des notions de limnologie, de l'hypoxie en milieu lacustre, du réseau trophique lacustre et du rôle des détritus. Cette section inclut également une revue sommaire de l'utilisation des isotopes stables en milieu aquatique qui constitue un aspect important de l'approche méthodologique de l'article scientifique présenté au deuxième chapitre. Le chapitre II présente les principaux résultats de ce projet de maîtrise sous la forme d'un article scientifique s'intitulant « Est-ce que l'hypoxie module l'incorporation des sources sédimentaires hypolimnétiques dans les réseaux trophiques? Une approche basée sur le $\delta^{34}\text{S}$ et le $\delta^{13}\text{C}$ ».

CHAPITRE I

RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE

1.1 Notions générales de limnologie

Les lacs profonds des régions de climats tempérés sont généralement caractérisés par un régime de mélange saisonnier des eaux. Dans ces plans d'eau, il y a deux phases de stratification thermique de l'eau, soit une qui survient en été et une de moindre importance en hiver. Au printemps et à l'automne, les processus de brassage saisonnier vont permettre d'homogénéiser les propriétés physicochimiques de l'eau, à travers la colonne d'eau (Wetzel, 2001) (Fig. 1.1).

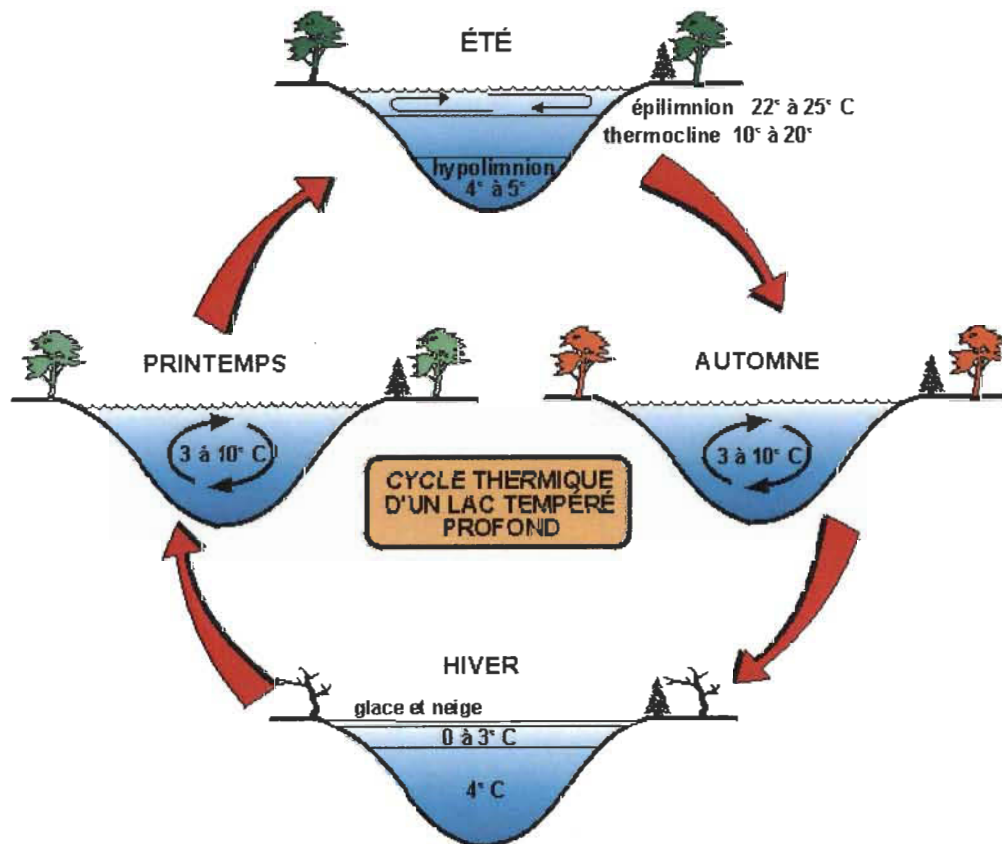


Figure 1.1 Cycle de brassage de l'eau caractérisant les lacs stratifiés des régions tempérées (Source : Cégep-Ste-Foy, 2010).

De la surface vers le fond du plan d'eau, la stratification thermique est caractérisée par la présence de l'épilimnion qui constitue la couche d'eau chaude en contact avec l'atmosphère, suivi de la thermocline (métalimnion) qui est une zone de mélange des eaux, située entre celles de l'épilimnion et de l'hypolimnion. Cette dernière, étant isolée des conditions qui prévalent en surface, est caractérisée par des températures froides de l'eau, près de 4 °C. C'est à cette température que la densité maximale de l'eau est atteinte, ce qui positionne verticalement l'hypolimnion dans la colonne d'eau, sous les strates thermiques, moins denses et plus chaudes. (Wetzel, 2001).

Les lacs peuvent également être classés selon le stade de productivité ou autrement dit, par leur stade d'eutrophisation. D'une façon générale, l'eutrophisation d'un plan d'eau survient lors de l'enrichissement en sels minéraux nutritifs qui peut apparaître d'une façon tout à fait naturelle dans l'eau, au cours du temps. Néanmoins, l'enrichissement de l'eau par les nutriments peut être accéléré par les activités anthropiques. Il est souvent approprié de faire une distinction entre l'eutrophisation naturelle et l'eutrophisation anthropique. Celle engendrée par les activités anthropiques apparaît beaucoup plus rapidement et est causée par des apports soutenus et élevés en matière organique et en nutriments dans le bassin versant du lac. C'est généralement le phosphore qui est le nutriment limitant dans les écosystèmes aquatiques d'eau douce, ce qui signifie que la productivité phytoplanctonique est contrôlée en grande partie par cet élément (Dillon et Rigler, 1974; Mason, 1981; Wetzel, 2001).

1.2 L'oxygène dissous et la formation de zones hypoxiques en lac

Les premiers travaux sur les déficits en oxygène dissous ont été menés, il y a longtemps par Birge et Juday (1911) et Hutchinson (1938). Ces études descriptives ont constitué à l'époque, un point de départ important pour la compréhension des processus physicochimiques en lac. Par la suite, d'autres chercheurs se sont intéressés à développer des modèles prédictifs concernant l'hypoxie lacustre (Lasenby, 1975; Linsey et Lasenby, 1985; Cornett, 1989; Molot *et al.*, 1992; Nürnberg, 1995a; Dillon, 2003).

La distribution verticale de l'O₂ dans la colonne d'eau des lacs stratifiés peut s'expliquer par des processus biologiques et des facteurs morphométriques. D'un point de vue biologique, on retrouve d'une part une production d'O₂ par la photosynthèse dans la zone photique¹ du lac et d'autre part, une consommation d'O₂ par les processus d'oxydation chimiques et biologiques survenant dans la zone aphotique² (Wetzel, 2001). Pour ces raisons, certains plans d'eau productifs, voire hypereutrophes, sont sujets à des variations diurnes de concentration en O₂ qui s'expliquent par un apport élevé provenant de la photosynthèse durant le jour et par la respiration des organismes durant la nuit (Wetzel, 2001). D'un point de vue morphométrique, certains plans d'eau profonds, en forme de cuvette et de faibles superficies, auront tendance à avoir une zone d'hypolimnion qui sera plus difficile à homogénéiser avec le reste de la colonne d'eau lors des épisodes de brassages saisonniers, favorisant ainsi un problème d'oxygénation des eaux sous-jacentes (Lasenby, 1975; Linsey et Lasenby, 1985; Cornett, 1989; Molot *et al.*, 1992; Nürnberg, 1995a; Dillon, 2003). De plus, l'encaissement prononcé du lac, en réduisant le brassage et la turbulence de la strate d'eau de surface, pourrait limiter la profondeur de diffusion de l'O₂ et empêcher d'atteindre un état d'équilibre de l'O₂ atmosphérique dans l'eau. Il existe d'autres facteurs qui peuvent influencer les concentrations d'O₂ en lac. Par exemple, la solubilité de l'O₂ dans l'eau diminue lorsque la température augmente et elle décroît quelque peu avec une réduction de la pression atmosphérique en altitude (Weiner, 2000; Wetzel, 2001). De plus, la solubilité de l'O₂ aura par contre tendance à augmenter avec une plus grande pression hydrostatique qui prévaut en profondeur des lacs (Weiner, 2000; Wetzel, 2001). En hiver, dans les régions tempérées du globe, la couche de glace fait que les échanges avec l'atmosphère et la photosynthèse deviennent limités, en raison de la barrière physique de la glace, contribuant également à réduire les concentrations d'O₂ dans la colonne d'eau. Par contre, les zones hypoxiques hivernales ne se forment pas aussi rapidement qu'en été, car l'O₂ est plus soluble en eaux froides et le taux de respiration métabolique est plus faible (Wetzel, 2001). Ce sont plutôt les lacs eutrophes et peu profonds qui sont

¹ Zone du lac où la lumière est présente et permet la photosynthèse.

² Zone du lac où la lumière ne pénètre plus en quantité suffisante pour assurer la photosynthèse.

susceptibles d'être affectés par de sévères réductions en O_2 causant dans certains cas, les « Winter kill » provoquant la mort massive de poissons (Linsey et Lasenby, 1985).

D'une façon naturelle, la concentration d' O_2 dans les profondeurs de l'hypolimnion baisse graduellement au cours de l'été, car cette zone est isolée de l' O_2 atmosphérique et étant un endroit sans lumière, constitue un lieu de respiration métabolique par les organismes hétérotrophes. Toutefois, les activités anthropiques dans les bassins versants pourraient augmenter les apports en matière organique et la concentration en nutriments, ce qui aura comme conséquence d'augmenter la productivité de ces lacs (Carignan et Steedman, 2000). Une hausse de la productivité primaire va conduire à une augmentation de matière organique sédimentaire particulaire ou dissoute, ce qui engendre une respiration accrue de l' O_2 par la présence d'une plus grande densité de microorganismes hétérotrophes (Lind, 1987; Cornett, 1989; Wetzel, 1995; Diaz, 2001). Dans ces conditions, il est possible que la transparence de l'eau soit réduite, ce qui pourrait engendrer une modification du profil thermique vertical dans la colonne d'eau (Mason, 1981; Wetzel, 2001). Dans ce cas, la hauteur de l'hypolimnion sera plus élevée, réduisant ainsi la hauteur de l'épilimnion qui demeure en contact avec l' O_2 atmosphérique et la zone de production de l' O_2 par la photosynthèse (Wetzel, 2001). À un stade avancé d'eutrophisation, la demande biologique en O_2 s'accroît inévitablement (Wetzel, 2001). On retrouvera alors des zones réductrices qui deviendront le siège de fermentations anaérobies produisant des gaz, tels que CH_4 , H_2S et NH_3 , conditions qui contrastent grandement avec les processus biogéochimiques qui prévalaient en présence de O_2 (Wetzel, 2001; Ramade, 2002).

Le réchauffement climatique par l'augmentation des températures de l'air et l'augmentation des événements de précipitations extrêmes pourrait modifier la durée et l'intensité de l'hypoxie dans les lacs stratifiés, durant la période estivale (Magnuson *et al.*, 1997). Par exemple, on prévoit pour les régions du nord-est de l'Amérique du Nord, une augmentation des épisodes de précipitations intenses favorisant l'érosion et le lessivage dans les bassins versants, apportant ainsi de plus grandes quantités de matière organique et de nutriments dans les plans d'eau. De plus, une hausse des températures pourrait favoriser le prolongement de la période de stratification thermique des couches

d'eau. En conséquence, la zone d'hypolimnion hypoxique pourrait apparaître plus tôt au printemps et se prolonger plus tard à l'automne (Magnuson *et al.*, 1997).

1.3 Conséquences de l'hypoxie sur les organismes lacustres

Étant donné que la majorité des organismes aquatiques ont besoin d'une concentration minimale en O₂ pour respirer, il est tout à fait concevable que les zones hypoxiques deviennent limitantes et fassent disparaître progressivement les espèces les moins tolérantes à ce stress.

Les zones hypoxiques peuvent potentiellement réduire la densité et la diversité de plusieurs espèces d'invertébrés benthiques, et ce, particulièrement lorsqu'elles demeurent présentes pendant plusieurs mois (Bazzanti et Seminara, 1985; Bazzanti et Seminara 1987; Särkkä, 1993; Popp et Hoagland, 1995; Kolar *et al.*, 1997; Real *et al.*, 2000). Au niveau des communautés de poissons, les zones hypoxiques pourraient réduire, entre autres, les sources de nourriture (ex. : invertébrés benthiques) et concentrer possiblement les différentes espèces dans un espace restreint. Conséquemment, ces pertes d'habitats pourraient potentiellement augmenter les interactions entre les prédateurs et les proies et en plus, éliminer les taxons d'eaux froides (Sellers *et al.*, 1998; Pollock *et al.*, 2007; Costantini *et al.*, 2008; Jones *et al.*, 2008). À plus long terme, il en va de la survie de certaines populations de poissons plus sensibles aux zones hypoxiques (Pollock *et al.*, 2007).

D'un point de vue écosystémique, des études récentes suggèrent la possibilité d'une altération des transferts d'énergie qui circulent normalement au sein des réseaux trophiques si les conditions d'hypoxie s'intensifient (Lake *et al.*, 2000; Pollock *et al.*, 2007). En effet, une perte de diversité fonctionnelle au niveau des espèces piscicoles pourrait modifier les flux de carbones (Taylor *et al.*, 2006), les cycles de nutriments (Vanni, 2002; McIntyre *et al.*, 2007), raccourcir les chaînes alimentaires (Post, 2002a) et ainsi déstabiliser les réseaux trophiques lacustres (Lake *et al.*, 2000; Moore *et al.*, 2004; Rooney *et al.*, 2006). Par ailleurs, lorsque les poissons sont confinés à ces zones

hypoxiques, ils peuvent être affectés au niveau physiologique. Ce sont habituellement des valeurs seuils minimums d'O₂ situées entre 5 et 6 mg·L⁻¹ qui sont généralement requises pour maintenir la plupart des poissons sportifs en Amérique du Nord (Doudoroff et Shumway, 1970; Davis, 1976; Weiner, 2000). Toutefois, il faut savoir que le seuil minimal d'oxygène peut varier largement entre les espèces (Doudoroff et Shumway, 1970; Davis, 1976). Les conditions hypoxiques vont donc différer selon les organismes visés, mais des concentrations sous 3 mg·L⁻¹ O₂ sont souvent mentionnées dans la littérature, comme étant le seuil où débutent les effets physiologiques dommageables (Zhou *et al.*, 2001; Cooper *et al.*, 2002; Timmerman et Chapman, 2004; Wu *et al.*, 2003; Kövecses *et al.*, 2005; Martinez *et al.*, 2006). C'est le temps d'exposition aux conditions hypoxiques qui semble avoir le plus d'effet sur le type de réponse physiologique (Hugues, 1981). Par exemple, si un poisson doit demeurer longtemps en condition hypoxique, il devra s'adapter par le développement d'un nouvel équilibre métabolique (Hugues, 1981). Mais, il y a un coût métabolique à ce nouvel équilibre. Ce poisson devra payer une dette en O₂ lorsqu'il retournera en condition normoxique (Hugues, 1981). Lorsque l'O₂ ne peut être fourni en concentration suffisante, le poisson aura tendance à abaisser ses dépenses énergétiques (Hugues, 1981; Cooper *et al.*, 2002). À long terme, les processus de conservation d'énergie impliqueront une altération de la croissance (Zhou *et al.*, 2001; Kövecses *et al.*, 2005; Martinez *et al.*, 2006), du développement (Timmerman et Chapman, 2004) et de la reproduction (Wu *et al.*, 2003). Par contre en milieu naturel, les poissons qui sont des organismes mobiles auront généralement la possibilité de fuir ces zones faibles en O₂. Advenant cela, il est tout à fait concevable que les zones hypoxiques restreignent les communautés de poissons dans les habitats oxiques, au détriment du potentiel alimentaire ou de refuge qu'offre habituellement tout l'espace habitable du lac.

1.4 Notions de réseau trophique lacustre

En limnologie, on distingue habituellement quatre zones d'habitat qui sont reliées par des chaînes alimentaires basées sur des ressources distinctes, soient celles

ripariennes, littorales, pélagiques, et profondes (Fig. 1.2), (Schindler et Scheuerell, 2002).

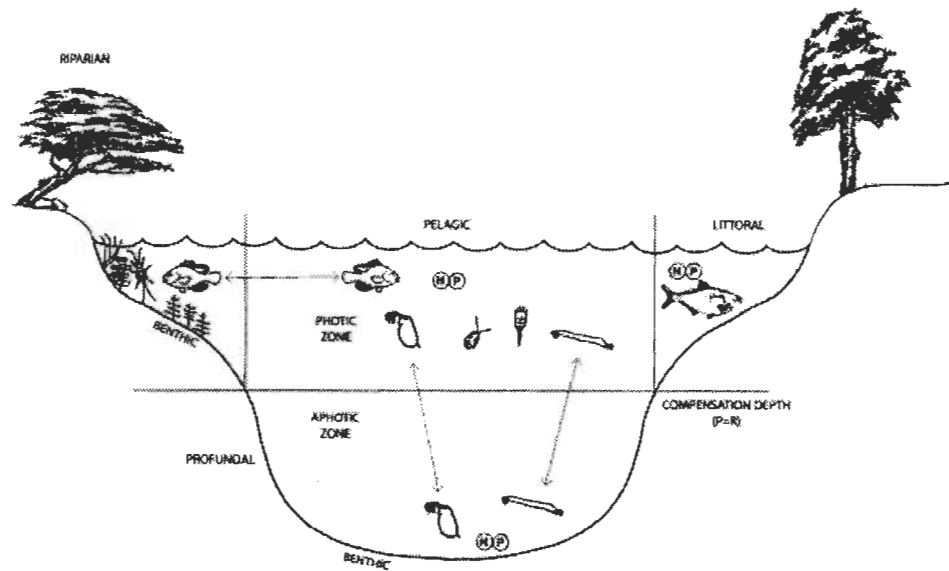


Figure 1.2 Schéma d'un lac stratifié des régions tempérées incluant les organismes et leurs différentes interactions reliant les différentes chaînes alimentaires (Source : Schindler et Scheuerell, 2002).

Les réseaux trophiques se définissent par un ensemble de liens qui relient les différents organismes entre eux dans un écosystème. C'est l'énergie lumineuse du soleil qui sert d'énergie de base aux différents organismes autotrophes (ex. : macrophytes et phytoplancton) dans les zones d'habitats ripariens, littoraux et pélagiques. Parallèlement, en absence de lumière, une faune diversifiée profite des débris sédimentaires constitués, entre autres, par les organismes morts provenant de tout le réseau trophique et qui s'accumule dans la zone profonde des lacs (Wetzel, 2001).

Par leur mobilité, les organismes sont reliés entre eux à travers différents processus de couplages, tels que la prédation, l'omnivorie et l'excrétion, engendrant des interactions entre les différentes chaînes alimentaires (Vadeboncoeur *et al.*, 2002). Par exemple, les poissons qui se nourrissent du benthos vont excréter des nutriments (ex. : azote ou phosphore) qui contribuent à soutenir le phytoplancton, lorsque les apports allochtones sont bas (Schindler et Scheuerell, 2002) (Fig. 1.2). Par ailleurs, plusieurs insectes aquatiques occupent plus d'un habitat durant leurs stades de développement, soit à l'état de larve dans les sédiments, de nymphes à travers la colonne

d'eau et terrestre rendus à maturité (Hare et Gosselin, 2003; Harper, 2008). Ces insectes contribuent donc à alimenter une variété de prédateurs situés dans les différentes chaînes alimentaires lacustres (Gratton et Vander Zanden, 2009).

La zone profonde des lacs peut paraître uniforme et ne contenir qu'une faible diversité d'organismes. Cependant, on retrouve dans cette zone des gradients de conditions physicochimiques et biologiques à l'interface des sédiments et de l'eau, fournissant une variété de niches hétérogènes (Hutchinson, 1993). Ce sont généralement les larves de diptères, telles que celles des chironomidés et des chaoboridés qui dominent essentiellement la faune benthique en profondeur des lacs avec des densités qui peuvent atteindre plusieurs milliers d'individus par mètre carré (Babler *et al.*, 2008). L'ordre des diptères est de loin le plus important et le plus diversifié en eau douce (Babler *et al.*, 2008; Harper, 2008) (Fig. 1.3). D'autres invertébrés complètent la diversité de la faune benthique au fond des lacs, avec entre autres les moules spheariidés, les nématodes et les oligochètes qui peuvent être parfois relativement très abondants (Wetzel, 2001; Babler *et al.*, 2008). On note cependant qu'en se rapprochant de la zone littorale, les larves de diptères sont surpassées par la diversité des autres groupes d'invertébrés (Fig. 1.3) (Babler *et al.*, 2008).

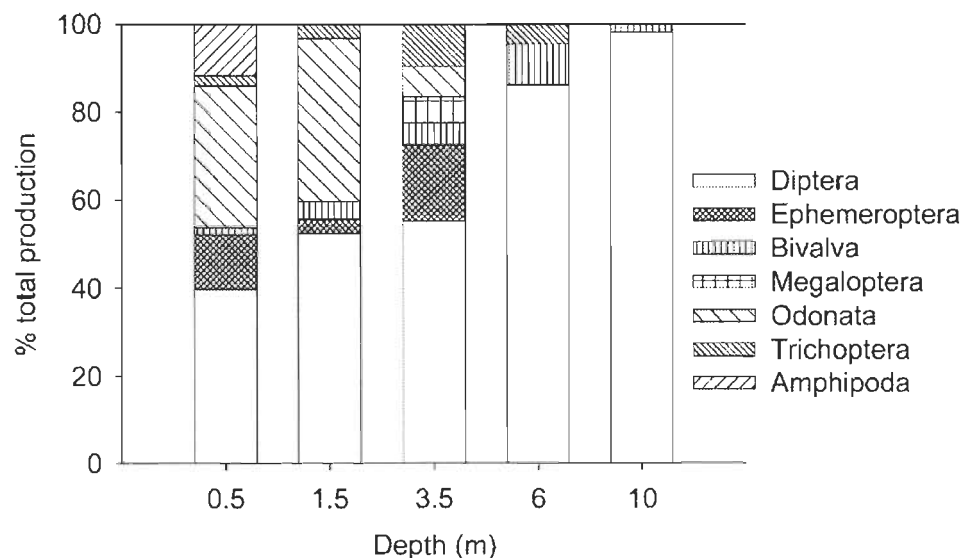


Figure 1.3 Proportion des groupes d'invertébrés qui composent le zoobenthos selon la profondeur dans des lacs oligotrophes (Source : Babler *et al.*, 2008).

On reconnaît de plus en plus l'importance des chaînes alimentaires benthiques comme une composante critique de l'écosystème. Selon plusieurs chercheurs, l'apport benthique contribue pour environ 40 % de la production secondaire dans le réseau trophique lacustre (Lindegaard, 1994; James *et al.*, 1998; Covich *et al.*, 1999; Babler *et al.*, 2008). D'une manière générale, les organismes du zoobenthos remplissent plusieurs rôles essentiels aux réseaux trophiques lacustres, par exemple en accélérant la décomposition des détritiques (Covich *et al.*, 1999). En plus, les invertébrés benthiques vont contribuer au cycle des nutriments par leurs processus d'excrétion et de bioturbation dans les sédiments (Covich *et al.*, 1999). Par ailleurs, les invertébrés benthiques peuvent constituer des proies préférentielles pour plusieurs espèces de poissons (Fig. 1.4). La prédation des poissons sur les communautés de zooplancton pourrait être plus importante advenant une baisse de densité des invertébrés benthiques dans la zone profonde des lacs en présence d'hypoxie (Schindler et Scheuerell, 2002). Donc, le fait de considérer séparément les différentes sources alimentaires et d'en exclure la faune benthique de la zone profonde de lacs pourrait contribuer à fausser la perception de la provenance de la productivité dans les réseaux trophiques lacustres (Schindler et Scheuerell, 2002; Vadeboncoeur *et al.*, 2002).

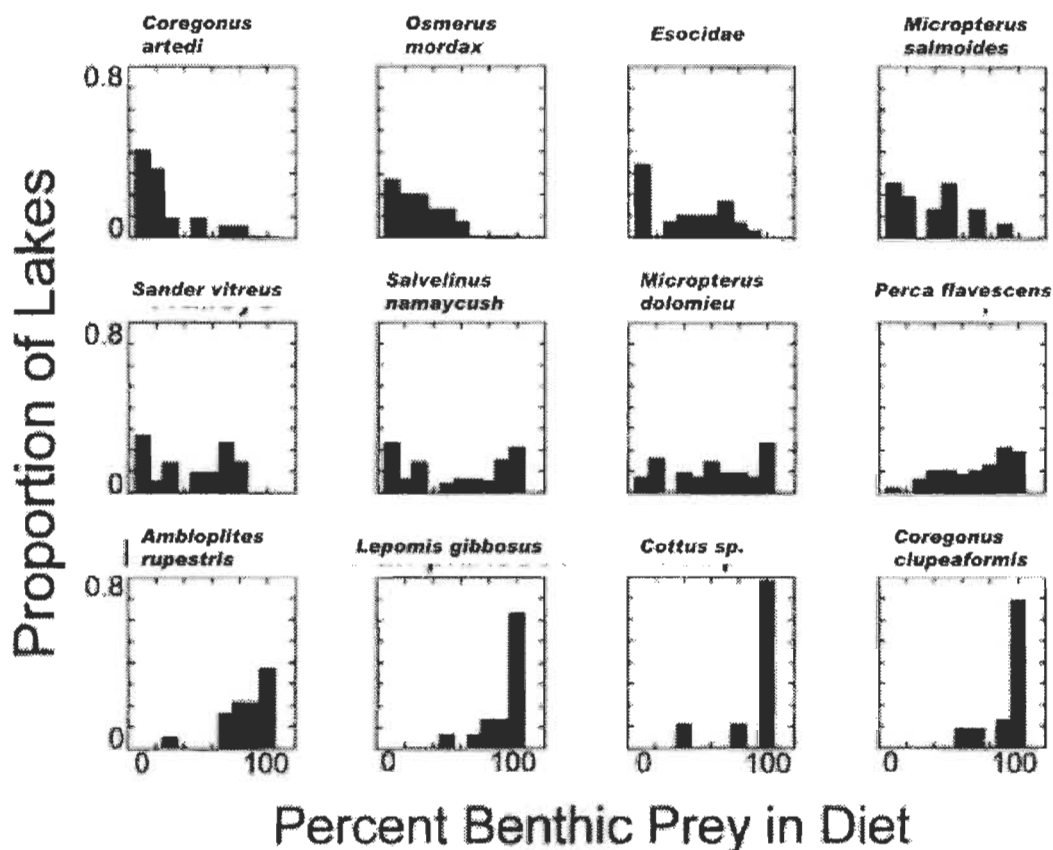


Figure 1.4 Contribution (%) des proies benthiques à la diète de différentes espèces de poissons selon la proportion des lacs (Source : Schindler et Scheuerell, 2002).

1.5 Composition et rôles des détritiques dans les écosystèmes lacustres

Il faut considérer qu'en présence de production primaire autotrophe, il y a généralement un système détritique qui y est associé (Barbeault, 2000). Les détritiques sont constitués de la matière organique et inorganique et finissent par se déposer sur les sédiments, au fond des lacs. La fraction organique est fournie essentiellement par le carbone provenant des organismes morts de source allo-autochtones de tous les niveaux trophiques (Wetzel, 1995; Cole *et al.*, 2006), tandis que celle inorganique est fournie principalement par l'érosion des sols dans le bassin versant (Wetzel, 2001).

Les détritiques sédimentaires lacustres peuvent être importants d'un point de vue nutritif, car ils sont formés en grande partie par des animaux morts et par des sources

végétales non consommées (Wetzel, 1995). De plus, les excréments des consommateurs peuvent contenir une portion non négligeable de matière nutritive, étant donné que les proies assimilées par les prédateurs ne sont jamais totalement digérées (Wetzel, 1995). Ainsi, sans la contribution de la voie trophique détritique aux réseaux trophiques, une part de l'énergie produite par le réseau trophique ne serait pas recyclée (Wetzel, 1995; Wetzel, 2001; Moore, *et al.*, 2004) (Fig. 1.5).

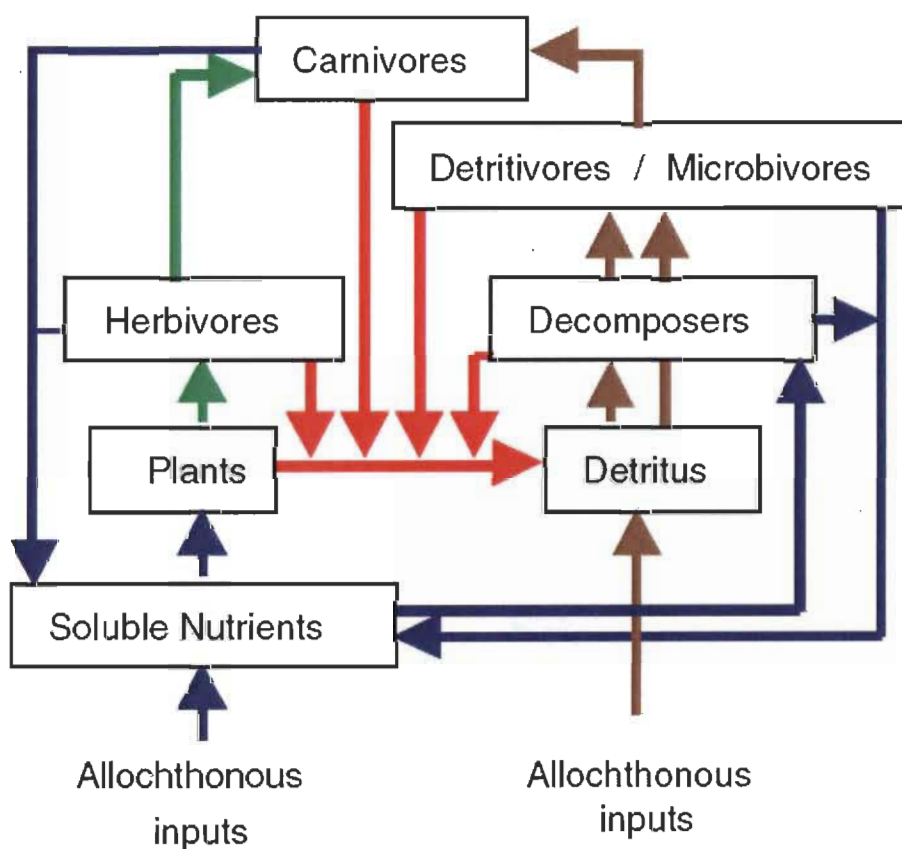


Figure 1.5 Schéma d'un cycle énergétique lacustre simplifié, incluant la voie détritique.

Les flèches vertes représentent la voie trophique de la production primaire végétale. Les flèches brunes indiquent la voie trophique des détritus. Les flèches rouges représentent tous les apports autochtones de matière morte vers le puits des détritus. Les flèches bleues illustrent les échanges de nutriments (Source : Moore *et al.*, 2004).

La structure des réseaux trophiques engendre probablement des bénéfices importants en stabilisant l'écosystème lacustre. Par exemple, la complexité des liens

dans les réseaux trophiques pourrait contribuer à une plus grande stabilité dans l'écosystème (Moore *et al.*, 2004; Rooney *et al.*, 2006). Traditionnellement, l'approche classique pour étudier les réseaux trophiques lacustres mettait l'accent sur les voies trophiques soutenues par la productivité primaire autotrophe littorale et pélagique (Moore *et al.*, 2004). Donc, le rôle des détritiques qui constituent une composante importante de l'écosystème était fréquemment négligé en écologie aquatique (Moore *et al.*, 2004). D'ailleurs, on pense que les détritiques pourraient contribuer à maintenir la stabilité et à la persistance des populations en plus d'avoir un substantiel impact sur la structure trophique et la biodiversité des écosystèmes (Moore *et al.*, 2004; Rooney *et al.*, 2006). En effet, on définit maintenant deux types de voies trophiques, une voie rapide d'échange énergétique soit celle produite par la photosynthèse et celle des détritiques qui se diffuse d'une façon plus lente (Moore *et al.*, 2004; Rooney *et al.*, 2006) (Fig. 1.5). Par exemple, le phytoplancton est plus facilement assimilable, tandis que les détritiques contiennent généralement des substances récalcitrantes à la digestion (Moore *et al.*, 2004; Rooney *et al.*, 2006). Toutefois, dans plusieurs lacs, la production primaire photosynthétique varie généralement selon la disponibilité, la qualité de l'énergie lumineuse et la concentration des nutriments, contrairement à celle de source détritique qui semble rester plus constante dans le temps et l'espace (Moore *et al.*, 2004; Rooney *et al.*, 2006). Un consommateur pouvant se nourrir à la fois d'une combinaison de proies provenant de sources photosynthétiques et de celles détritiques pourrait bénéficier d'une plus grande stabilité alimentaire et ainsi lui permettre d'acquérir une position trophique plus élevée comparativement aux consommateurs spécialisés qui se nourrissent seulement à partir d'une source (Moore *et al.*, 2004; Rooney *et al.*, 2006) (Fig. 1.6).

Il semble que l'énergie des détritiques pourrait se propager jusqu'aux niveaux trophiques supérieurs. Par exemple, l'analyse isotopique de poissons spécialistes benthophages (*catostomidae*) montre qu'ils peuvent être soutenus jusqu'à 100 % de sources de proies de sources détritiques sédimentaires, tandis que le grand brochet *Esox lucius* peut refléter jusqu'à 42 % de son alimentation en provenance de cette source (Croisetière *et al.*, 2009). Un consommateur situé au sommet du réseau trophique

pourrait donc acquérir une combinaison de proies de sources autotrophes pélagiques et détritiques sédimentaires pour assurer sa croissance.

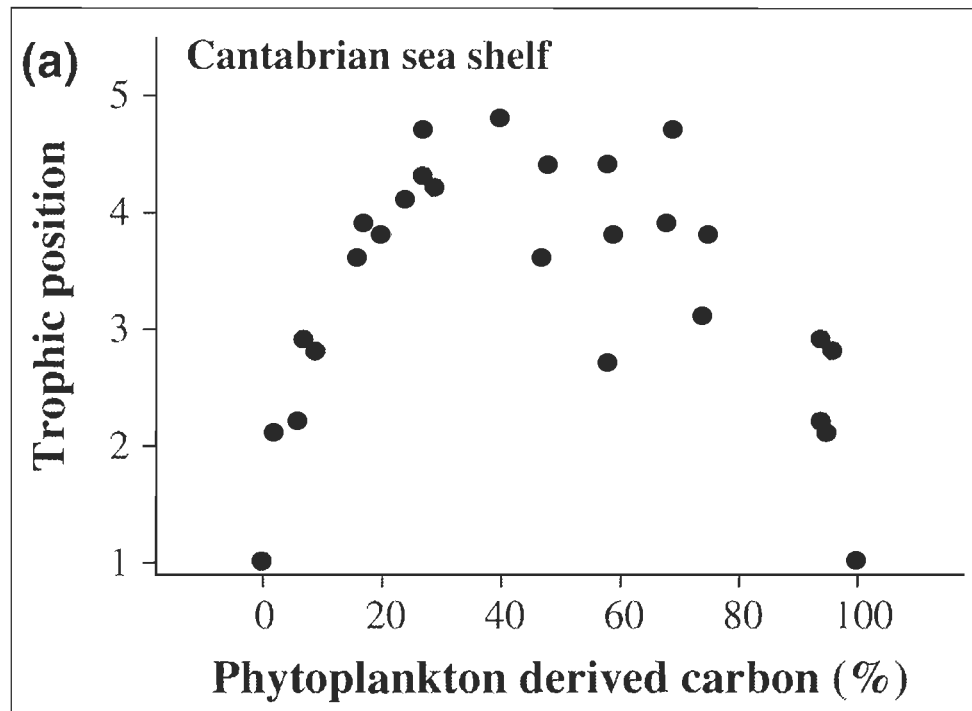


Figure 1.6 Position trophique de consommateurs selon le pourcentage de carbone dérivé du phytoplancton (Rooney *et al.*, 2006).

1.6 Isotopes stables comme outil en limnologie

Les réseaux trophiques sont difficiles et complexes à étudier sur le terrain. Heureusement les chercheurs ont de plus en plus accès à de nouveaux outils tels que les isotopes stables dont les méthodes d'analyses ne cessent de se perfectionner. Les isotopes stables sont maintenant à la disposition des écologistes qui les utilisent parfois comme traceurs trophiques, afin de suivre les cycles biochimiques et résoudre différents problèmes environnementaux (Peterson et Fry, 1987). Les isotopes stables sont des éléments jumeaux qui contiennent des neutrons en surplus (Fry, 2006). Les isotopes stables qui sont les plus utilisés en écologie proviennent d'éléments C, H, O, N et S, car ils constituent les bases du vivant (Fry, 2006; Peterson et Fry, 1987). Une valeur de delta (δ) s'exprime en partie par millier (‰) et représente la différence de ratio isotopique

lourd/léger d'un échantillon sur celui d'un standard reconnu internationalement (Peterson et Fry, 1987). Une valeur de delta près de zéro indique que le produit possède relativement la même quantité d'isotopes lourds que le standard, une valeur de delta supérieure à zéro signifie un enrichissement de l'isotope lourd, tandis qu'une valeur de delta inférieure à zéro représente une réduction de l'isotope lourd (Fry, 2006).

La distribution des isotopes dans les organismes vivants rend possible la distinction des différents régimes alimentaires par l'analyse isotopique des tissus de l'organisme et de sa diète. Différents processus biochimiques vont influencer la composition isotopique d'un organisme tels que le fractionnement et le mélange isotopique des sources alimentaires (Fry, 2006; Peterson et Fry, 1987). On explique les processus de fractionnement isotopique par le fait que l'isotope lourd diffuse plus lentement que l'isotope léger à travers les membranes cellulaires des organismes (McCutchan *et al.*, 2003; Fry, 2006). Notons que certains éléments possèdent des isotopes stables qui ont un très faible fractionnement isotopique, ce qui leur donne la caractéristique d'être relativement conservateurs entre les différents niveaux trophiques (Peterson et Fry, 1987; McCutchan *et al.*, 2003; Fry, 2006). Les processus de mélange vont survenir lorsqu'un consommateur ingère des sources de nourriture possédant des ratios isotopiques différents. En général, le consommateur aura une composition isotopique reflétant celle du mélange de ces sources de nourriture (Fry, 2006). Par exemple, un prédateur situé au sommet de la chaîne alimentaire aura un signal isotopique près de la moyenne de ses différentes proies. En théorie, il serait simple de considérer le ratio isotopique d'un animal comme étant en équilibre avec celui de sa source alimentaire. Mais, en pratique ce n'est pas toujours le cas, car souvent, les animaux se déplacent et peuvent modifier leurs comportements alimentaires dans le temps. De plus, lorsqu'un animal croît, il renouvelle constamment les tissus qui le composent (Hickman *et al.*, 2006). Il faut donc assumer que le taux de renouvellement des tissus d'un animal sera inversement proportionnel à sa masse, ce qui représente un renouvellement lent pour les muscles, moyen pour le foie et rapide pour le plasma (Fry, 2006; Perga et Gerdeaux, 2005). Par exemple, le plasma se régénère relativement plus vite et reflète plus rapidement un changement isotopique lors d'un changement de diète

(Fry, 2006; Suring et Wing, 2009). Il faut également considérer que le temps de renouvellement isotopique varie selon la taille du poisson, son taux de croissance, ainsi que les facteurs qui vont l'affecter, entre autres la température, car c'est un organisme ectotherme (Barnes et Jennings, 2007).

Les isotopes du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et ceux de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) sont probablement les traceurs les plus utilisés en écologie aquatique (Fry, 2006). L'isotope lourd du carbone (^{13}C) a une abondance naturelle de 1 sur 99 dans l'atmosphère (Fry, 2006). Le principal processus qui le fractionne est la photosynthèse qui varie selon le type de plantes C_3 ou C_4 et dans une moindre mesure, la respiration des organismes (Peterson et Fry, 1987). Le $\delta^{13}\text{C}$ est donc relativement conservateur entre les différents niveaux trophiques, mis à part un léger effet d'enrichissement d'environ 0.5‰ de l'isotope lourd qui peut survenir par la respiration (Peterson et Fry, 1987; McCutchan *et al.*, 2003). En lac, le $\delta^{13}\text{C}$ sert généralement à discerner la production primaire littorale (périphyton) avec un signal enrichi d'environ 7 ‰ en moyenne par rapport à la production primaire pélagique (phytoplancton) (Hecky et Hesslein, 1995; France, 1995; Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Post, 2002*b*). Le $\delta^{13}\text{C}$ est donc utile pour estimer l'appartenance trophique pélagique ou littorale d'un consommateur dans les écosystèmes aquatiques (Hecky et Hesslein, 1995; France, 1995; Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Post, 2002*b*).

Il est parfois nécessaire de combiner plus d'un isotope dans les études des réseaux trophiques (Fry, 2007). Par exemple, la combinaison des isotopes de carbone, d'azote et de soufre pourrait fournir des informations complémentaires afin d'améliorer la compréhension des impacts anthropiques sur les écosystèmes aquatiques (Fry, 2007).

Les isotopes du soufre ($\delta^{34}\text{S}$) sont davantage utilisés en écologie marine pour distinguer la chaîne alimentaire pélagique autotrophe de la chaîne détritique sédimentaire (Peterson et Fry, 1987; Fry, 2006). Les études utilisant le $\delta^{34}\text{S}$ en eau douce sont peu nombreuses (voir Fry, 1986; Peterson et Fry, 1987; McCutchan *et al.*, 2003; Martin *et al.*, 2008; Croisetière *et al.*, 2009). Présentant une variabilité moins grande qu'en milieu marin, le $\delta^{34}\text{S}$ se révèle tout de même prometteur pour discriminer les

sources pélagiques de celles des détritiques sédimentaires dans les écosystèmes lacustres (Croisetière *et al.*, 2009). Cette distinction isotopique prend toute son importance, dans la mesure où l'utilisation du $\delta^{13}\text{C}$ est souvent inappropriée pour discerner les sources pélagiques de celles détritiques, car les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ pourraient, dans ce cas, se chevaucher (France, 1996; Vander Zanden et Vadeboncoeur, 2002). Le $\delta^{34}\text{S}$ est relativement conservateur, car il n'y a pratiquement pas de fractionnement entre les différents niveaux trophiques (McCutchan *et al.*, 2003; Fry, 2006).

On assiste depuis quelques années au développement de nouvelles méthodes pour interpréter les signatures en isotopes stables. Les valeurs isotopiques ne servent plus seulement à décrire un portrait qualitatif de la diète d'un organisme dans l'écosystème, étant maintenant utilisées entre autres, dans des modèles quantitatifs de contributions des sources de nourriture. Certains de ces modèles se basent sur une méthode d'équilibre des masses isotopiques en intégrant les ratios isotopiques des différentes sources de nourriture pour estimer la diète d'un consommateur (Phillips et Gregg, 2003; Solomon *et al.*, 2011; Hopkins et Ferguson, 2012). Dans la littérature, plusieurs études utilisent ces modèles avec un seul traceur isotopique. Cela fonctionne bien en présence de seulement deux sources de nourriture et lorsque l'objectif se limite entre autres à quantifier les contributions littorales *vs* pélagique avec le $\delta^{13}\text{C}$ (Vander Zanden et Vadeboncoeur, 2002; Harrod et Grey, 2006; Vander Zanden *et al.*, 2011). Toutefois, une difficulté survient lorsque l'on veut quantifier la contribution de plus de deux sources de nourriture avec un seul isotope. Il est alors suggéré d'incorporer au moins un deuxième traceur afin de cerner l'intervalle de contribution et d'augmenter le pouvoir discriminatoire entre les sources (Phillips et Gregg, 2003).

1.7 Conclusion

Les lacs deviendront des endroits forts recherchés dans les prochaines années en raison d'une plus grande demande pour l'utilisation récréative de ces milieux. Même si ces écosystèmes évoluent et vieillissent d'une façon naturelle, ils demeurent cependant fragiles à l'augmentation des activités anthropiques dans les bassins versants. Pour cette

raison, il est primordial de pousser les recherches sur ces écosystèmes, afin de suivre et de comprendre comment le réseau trophique lacustre réagira face à ces nombreux changements. Certains plans d'eau qui sont sujets à la formation de zones hypoxiques constituent des écosystèmes plus sensibles aux impacts anthropiques (ex. : développements domiciliaires) (Evans *et al.*, 1996; Carignan et Steedman, 2000; Carignan, 2008) particulièrement dans un contexte de réchauffement climatique (Magnuson *et al.*, 1997). De plus, l'augmentation des zones hypoxiques pourrait potentiellement réduire les services rendus par ces écosystèmes. En effet, la qualité de l'eau pourrait en être affectée (Liboriussen *et al.*, 2009) ainsi que la biodiversité des organismes aquatiques, altérant les liens trophiques entre les organismes (Lake *et al.*, 2000; Pollock *et al.*, 2007). Or, dans une optique de biodiversité, il est sûrement souhaitable de conserver une hétérogénéité de liens trophiques et de maintenir une diversité d'organismes qui les utilisent (Wetzel, 1995; Moore *et al.*, 2004; Rooney *et al.*, 2006). Par exemple, les problèmes d'eutrophisation et d'hypoxie en prenant de l'ampleur dans les écosystèmes aquatiques semblent avoir le potentiel d'homogénéiser la structure des liens trophiques, déstabilisant et réduisant par le fait même la diversité des organismes qu'elles supportent (Wetzel, 1995; Sherwood *et al.*, 2002; Moore *et al.*, 2004; Rooney *et al.*, 2006).

Les sources de nourriture d'origine sédimentaire hypolimnétique ont souvent été négligées dans les études portant sur les réseaux trophiques lacustres. Pourtant de plus en plus d'études mentionnent l'importance et les nombreux rôles potentiels que les détritiques peuvent jouer dans les écosystèmes. Dans cette optique, nous présentons dans le prochain chapitre, une étude ayant pour objectif d'examiner l'influence de l'hypoxie sur la contribution des sources sédimentaires hypolimnétiques à la diète des communautés de poissons.

1.8 Références

- Babler A. L., Solomon C. T. et Schilke P.R. 2008. Depth-specific patterns of benthic secondary production in an oligotrophic lake. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 27(1): 108-119.
- Barbeault R. 2000. *Écologie générale: Structure et fonctionnement de la biosphère*. 5^e édition. Dunod. Paris. 326 p.
- Barnes C. et Jennings S. 2007. Effect of temperature, ration, body size and age on sulphur isotope fractionation in fish. *Rapid Commun. Mass. Spectrom.* 21: 1461-1467.
- Bazzanti M. et Seminara M. 1985. Seasonal changes of the profundal macrobenthic community in a polluted lake. *Schweiz. Z. Hydrol.* 47: 1-7.
- Bazzanti M. et Seminara M. 1987. Profundal macrobenthos structure as a measure of long-term environmental stress in a polluted lake. *Water, Air, Soil Pollut.* 33: 435-442.
- Birge E. A. et Juday C. 1911. The inland lakes of Wisconsin. The dissolved gases and their biological significance. *Bull. XXII., Wis. Geol. & Nat. Hist. Survey.* 20: 259.
- Carignan R. et Steedman R. J. 2000. Impacts of major watershed perturbations on aquatic ecosystems. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 57(2) : 1-4.
- Carignan R. 2008. Evolution de l'état des lacs de la municipalité de Saint-Hippolyte entre 1998 et 2007. UDM, Station de biologie des Laurentides. Pdf, 60p.
- Cégep-ste-foy 2010. Site internet visité le 19 mars 2010. www.cegep-ste-foy.qc.ca/htm
- Cole J. J., Carpenter S. R., Pace M. L., Van de Bogert M. C., Kitchell J. L. et Hodgson J. R. 2006. Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. *Ecological Letters.* 9: 558-568.
- Cornett R. J. 1989. Predicting changes in hypolimnetic oxygen concentrations with phosphorus retention, temperature, and morphometry. *Limnol. Oceanogr.* 34(7): 1359-1366.
- Costantini M., Ludsin S. A., Mason D. M., Zhang X., Boicourt W. C. et Brandt S. B. 2008. Effect of hypoxia on habitat quality of striped bass (*Morone saxatilis*) in Chesapeake Bay. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65: 989-1002.

- Cooper R. U., Clough L. M., Farwell M. A. et West. T. L. 2002. Hypoxia-induced metabolic and antioxidant enzymatic activities in the estuarine fish *Leiostomus xanthurus*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 279: 1-20.
- Covich P. A., Palmer M. A. et Todd C. A. 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. BioScience. 49(2): 119-127.
- Croiseti re L., Hare L., Tessier A. et Cabana G. 2009. Sulphur stable isotope can distinguish trophic dependence on sediments and plankton in boreal lake. Freshwater Biol. 54: 1006-1015.
- Davis J. C. 1976. Exigences et crit res relatifs   l'oxyg ne dissous dans l'eau et leurs particularit s   l'environnement canadien. Conseil national de recherches Canada, CNRC no. 14101, 111p.
- Dillon P. J. et Rigler F. H. 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. Limnol. Oceanogr. 19(5): 767-773.
- Doudoroff P. et Shumway D. L. 1970. Dissolved oxygen requirement of freshwater fishes. Department of Fisheries and Wildlife Oregon State University. FAO. Corvallis, Oregon, U.S.A. 86: 291
- Diaz J. R. 2001. Overview of hypoxia around the world. Symposium papers. J. Environ. Qual. 30 : 275-281.
- Dillon P. J., Clark B. J., Molot L. A. et Evans H. E. 2003. Predicting the location of optimal habitat boundaries for lake trout (*Salvelinus namaycush*) in Canadian Shield lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 60: 959-970.
- Evans D. O., Nicholls K. H., Allen Y. C. et McMurtry M. J. 1996. Historical land use, phosphorus loading, and loss of fish habitat in lake Simcoe, Canada. Can. J. Aquat. Sci. 53(1): 194-218.
- France R. L. 1995. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. Limnol. Oceanogr. 40(7): 1310-1313.
- France R. L. 1996. Scope for use of stable carbon isotopes in discerning the incorporation of forest detritus into aquatic foodwebs. Hydrobiol. 325: 219-222.
- Fry B. 2006. Stable isotope ecology. Springer. New York, 313 p.

- Fry B. 2007. Coupled N, C and S stable isotope measurements using a dual-column gas chromatography system. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 21: 750-756.
- Gratton C. et Vander Zanden M. J. 2009. Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems. *Ecology.* 90(10): 2689-2699.
- Hare L. et Gosselin A. 2003. Burrowing behaviors of *Chaoborus flavicans* larvae and its ecological significance. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 22(4): 575-581.
- Harrod C. et Grey J. 2006. Isotopic variation complicates analysis of trophic relations within the fish community of Plußsee: a small, deep, stratifying lake. *Arch. für Hydrobiol.* 167 : 281-299.
- Harper P. P. 2008. Caractéristiques des ordres et des principales familles d'insectes. Notes de cours d'entomologie générale, Université du Québec à Trois-Rivières. 128 p.
- Hickman C. P. Jr., Roberts L. S., Larson A., L'Anson H. et Eisenhour D. J. 2006. Integrated principles of zoology, Thirteenth edition. McGrawHil. Toronto. 882p.
- Hecky R. E. et Hesslein R. H. 1995. Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 14(4): 631-653.
- Hopkins J. B. et Ferguson J. M. 2012. Estimating the diets of animals using stable isotopes and a comprehensive bayesian mixing model. *Plos One.* 7:1.
- Hugues J. M. 1981. Stress and fish. Freshwater Biological Association Cumbria, England. Academic Press, p. 121-143.
- Hutchinson G. E. 1938. On the relation between the oxygen deficit and the productivity and typology of lakes. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr.* 36: 336.
- Hutchinson G. E. 1993. A treatise on limnology. Vol. 4. The zoobenthos. New York: John Wiley & Sons. 944 p.
- James M. R., Weatherhead M. et Stangere C. 1998. Macroinvertebrate distribution in the littoral zone of lake Coleridge, South Island, New Zealand, effects of habitat stability, wind exposure, and macrophytes. *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.* 32: 287-305.
- Jones I. D., Winfield I. J. et Carse F. 2008. Assessment of long-term changes in habitat availability for Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in a temperate lake using oxygen profiles and hydroacoustic surveys. *Freshwater Biol.* 53: 393-402.

- Kolar C. S., Hudson P. L. et Savino J. F. 1997. Conditions for the return and simulation of the recovery of burrowing mayflies in western lake Erie. *Eco Appl.* 7: 665-676.
- Kövecses J., Sherwood G. D. et Rasmussen J. B. 2005. Impacts of altered benthic invertebrate communities on the feeding ecology of yellow perch (*Perca flavescens*) in metal-contaminated lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 153-162.
- Lake P. S., Palmer M. A., Biro P., Cole J., Covich A. P., Dahm C. J., Goedkoop G.W., Martens K. et Verhoeven J. 2000. Global change and the biodiversity of freshwater ecosystems: Impacts on linkages between above-sediment and sediment biota. *BioScience.* 50(12): 1099-1107.
- Lasenby D. C. 1975. Development of oxygen deficits in 14 southern Ontario lakes. *Limnol. Oceanogr.* 20(6): 993-999.
- Liboriussen L., Søndergaard M., Jeppesen E., Thorsgaard I., Grünfeld S., Jakobsen T. S. et Hansen K. 2009. Effects of hypolimnetic oxygenation on water quality: results from five Danish lakes. *Hydrobiol.* 625: 157-172.
- Lind O. T. 1987. Spatial and temporal variation in hypolimnetic oxygen deficits of a multidepression lake. *Limnol. Oceanogr.* 32(3): 740-744.
- Lindgaard C. 1994. The role of zoobenthos in energy flow in two shallow lakes. *Hydrobiol.* 275/276: 313-322.
- Linsey G. A. et Lasenby D. C. 1985. Comparison of summer and winter oxygen consumption rates in a temperate dimictic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1634-1639.
- Magnuson J. J., Webster K. E., Assel A. R., Bowser C. J., Dillon J., Eaton G., Evans E., Fee E. J., Hall R. I., Morstch L. R., Schindler D. W. et Quinn H. 1997. Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and precambrian shield region. *Hydrol. Processes.* 11: 825-871.
- Martin S., Proulx I. et Hare L. 2008. Explaining metal concentrations in sympatric *Chironomus* species. *Limnol. Oceanogr.* 53: 411-419.
- Martínez M. L., Landry C., Boehm R., Manning S., Cheek A. O. et Rees B. B. 2006. Effects of long-term hypoxia on enzymes of carbohydrate metabolism in the Gulf killifish, *Fundulus grandis*. *J. Exp. Biol.* 209: 3851-3861.
- Mason C. F. 1981. *Biology of freshwater pollution*. New York. Longman. 250 p.

- McIntyre B., Jones L. E., Flecker A. S. et Vanni M. J. 2007. Fish extinctions alter nutrient recycling in tropical freshwaters. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104(11): 4461-4466.
- Molot L. A., Dillon P. J., Clark B. I. et Neary B. P. 1992. Predicting end-of-summer oxygen profiles in stratified lakes. *Can. Fish. Aquat. Sci.* 49 : 2363-2372.
- Moore J. C. et 16 autres coll. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Eco Letters* 7: 584-600.
- McCutchan J. H., Lewis W. M., Kendall C. et McGrath C. C. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulphur. *Oikos*. 102: 378-390.
- Nürnberg G. K. 1995a. Quantifying anoxia in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 40(6): 1100-1111.
- Nürnberg G. K. 1995b. The anoxic factor, a quantitative measure of anoxia and fish species richness in central Ontario lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 124: 677-686.
- Perga M. E. et Gerdeaux D. 2005. Are fish what they eat all year round? *Oecologia*. 144: 598-606.
- Peterson B. J. et Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293-320.
- Phillips D. L. et Gregg J.W. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*. 136 : 261-269.
- Pollock M. S., Clarke L. M. J. et Dubé M. G. 2007. The effects of hypoxia on fishes: from ecological relevance to physiological effects. *Environ. Rev.* 15: 1-14.
- Popp A. et Hoagland K. D. 1995. Changes in benthic community composition in response to reservoir aging. *Hydrobiol.* 306: 159-171.
- Post D. M. 2002a. The long and short of food-chain length. *Trends in Eco & Evol.* 17(6): 269-277.
- Post D. M. 2002b. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3): 703-718.

- Rabette C. et Lair N. 1999. Spatial and temporal distribution of benthic stages of *Cyclops vicinus* and *Chaoborus flavicans* in relation to abiotic factors and benthic fauna. *Hydrobiol.* 390 : 61-72.
- Ramade F. 2002. Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement. 2e édition. Dunod, Paris 1075 p.
- Real M., Rieradevall M. et Prat N. 2000. *Chironomus* species (diptera: Chironomidae) in the profundal benthos of spanish reservoir and lake factors affecting distribution patern. *Freshwater Biol.* 43: 1-18.
- Rooney N., McCann K., Gellner G. et Moore J. C. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature.* 442: 265-269.
- Särkkä J. 1993. Diversity of meiofauna in the lacustrine profundal zone: bathymetric differences and influence of environmental factors. *Aquat. Sci.* 55(3): 197-205.
- Schindler D. E. et Scheuerell M. D. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos.* 98: 177-189.
- Sellers T. J., Parker B. R., Schindler D. W. et Tonn W. M. 1998. Pelagic distribution of lake trout (*salvelinus namaycush*) in small canadian shield lakes with respect to temperature, dissolved oxygen, and light. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 170-179.
- Sherwood, G. D., Kovacs J., Hontela A. et Rasmussen J. B. 2002. Simplified food webs lead to energetic bottlenecks in polluted lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1-5.
- Solomon C. T., Carpenter S. R., Clayton M. K., Cole J. J., Coloso J. J., Pace M. L., Vander Zanden M. J. et Weidel B. C. 2011. Terrestrial, benthic, and pelagic resource use in lakes: results from a three-isotope bayesian mixing model. *Ecology.* 92(5): 1115-1125.
- Suring E. et Wing S. R. 2009. Isotopic turnover rate and fractionation in multiple tissues of red rock lobster (*Jasus edwardsii*) and blue cod (*Parapercis colias*): consequences for ecological studies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 37: 56-63.
- Taylor B. W., Flecker A. S. et Hall Jr. R. O. 2006. Loss of a harvested fish species disrupts carbon flow in a diverse tropical river. *Science.* 313: 833.
- Timmerman C. M. et Chapman L. J. 2004. Hypoxia and interdemc variation in *Poecilia latipinna*. *J. Fish Biol.* 65: 635-650.

- Vadeboncoeur Y., Vander Zanden M. J. et Lodge D. M. 2002. Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models. *BioScience*. 52 (1): 44-54.
- Vander Zanden M. J. et Rasmussen J. B. 1999. Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*. 80: 1395-1404.
- Vander Zanden M. J., Vadeboncoeur Y. et Chandra S. 2011. Fish reliance on littoral-benthic resources and the distribution of primary production in lakes. *Ecosystems*. 14: 894-903.
- Vander Zanden M. J. et Vadeboncoeur Y. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology*. 83(8): 2152-2161.
- Vanni M. J. 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* (33): 341-370.
- Weiner R. E. 2000. Applications of environmental aquatic chemistry, a practical guide. Second Edition. CRC Press, New York. 436 p.
- Wetzel R. G. 1995. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshwater Biol.* 33: 83-89.
- Wetzel R. G. 2001. Limnology, lake and river ecosystems. Third Edition, Elsevier. California. 1006 p.
- Wu R. S. S., Bingshengzhou, Randall D. J., Woo N. Y. S. et Lam P. S. 2003. Aquatic hypoxia is an endocrine disruptor and impairs fish reproduction. *Environ. Sci. Technol.* 37 : 1137-1141.
- Zhou B. S., Wu R.S.S., Randall D. J. et Lam P. K. S. 2001. Bioenergetic and RNA/DNA ratios in the common carp (*Cyprinus carpio*) under hypoxia. *J. Comp. Physiol. B.* 171 : 49-5.

CHAPITRE II

EST-CE QUE L'HYPOXIE MODULE L'INCORPORATION DES SOURCES SÉDIMENTAIRES HYPOLIMNÉTIQUES DANS LES RÉSEAUX TROPHIQUES LACUSTRES? UNE APPROCHE BASÉE SUR LE $\delta^{34}\text{S}$ ET LE $\delta^{13}\text{C}$

Mathieu Langevin, Gilbert Cabana et Hélène Glémet

Département des Sciences de l'Environnement, Centre de Recherche sur les Interactions
entre Bassins Versants et Écosystèmes Aquatiques (RIVE), Université du Québec à
Trois-Rivières, C.P. 500, Trois-Rivières, Québec G9A 5H7, Canada

Correspondance :

Gilbert Cabana : gilbert.cabana@uqtr.ca

Résumé

Plusieurs études récentes suggèrent que les proies benthiques provenant de l'hypolimnion (ex. : larves de *chironomidae*) se nourrissant de détritus de source allo- ou autochtone pourraient constituer une source de nourriture complémentaire pour les communautés de poissons. Ces invertébrés se distinguent des autres sources (littorales ou pélagiques) par des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus négatives, possiblement causées par un lien trophique avec la boucle microbienne du recyclage du méthane. L'interprétation du réseau trophique par les modèles isotopiques « traditionnels » utilisant deux sources et un seul traceur, devient ambiguë, lorsqu'on ajoute une troisième source sans toutefois ajouter un traceur supplémentaire. Dans une étude de treize lacs du Bouclier canadien, nous montrons que les isotopes du soufre ($\delta^{34}\text{S}$) permettent de distinguer avec succès les sources sédimentaires hypolimnétiques de celles pélagiques ou littorales. De plus, les résultats du modèle de mélange isotopique à trois sources révèlent une grande variation dans l'utilisation des sources sédimentaires hypolimnétiques (0 à 70 %) par les communautés de poissons et une grande importance de ces sources dans des lacs intensément touchés par l'hypoxie.

Mots clés : lacs, poissons, chaînes alimentaires, réseaux trophiques, détritus, sédiments, hypoxie, isotopes stables et modèles de mélange isotopique

Introduction

Une grande part de la production primaire engendrée dans les écosystèmes lacustres n'est jamais totalement consommée par les organismes de niveaux supérieurs (Wetzel, 1995). Cette source de carbone se dépose généralement au fond des plans d'eau sous forme de détritits sédimentaire et devient potentiellement disponible comme source d'énergie pour la faune benthique profonde des lacs (Wetzel, 1995). La méthanogenèse dans les sédiments anoxiques (Rudd et Taylor, 1980) constitue un autre processus par laquelle la matière organique sédimentée deviendrait accessible aux réseaux trophiques via la consommation de bactéries méthano-oxydantes (Bunn et Boon, 1993) par l'entremise de certains invertébrés détritivores (ex. : larves de *chironomidea*) (Hershey *et al.*, 2006; Deines *et al.*, 2007; Ravinet *et al.*, 2010; Jones et Grey, 2011).

Or, peu d'étude s'intéresse au rôle trophique que pourraient accomplir ces invertébrés détritivores en profondeur des lacs, par exemple en étant une source de nourriture potentielle pour les poissons. La plupart des recherches caractérisant les réseaux trophiques lacustres ont porté davantage sur les voies trophiques pélagiques et littorales autotrophes (France, 1995; Hecky et Hesslein, 1995; Sabo *et al.*, 2009; Vander Zanden *et al.*, 2011).

Pourtant, plusieurs chercheurs proposent que les sources sédimentaires pourraient être importantes dans les réseaux trophiques (Wetzel, 1995; France, 1996; Lake *et al.*, 2000; Schindler et Scheuerell, 2002; Moore *et al.*, 2004) et suggèrent l'hypothèse que cette voie trophique pourrait rehausser la stabilité des écosystèmes et contribuer à maintenir leur biodiversité (Rooney *et al.*, Moore *et al.*, 2004).

Par ailleurs, l'utilisation des isotopes stables facilite grandement les études des réseaux trophiques. Il est connu qu'en milieu lacustre, le $\delta^{13}\text{C}$ reflète l'appartenance des organismes aux chaînes trophiques autotrophes littorales ou pélagiques (France, 1995; Hecky et Hesslein, 1995; Vander Zanden et Rasmussen, 1999). Davantage utilisé en écologie marine, les isotopes stables du soufre ($\delta^{34}\text{S}$) sont principalement utilisés pour

distinguer les organismes s'alimentant sur les producteurs primaires de ceux s'alimentant sur les sources sédimentaires. Par exemple, Fry, (1986) a utilisé le $\delta^{34}\text{S}$ pour examiner le lien entre le bactérioplancton de l'hypolimnion hypoxique avec les niveaux trophiques supérieurs. Grey et Deines (2005) et Martin *et al.* (2008) ont utilisé ce traceur pour examiner les régimes alimentaires interspécifiques de larves de *chironomidae* situés à différentes profondeurs dans les sédiments.

Dans une étude récente, Croisetière *et al.* (2009) proposent l'utilisation des isotopes stables du soufre ($\delta^{34}\text{S}$) pour distinguer les sources pélagiques autotrophes de celles sédimentaires en eau douce. En utilisant seulement les isotopes du carbone ($\delta^{13}\text{C}$), cette distinction reste difficile à faire, car les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des sources pélagiques ont tendance à chevaucher celles des sources sédimentaires hypolimnétiques (SH) (France, 1996; Croisetière *et al.* (2009).

Ce sont généralement les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ qui sont souvent utilisées dans des modèles de mélange isotopique, afin de relier les sources de nourritures aux consommateurs de plus haut niveau trophique (Fry, 2006). Par contre, l'interprétation du réseau trophique par un simple modèle isotopique du carbone utilisant deux sources (ex. : littorales/pélagiques) peut devenir ambiguë, si l'on dispose d'une troisième source (ex. : sources sédimentaires hypolimnétiques), car il n'y a pas d'unique solution qui en ressort (Phillips et Gregg, 2003). L'ajout du $\delta^{34}\text{S}$ comme deuxième traceur isotopique complémentaire dans ce modèle, pourrait potentiellement servir à discerner la contribution des sources SH utilisées par les invertébrés situés en profondeur des lacs.

Par ailleurs, certaines propriétés structurantes de l'écosystème lacustre semblent conditionner la contribution des différentes sources de carbone au reste du réseau trophique, notamment la morphométrie du plan d'eau (Dolson *et al.*, 2009) et la physicochimie de l'eau (Vadeboncoeur *et al.*, 2008). Par exemple, certaines études suggèrent que les attributs physicochimiques, tel que la transparence de l'eau (Solomon *et al.*, 2011; Chandra *et al.*, 2005) et la hausse des nutriments (Vadeboncoeur *et al.*, 2003) pourraient influencer la contribution relative des sources littorales et pélagiques

envers les niveaux trophiques supérieurs. Or, des apports excessifs en nutriments dans les écosystèmes aquatiques (Wetzel, 1995; Moore *et al.*, 2004; Rooney *et al.*, 2006) et la présence d'anoxie (Karlson *et al.*, 2007; Villnas *et al.*, 2012) pourraient avoir tendance à homogénéiser la structure et le fonctionnement de l'écosystème et par conséquent, déstabiliser et réduire la diversité des organismes dans le réseau trophique.

Étant donné que la matière organique détritique tend à se sédimer au fond des plans d'eau, elle sera souvent associée aux zones faibles en oxygène dissous (hypoxiques) des lacs (Cornett, 1989; Molot *et al.*, 1992). Dans ces conditions hypoxiques, les invertébrés détritivores peu mobiles pourraient donc devenir moins accessibles aux communautés de poissons (Pihl *et al.*, 1992; Lake *et al.*, 2000; Pollock *et al.*, 2007). En effet, les zones hypoxiques vont limiter la diversité et l'abondance des proies qui s'y trouvent (Bazzanti et Seminara, 1985; Bazzanti et Seminara, 1987; Särkkä, 1993; Popp et Hoagland, 1995; Kolar *et al.*, 1997; Real *et al.*, 2000). De plus, plusieurs espèces de poissons vont fuir ces zones hypoxiques (Kramer, 1987) et s'ils doivent s'y rendre pour s'alimenter ou se réfugier des prédateurs, plusieurs études expérimentales suggèrent qu'ils pourraient être physiologiquement affectés, selon les espèces (Zhou *et al.*, 2001; Pollock *et al.*, 2007). À plus long terme, l'abondance et la diversité des communautés piscicoles pourraient être réduites, reflétant la disparition de taxons moins tolérants à l'hypoxie (Clady, 1977; Nürnberg, 1995a). Il est donc intuitif de penser qu'en présence de conditions hypoxiques dans l'hypolimnion, le lien trophique avec les sources SH pourrait être diminué ou absent.

Dans cette étude, nous examinerons en premier lieu l'applicabilité du $\delta^{34}\text{S}$ et du $\delta^{13}\text{C}$ pour distinguer les différentes sources de proies (littorales, pélagiques et profondes) dans des réseaux trophiques lacustres présentant une stratification thermique. En second lieu, nous posons l'hypothèse selon laquelle la présence d'hypoxie pourrait affaiblir la contribution des sources SH envers les organismes de niveaux trophiques supérieurs tels que les poissons.

Matériel et méthodes

Localisation et caractérisation des lacs

L'étude s'est déroulée sur 13 lacs dans la région de la Mauricie, de Lanaudière et dans les basses Laurentides (Québec, Canada). Ces lacs sont tous localisés sur la rive nord du fleuve Saint-Laurent, près de la limite des basses terres du Saint-Laurent et du Bouclier canadien (Tableau 1).

Pour faire la bathymétrie de ces plans d'eau, nous avons utilisé un échosondeur GPS Garmin Gpsmap178C et nous avons extrait les variables morphométriques à l'aide de l'application *3d analyst* du logiciel ArcGis, (ESRI Institute. 2011). Ensuite, une multisonde YSI6600 a été utilisée pour mesurer les descripteurs physicochimiques (pH, oxygène dissous, conductivité et température), le long de la colonne d'eau, à chaque mètre (Quinlan *et al.*, 2005) dans quatre stations d'échantillonnages de chacun des plans d'eau. Ces stations ont été positionnées dans la fosse de profondeur maximale (Z_{max}), puis à 75 %, à 50 %, à 25 % de Z_{max} et à un mètre du rivage selon un tracé linéaire parallèle au *fetch* de chaque lac. Les lacs ont été visités à deux périodes, soit du 15 mai au 15 juin et du 1^{er} août au 10 septembre 2010. Seul le lac Croche2 diffère, car les travaux sur ce lac ne se sont déroulés qu'à une seule période, soit à la fin de septembre 2010.

Nous avons défini le seuil d'hypoxie à une concentration inférieure à $3 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ d'oxygène dissous, cette valeur seuil étant celle où la plupart des poissons commencent à être affectés et modifient leurs comportements (Doudoroff et Shumway, 1970; Davis, 1976; Pollock *et al.*, 2007). Il y a plusieurs façons de caractériser l'hypoxie en lac. Nous utilisons la surface relative d'hypoxie, car cette variable possède l'avantage de tenir compte des caractéristiques morphométriques des plans d'eau et se base sur les concentrations en oxygène dissous au-dessus des sédiments au fond des lacs (Molot *et al.*, 1992; Nürnberg, 1995 b). Cette variable est calculée selon le ratio de la surface des sédiments recouverts par de l'eau hypoxique ($<3 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ d'oxygène dissous) sur la surface totale du lac (Nürnberg, 1995 b; Quinlan *et al.*, 2005; Pollock *et al.*, 2007).

Enfin, de l'eau a été prélevée à un mètre sous la surface dans les stations de profondeurs maximales pour déterminer la concentration du phosphore total (PT) et le carbone organique dissous (COD) de chaque lac, selon la méthode suggérée par Masson *et al.* (2001).

Échantillonnages et préparations d'organismes

Les invertébrés benthiques résidant à la surface des sédiments de l'hypolimnion ont été prélevés à l'aide d'une benne Ekman (0.0225 m²) dans les stations à 75 % et à 50 % de la profondeur maximale au même moment que les relevés physicochimiques. Ces échantillons ont été partiellement nettoyés sur place avec un seau filtre Ekman de 500 µm. Les invertébrés pélagiques (zooplancton) ont été récoltés avec un filet Wisconsin d'une ouverture de 15 cm et des mailles de 80 µm en faisant plusieurs traits verticaux à travers la colonne d'eau à partir du fond vers la surface, dans les stations de profondeur maximale. Le filet troubleau a été utilisé pour récolter des invertébrés benthiques littoraux dans le premier mètre de profondeur à partir du rivage. Tous les échantillons d'invertébrés ont été placés sur de la glace pour le transport, puis mis immédiatement au congélateur au retour du terrain. Ces échantillons ont été par la suite triés, rincés, identifiés et dénombrés dans le cas des invertébrés benthiques, au laboratoire de l'UQTR.

Les poissons ont été capturés à l'aide d'un filet maillant de 45 m de long par 1.8 m de hauteur incluant 7 panneaux de mailles comprises entre 1.3 cm et 7.5 cm et à l'aide d'une seine de rivage de 13.5 m par 1.5 m avec des mailles de 1 cm. Les captures ont été effectuées essentiellement dans la zone littorale et sublittorale de chacun des lacs dans des profondeurs variant entre 1 m et 7 m. Dans la mesure du possible, les pêches ont été effectuées dans le même secteur que les stations d'échantillonnages. Entre 3 et 11 espèces de poissons ont été capturées par lac. Les communautés étaient principalement composées (en ordre de fréquence d'occurrence) de perchaudes (*Perca flavescens*), de crapets (*Ambloplites rupestris* et *Lepomis gibbosus*), d'ésocidés (*Esox masquinongy* et *Esox lucius*), d'achigans à petite bouche (*Micropterus dolomieu*), de

meuniers noirs (*Catostomus commersonnii*), de barbottes brunes (*Ameiurus nebulosus*), de salmonidés (*Salvelinus namaycush* et *Salvelinus fontinalis*) et d'espèces non sportives de petites tailles littorales et pélagiques (voir annexe A).

Préparations et analyses isotopiques

Les échantillons d'invertébrés comportaient plusieurs individus d'un même groupe taxonomique, par station d'échantillonnage, par lac. Les différents groupes taxonomiques d'invertébrés littoraux étaient principalement composés, en ordre de fréquence d'occurrence, de larves de *chironomidae*, *gammaridae* et *elmidae*. Les échantillons d'invertébrés récoltés en zone profonde ont été séparés en groupes taxonomiques distincts, soit les larves de *chironomidae* et celles des *chaoboridae*. Les échantillons de zooplancton étaient composés principalement d'un mélange de cladocères, essentiellement des *daphnidae*, *bosminidae*, et de copépodes. Pour les analyses isotopiques, nous avons considéré les tissus provenant des spécimens complets de macro-invertébrés, incluant le contenu du tube digestif et intestinal (Jardine *et al.*, 2006). Pour les analyses isotopiques des poissons, un échantillon de muscle blanc a été prélevé dans la région dorsale. Seuls les poissons de tailles adultes ont été considérés pour cette étude. Tous les échantillons ont été séchés dans une étuve à 60 °C durant au moins 48 heures, puis ont été réduits en poudre avec un pilon.

Les ratios isotopiques sont reportés comme étant (1) :

$$\delta x = [(R_{\text{échantillon}}/R_{\text{standard}}) - 1] \cdot 10^3 \quad (1)$$

Où le δx représente dans cette étude $\delta^{13}\text{C}$ ou $\delta^{34}\text{S}$.

R représente le ratio des isotopes $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$.

Les mesures isotopiques ont été effectuées par le laboratoire Iso-Analytical Ltd (Sandbach, UK) avec un spectromètre de masse (ANCA-GSL/20-20, Europa Scientific, Crewe, UK) (www.iso-analytical.com). Les standards isotopiques du carbone étaient le sucre de betteraves et la canne à sucre calibrés avec le Vienna Peedee Belemnite

(VPDB). Les standards isotopiques du soufre étaient le BaSO₄ et des tissus de baleine « *Whale Baleen* » calibrés avec le Canyon Diablo Troilite (CDT). Les écarts types moyens des duplicata (15 % du total d'échantillons) étaient de ±0.4 ‰ pour le δ³⁴S et de ±0.1 ‰ pour le δ¹³C. Un tableau incluant les moyennes et écarts types des ratios isotopiques des différents groupes d'invertébrés et de poissons est fourni en annexe A.

Modèles et approches statistiques

Afin de définir la proportion des sources de proies pour soutenir les poissons, deux modèles isotopiques ont été utilisés à des fins comparatives. Le premier est un modèle simple utilisant un seul isotope (ex. : δ¹³C) et a servi à calculer la contribution d'une source à la fois, indépendamment des autres (Fry, 2006) :

$$f_l = (\delta^{13}\text{C}_{\text{consommateur}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{pélagique}}) / (\delta^{13}\text{C}_{\text{littorale}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{pélagique}}) \cdot 100 \quad (2)$$

Où f_l est la fraction de carbone de provenance littorale qui contribue à un consommateur.

Ensuite, pour quantifier la contribution provenant de trois sources, le modèle à trois sources intégrant les moyennes de δ³⁴S et de δ¹³C d'invertébrés comme sources littorales, pélagiques et sédimentaires hypolimnétiques et celles des poissons comme mixture a été utilisé à l'aide du logiciel IsoSource (Phillips et Gregg, 2003; Phillips *et al.*, 2005) (3).

$$\delta x_{\text{poisson}} = (\Phi_{\text{littoral}}) \delta x_{\text{littoral}} + (\Phi_{\text{pélagique}}) \delta x_{\text{pélagique}} + (\Phi_{\text{détritique}}) \delta x_{\text{sédimentaire hypolimnétique}} \quad (3)$$

Dans cette équation, δx représente la moyenne isotopique du carbone ou du soufre du poisson et des sources d'invertébrés; Phi (Φ) représente les proportions de chacune des sources d'invertébrés et constitue les valeurs inconnues dans ce modèle. Le logiciel a généré une combinaison de proportions de sources d'invertébrés probables, afin de résoudre l'équation et générer un δx du poisson prédit. Cette valeur prédite est ensuite comparée avec celle mesurée. Lorsque la valeur mesurée se rapproche suffisamment de celle prédite (tolérance isotopique entre 0.2 ‰ et 1 ‰, établie par itération croissante), cette combinaison de proportions des sources a été considérée comme étant une solution

possible (Phillips et Gregg, 2003). Nous considérons que ces moyennes isotopiques pourraient inclure une part de la variabilité spatio-temporelle intralacs des sources d'invertébrés, car elles proviennent d'au moins deux périodes d'échantillonnages. De plus, le muscle blanc des poissons intègre la variation isotopique des sources de proies sur une période de quelques mois à un an (Perga et Gerdeaux, 2005). Par ailleurs, le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{34}\text{S}$ présentent l'avantage d'être relativement conservateurs, c'est-à-dire que le fractionnement entre les niveaux trophiques est faible (McCutchan *et al.*, 2003) et ne sera donc pas considéré dans ces équations. Le modèle proposé par Phillips et Gregg (2003) se base principalement sur une équation de balance de masse isotopique, ce qui signifie en d'autres termes que les résultats vont dépendre de la position où se situe la valeur isotopique de la population de poisson par rapport à ses différentes sources de nourriture.

Considérant que le logiciel génère un intervalle de contributions des sources faisables, nous avons choisi d'interpréter les résultats en utilisant la contribution relative médiane (CRM) comme variable de contribution des sources, par population de poisson. La médiane est un indicateur de position moins sensible aux valeurs extrêmes.

Afin de comparer les moyennes isotopiques des groupes d'invertébrés, une ANOVA était utilisée à l'aide du logiciel SYSTAT 12 et lorsqu'il y avait au moins un groupe qui différait des autres, le test *post hoc* de Tukey permettait de déceler quel groupe différait (Scherrer, 2007). Afin d'examiner si les écarts isotopiques ($\Delta^{13}\text{C}$ et $\Delta^{34}\text{S}$) entre les sources d'invertébrés (littoraux, pélagiques ou SH) étaient significativement supérieurs à l'écart type de chacune de ces sources, le test de *t-one-sample*, avec ajustement Bonferroni était utilisé. Ensuite, les distributions isotopiques des larves de *chironomidae* de la zone SH ont été comparées entre les deux périodes d'échantillonnage (juin et août) à l'aide du test de *t-two-sample* ou du test kolmogorov-Smirnov lorsque les prémices du test paramétrique n'étaient pas rencontrées. Nous avons également effectué des analyses de tendances linéaires soit des régressions simples et corrélations de rangs de Spearman pour examiner l'influence de la concentration en oxygène dissous au fond des lacs sur les valeurs isotopiques et la

densité des larves de *chironomidae* et pour examiner l'effet de l'hypoxie sur la contribution des sources SH. (Scherrer, 2007). Enfin, les résultats de contributions des sources pélagiques et littorales à l'aide du modèle utilisant le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{34}\text{S}$ et trois sources : littorales, pélagiques et SH ont été couplées graphiquement à ceux obtenus par le modèle simple du carbone utilisant deux sources : littorales et pélagiques et ensuite analysés à l'aide de corrélations de rangs de Spearman (Scherrer, 2007).

Résultats

Caractéristiques des plans d'eau

Les lacs étaient tous suffisamment profonds pour être stratifiés thermiquement et présentaient un gradient d'intensité d'hypoxie durant la période estivale 2010 (Tableau 2). Il n'y avait pas de zone hypoxique perceptibles dans les lacs 1 et 2, tandis qu'elle s'étendait de 2.6 % à 62.9 % de la surface totale dans les lacs 3 à 13 (Tableau 2).

Valeurs isotopiques des invertébrés

Les invertébrés de la zone sédimentaire hypolimnétique (SH) ont présenté des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{34}\text{S}$ plus faibles que celles des invertébrés pélagiques et littoraux (Fig. 1). Pour l'ensemble des lacs, les valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ des sources d'invertébrés de la zone SH ont été de $-37.8 \text{‰} \pm 4.3 \text{‰}$, de $-30.9 \text{‰} \pm 3.1 \text{‰}$ pour celles de sources pélagiques, et de $-24.4 \text{‰} \pm 3.6 \text{‰}$ pour celles de sources littorales. Ces trois sources d'invertébrés avaient des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ significativement différentes entre elles (ANOVA, $p < 0.001$; Test de Tukey, $p < 0.001$).

Dans tous les lacs, les valeurs moyennes du $\delta^{34}\text{S}$ des sources SH étaient de $-0.4 \text{‰} \pm 2.1 \text{‰}$, de $4.1 \text{‰} \pm 1.4 \text{‰}$ pour les sources pélagiques et de $3.5 \text{‰} \pm 0.9$ pour les sources littorales. Les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ des sources SH étaient significativement différentes de celles des sources littorales et pélagiques (ANOVA, $p < 0.001$; Test de

Tukey, $p < 0.001$). Par contre, il n'y avait pas de différence significative entre le $\delta^{34}\text{S}$ des sources pélagiques et littorales.

Dans tous les lacs, nous avons observé des écarts ($\Delta^{13}\text{C}$ et $\Delta^{34}\text{S}$) significatifs entre les moyennes isotopiques des sources d'invertébrés qui étaient supérieures à la variabilité interlacs (moyenne d'écarts types de deux sources) (Test de *t-one-sample*, $p < 0.001$) (annexe B et C) (Fig. 2a et 2b). Par contre, l'écart isotopique ($\Delta^{34}\text{S}$) entre les sources littorales et pélagiques ne montrait pas de tendance et n'était pas supérieur à la variabilité interlacs (Test de *t*, $p = 0.99$; $df = 12$) (annexe B et C) (Fig. 2b). Aucune influence significative de l'intensité de l'hypoxie n'a été détectée sur les écarts de $\Delta^{13}\text{C}$ et $\Delta^{34}\text{S}$ (corrélations de rang de Spearman, $p > 0.05$) (Fig. 2a et 2b).

Influence de l'oxygène dissous sur les larves de chironomidae de la zone profonde

Les distributions des valeurs isotopiques des larves de *chironomidae* formant les sources SH étaient similaires entre les périodes de mai et d'août (Test de *t*; $p = 0.85$, $n = 8$ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et test de *Kolmogorov-Smirnov* $p = 0.30$, $n = 14$ pour le $\delta^{34}\text{S}$). Les concentrations en oxygène dissous qui prévalaient au-dessus des sédiments et les ratios isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{34}\text{S}$) des larves de *chironomidae* ont montré une relation linéaire (Fig. 3a, 3b et 3d) (analyse de régression linéaire, pour le $\delta^{13}\text{C}$ en mai : $n = 8$, $r^2 = 0.61$, $F = 11.71$, $p = 0.01$); pour le $\delta^{13}\text{C}$ en août : ($n = 15$, $r^2 = 0.60$, $F = 20.1$, $p = 0.001$); pour le $\delta^{34}\text{S}$ en août : ($n = 27$, $r^2 = 0.40$, $F = 18.64$, $p < 0.01$). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{34}\text{S}$ et la densité des larves de *chironomidae* étaient réduites lorsque les concentrations en oxygène dissous étaient faibles. Ces valeurs isotopiques réduites observées au mois d'août ont également été observées pour ces mêmes lacs en mai, bien que les concentrations en oxygène dissous étaient supérieures à $3 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, au-dessus des sédiments à cette période de l'année (Fig. 3a et 3c).

La densité des larves de *chironomidae* dans les stations profondes demeure similaire entre les deux périodes d'échantillonnage, avec en moyenne 728 ± 824 larves/m² en mai et 607 ± 742 larves/m² en août (Test de *t*, $p = 0.67$) (Fig. 3e et 3f). À l'exception des

lacs 11 et 12, certaines stations pouvaient compter en mai et en août jusqu'à 2 500 larves/m². De plus, des densités supérieures à 1 000 larves/m² étaient fréquemment observées lorsque les concentrations en oxygène dissous étaient supérieures à 3mg·L⁻¹ (Fig. 3e et 3f). Malgré le retour des conditions oxiques au fond des lacs en mai, plusieurs stations profondes ne contenaient pas de larves de *chironomidae*, à cette période (Fig. 3e et 3f).

Contribution des sources d'invertébrés aux communautés de poissons

Les distributions de ratios isotopiques des communautés de poissons ont montré que 5 % des poissons avaient des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ inférieures à celles des sources pélagiques et 43 % présentaient des valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ inférieures à celles des sources d'invertébrés littoraux et pélagiques (voir annexe A). De toutes les espèces, les meuniers noirs et les barbottes brunes avaient les valeurs isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$) les plus faibles, soit un $\delta^{34}\text{S}$ moyen de 2.53 ± 1.03 et 2.66 ± 1.02 et un $\delta^{13}\text{C}$ moyen de -28.98 ± 3.61 et -28.12 ± 1.93 respectivement (voir annexe A).

Les résultats du modèle de mélange isotopique utilisant le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{34}\text{S}$ et trois sources indiquent que ce sont les invertébrés littoraux qui ont contribué le plus à nourrir l'ensemble des communautés de poissons avec une contribution relative médiane (CRM) à 0.67 ± 0.30 , suivi d'une CRM d'invertébrés pélagiques à 0.25 ± 0.28 et d'une CRM d'invertébrés de la zone SH à 0.07 ± 0.12 (Fig. 4a, 4b et 4c). Au niveau des populations de poissons dans tous les lacs, les ésocidés, les perchaudes et les poissons-proies littoraux ont obtenu des CRM d'invertébrés littoraux les plus élevées, soit supérieure à 0.89 et seuls les salmonidés ont une CRM d'invertébrés pélagiques plus élevées que celles provenant d'invertébrés littoraux (Fig. 4a et 4b). En ce qui concerne la contribution des sources SH, ce sont les populations de meuniers noirs qui ont utilisé le plus cette source avec une CRM de 0.18, ce qui surpasse leur CRM pélagique située à 0.08 (Fig. 4c).

Intensité d'hypoxie et contribution des sources sédimentaires hypolimnétiques

L'intensité de l'hypoxie semble avoir un effet légèrement positif sur la contribution des sources SH à travers l'ensemble des communautés de poissons (corrélation de Spearman : $r_s=0.55$; $n=13$; $p<0.05$) (Fig. 5). Toutefois, cette tendance n'apparaît pas lorsqu'on observe cette relation à une échelle plus fine, soit au niveau des différentes populations à l'intérieur de chaque lac (Fig. 6). Néanmoins, on remarque dans ce dernier résultat une grande variation dans l'utilisation des sources SH entre les populations d'une même espèce entre les différents lacs (Fig. 6). Par exemple, les populations de meuniers noirs démontrent des CRM des sources SH variant entre 0 et 0.71, selon les lacs (Fig. 6).

Analyse comparative de modèles de mélange isotopique

Afin de confronter les résultats de contribution des sources littorales et pélagiques, nous avons utilisé nos résultats de ratios isotopiques avec deux types de modèles de mélange isotopique.

Les contributions des sources littorales étaient relativement bien corrélées entre les deux modèles (Fig. 7a et 7b) ($r_s=0.82$, $n=56$, $p<0.001$).

La corrélation des sources pélagiques entre les deux modèles est relativement faible, quoique significative ($r_s=0.58$, $n=56$, $p<0.001$). Toutefois, les contributions estimées des sources pélagiques avec le modèle à un seul isotope ($\delta^{13}\text{C}$) étaient significativement plus élevées de 20 % que celles obtenues par le modèle à deux isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$) et trois sources (*Test de t*, $p<0.001$) (Fig. 7a).

Discussion

Variabilité des valeurs isotopiques entre les sources d'invertébrés

Pour tous les lacs, les valeurs isotopiques d'invertébrés de sources sédimentaires hypolimnétiques (SH) étaient relativement faibles par rapport à celles des sources littorales et pélagiques (Fig. 1). Des valeurs isotopiques réduites caractérisant les larves de *chironomidae* dans les sédiments en profondeur des lacs ont déjà été observées dans d'autres études, pour le $\delta^{13}\text{C}$ (Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Hershey *et al.*, 2006; Harrod et Grey, 2006; Deines *et al.*, 2007; Ravinet *et al.*, 2010) et pour le $\delta^{34}\text{S}$ (Fry, 1986; Grey et Deines, 2005; Martin *et al.*, 2008; Croisetière *et al.*, 2009). Ces faibles ratios isotopiques suggèrent que ces invertébrés pourraient être soutenus en grande partie par une source de matière organique dont la composition isotopique diffère de celles des sources littorales et pélagiques. On connaît encore peu les mécanismes exacts qui mènent à ces différenciations isotopiques à la base du réseau trophique lacustre, mais on mentionne souvent le rôle des conditions biochimiques réductrices qui prévalent à l'interface sédiments/eaux anoxiques au fond des lacs comme explication plausible (Canfield, 2001).

Écarts isotopiques entre les sources d'invertébrés

Les écarts isotopiques ($\Delta^{13}\text{C}$) entre les sources SH et celles pélagiques étaient relativement faibles dans certains lacs (Fig. 2a) rendant plus difficile la détermination de la contribution des sources avec seulement le $\delta^{13}\text{C}$. France (1996) mentionne qu'il est parfois difficile de discerner les sources sédimentaires hétérotrophes des sources littorales ou pélagiques autotrophes avec le $\delta^{13}\text{C}$, car dans certains cas, il y a possibilité de chevauchement des valeurs isotopiques. Cela pourrait survenir entre autres, lorsqu'une couche fraîchement sédimentée de biomasse algale est consommée par les organismes benthiques en zone profonde. D'ailleurs, Vander Zanden et Vadeboncoeur (2002) et Croisetière *et al.* (2009) mentionnent à ce sujet qu'il est parfois difficile de distinguer la contribution des sources sédimentaires (hypolimnétiques) de celles pélagiques avec seulement l'analyse du $\delta^{13}\text{C}$.

L'ajout d'un traceur supplémentaire, tel que le $\delta^{34}\text{S}$, a permis d'augmenter le pouvoir discriminant entre les sources sédimentaires (hypolimnétiques) et pélagiques (Croisetière *et al.*, 2009). En effet, nous avons observé systématiquement des écarts isotopiques du $\delta^{34}\text{S}$ entre les sources sédimentaires (hypolimnétiques) et pélagiques dans tous les lacs (Fig. 2a) qui se comparent à ceux trouvés par Croisetière *et al.* (2009), Fry (1986) et Nriagu et Soon (1985). Les écarts de $\delta^{34}\text{S}$ entre les sources littorales et pélagiques demeurent toutefois moins importants que ceux du $\delta^{13}\text{C}$ qui ont été souvent observés dans d'autres lacs. En effet, des valeurs distinctes de $\delta^{13}\text{C}$ entre les sources littorales et pélagiques sont fréquemment observées dans les écosystèmes aquatiques permettant généralement une distinction des sources littorales et pélagiques (France, 1995; Hecky et Hesslein, 1995).

Oxygène dissous et valeurs isotopiques des sources sédimentaires hypolimnétiques

Les valeurs isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{34}\text{S}$ des larves de *chironomidae* liés aux sources SH ont présenté une relation positive avec les concentrations en oxygène dissous (Fig. 3a, 3b et 3c). Cette relation positive entre les concentrations en oxygène dissous et le $\delta^{13}\text{C}$ des larves de *chironomidae* a déjà été remarquée dans d'autres études (Deines et Grey, 2007; Jones *et al.*, 2008). Par exemple, une compilation de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de larves de *chironomidae* provenant de 87 lacs de l'Arctique à l'Équateur mis en relation avec l'oxygène dissous montrent également une relation positive (Jones *et al.*, 2008). Il semble que les larves de *chironomidae* pourraient, en s'alimentant de bactéries méthanooxydantes, incorporer les très faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ du méthane et offrir ainsi une porte d'entrée pour cette source de carbone, aux réseaux trophiques lacustres (Hershey *et al.*, 2006; Ravinet *et al.*, 2010; Jones et Grey, 2011). Concernant l'influence probable de l'oxygène dissous sur le $\delta^{34}\text{S}$, des chercheurs ont souligné cette particularité, notamment Fry, (1986) qui s'est servi du $\delta^{34}\text{S}$ pour examiner la contribution trophique du bactérioplancton de l'hypolimnion hypoxique comme source de carbone potentielle pour les niveaux trophiques supérieurs. De plus, Grey et Deines (2005) et Martin *et al.* (2008) ont également utilisé le $\delta^{34}\text{S}$ pour discerner les régimes alimentaires de

différentes espèces de larves de *chironomus sp.* qui ont présenté des valeurs reflétant la distribution verticale des niches écologiques interspécifiques dans les sédiments.

Contribution des sources d'invertébrés pour soutenir les populations de poissons

Certaines populations de poissons avaient des ratios isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$) relativement plus faibles qui étaient même quelques fois inférieures à ceux des sources d'invertébrés pélagiques (voir annexe A), suggérant l'incorporation d'une source de proies avec des ratios isotopiques réduits tels que ceux des sources SH. À l'aide du modèle de mélange isotopique, nous montrons que les sources SH, avec des contributions s'étendant de 0 à 0.71, peuvent varier grandement entre les populations de poissons de ces différents lacs (fig. 6). En utilisant un modèle à deux sources et le $\delta^{34}\text{S}$, Croisetière *et al.* (2009) ont également montré que le meunier noir et les ésofidés pouvaient avoir une contribution relative de sources sédimentaires variant entre 26 à 100 % et 0 à 42 %, respectivement selon les lacs. Par contre, leurs résultats ne faisaient pas de distinction entre les sources sédimentaires littorales et celles hypolimnétiques. Dans notre étude, ce sont également les meuniers noirs qui ont été le plus soutenus par des proies de sources SH avec une CRM de 0.18. En effet, cette espèce se spécialise dans la consommation des proies benthiques et affectionne particulièrement la zone sublittorale des lacs (Scott et Crossman, 1974; Logan *et al.*, 1991). À l'aide d'un modèle de mélange isotopique du carbone à deux sources, Ravinet *et al.* (2010) ont également trouvé un résultat similaire avec la grémille (*Gymnocephalus cernuus*) qui avait une contribution de source sédimentaire à 17 %. Or, ce poisson est reconnu comme étant un spécialiste benthophage se nourrissant principalement de larves de *chironomidae* en profondeur des lacs (Scott et Crossman, 1974; Logan *et al.*, 1991). La prédation de proies de sources SH pourrait donc suggérer un certain degré de spécialisation de la part du poisson (Vander Zanden et Vadeboncoeur, 2002).

Il est possible que la grande variabilité de patron de contribution des sources, pour un même groupe taxonomique entre les différents lacs (Fig. 6), reflète les fluctuations de l'abondance des proies qui dépend notamment des changements dans la productivité

primaire autotrophe (Moore *et al.*, 2004; Solomon *et al.*, 2011). À ce sujet, plusieurs chercheurs suggèrent que la contribution des sources SH pourrait avoir un effet stabilisant dans le réseau trophique lacustre étant donné qu'elle est probablement moins soumise aux variations spatio-temporelles des sources photosynthétiques qui dépendent, entre autres, de l'accessibilité et de la qualité de l'énergie lumineuse et des nutriments (Wetzel, 1995; Moore *et al.*, 2004; Rooney *et al.*, 2006).

Rôle de l'hypoxie sur la contribution des sources sédimentaires hypolimnétiques

Nous avons prédit que la contribution des sources SH pourrait être influencée négativement par l'intensité de l'hypoxie, car les zones hypoxiques sont généralement évitées par la plupart des espèces de poissons (Kramer, 1997) et affectent l'abondance et la diversité de plusieurs invertébrés benthiques (Bazzanti et Seminara, 1985; Bazzanti et Seminara, 1987; Särkkä, 1993; Popp et Hoagland, 1995; Kolar *et al.*, 1997; Real *et al.*, 2000). Dans notre étude, nous observons également une diminution de la densité des larves de *chironomidae* ou l'absence de celles-ci dans plusieurs stations en présence d'hypoxie (Fig. 3e et Fig. 3f). Pourtant, l'ensemble de nos résultats suggère que la contribution des sources SH a été légèrement plus importante dans les lacs davantage touchés par l'hypoxie (Fig. 5). Différentes hypothèses pourraient expliquer ce résultat. Selon Jones et Grey (2011) il existe une plus grande probabilité d'ingestion d'invertébrés qui ont un signal isotopique réduit par les communautés de poissons littoraux quand la surface d'hypoxie s'accroît et se rapproche de la zone littorale. Une autre explication pourrait provenir du fait que les larves de *chironomidae* peuvent occuper plus d'une niche écologique dans leur vie. Par exemple, lorsque ces larves parviennent à maturité, elles finissent par émerger en masse (Stead *et al.*, 2005; Harper, 2008). Selon Harper, (2008), ces émergences peuvent survenir tout au long de l'été, selon l'espèce et le climat. Gratton et Vander Zanden, (2009) mentionnent que de grandes quantités de biomasse sont ainsi déplacées du fond des lacs vers le milieu terrestre. Il est donc possible que des poissons consomment des nymphes de *chironomidae* ayant de faibles ratios isotopiques, lors de périodes d'émergences, sans toutefois avoir à se rendre dans la zone hypoxique. En plus, plusieurs lacs avaient des

densités nulles de larves dans leurs stations de profondeur maximale en présence d'hypoxie sévère (Fig. 3e, 3f), ce qui suggère un déplacement de cette ressource vers les zones sublittorales et littorales du lac. Considérant en plus que plusieurs espèces de *chironomidae* ont un stade de vie univoltin (Harper, 2008), il est probable que les poissons s'en nourrissent davantage au retour des conditions oxiques apparaissant habituellement après la période de brassage saisonnier. De plus, lorsque l'hypoxie est fréquente et intense, elle pourrait avoir un effet négatif sur la diversité des espèces de poissons, en sélectionnant davantage les espèces plus tolérantes aux faibles concentrations d'oxygène dissous dans ces lacs (Clady, 1977; Nürnberg, 1995a). En raison de toutes ces possibilités précédemment énoncées, il est probable que l'intensité de l'hypoxie ait eu un rôle positif en ce qui a trait à la contribution des sources SH à la nourriture des poissons.

Conclusion

Le fait d'inclure une source supplémentaire (les sources sédimentaires hypolimnétiques) dans les modèles de mélange isotopiques pourrait améliorer la vision du réseau trophique lacustre, qui auparavant, était dépeint d'une façon plutôt binaire (littoral/pélagique). En effet, plusieurs études du réseau trophique lacustre présentent des patrons de contributions des sources littorales et pélagiques qui résultent du modèle isotopique simple du carbone (Vander Zanden et Vadeboncoeur, 2002; Chandra *et al.*, 2005; Harrod et Grey, 2006; Doi *et al.*, 2009; Vander Zanden *et al.*, 2011). La considération des sources SH dans les modèles de mélange isotopique devrait permettre de raffiner un peu plus la compréhension de la structure et du fonctionnement du réseau trophique lacustre. Par exemple, la comparaison des résultats de contribution des sources littorales et pélagiques avec le modèle simple du carbone utilisant deux sources et celui incorporant en plus les sources SH montre une surestimation de la contribution des sources pélagiques pour plusieurs espèces de poissons (Figs. 7a et 7b). Conséquemment, cela met en évidence la présence d'une certaine part de sources SH qui se trouvaient dissimulées dans les proportions de sources pélagiques lorsqu'on utilise uniquement le modèle isotopique simple du carbone littoral/pélagique. Concrètement, mieux définir les

patrons de contribution des sources de proies pour soutenir les poissons en incluant les sources SH pourrait avoir des implications importantes en écologie fondamentale et en écotoxicologie. Par exemple, le fait d'inclure la source SH dans les modèles de mélange isotopique à trois sources à l'aide de deux isotopes met en relief trois voies énergétiques du carbone dans les réseaux trophiques lacustres, soit celle de la photosynthèse (autotrophe), celle sédimentaire (détritique) mobilisant la matière organique particulaire et dissoute et potentiellement celle des bactéries méthanogènes oxydantes (chemautrophe) (Jones et Grey, 2011). D'un point de vue écotoxicologique, les modèles conceptuels d'assignation de risques écologiques qui se basent uniquement sur une distinction littorale-pélagique pour estimer le flux des contaminants à travers les niveaux trophiques devraient éventuellement prendre en considération les sources sédimentaires hypolimnétiques. Par exemple, les sédiments peuvent être un puits pour plusieurs contaminants d'origines naturelles ou anthropiques et certaines substances toxiques pourraient, via l'acquisition des sources SH, se propager dans les réseaux trophiques lacustres (Martin *et al.*, 2008). Or, considérant l'importance et la synergie entre les bactéries sulfatoréductrices et méthanogènes dans les processus de méthylation du mercure en condition hypoxique dans les milieux lacustres (Compeau et Bartha, 1985), les larves de *chironomidae* de la zone hypolimnétique qui s'alimentent de ces bactéries, pourraient occuper un rôle important dans la diffusion de certains contaminants, tels que le mercure dans les réseaux trophiques qui autrement seraient demeurés trappés dans les sédiments.

Remerciements

Je tiens à remercier Hugo Bouchard, Véronique Cloutier, Nathalie Bourdeau, Marie Audrey Nadeau Fortin, Guillaume Rheault, Marc-André Larose, Émilie Gingras et Charles Martin pour leurs assistances techniques. Cette recherche était supportée par le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG), le Fond Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT), ainsi que le soutien à la recherche du Groupe de Recherches Interuniversitaires en limnologie (GRIL).

Références

- Bazzanti M. et Seminara M. 1985. Seasonal changes of the profundal macrobenthic community in a polluted lake. *Schweiz. Z. Hydrol.* 47: 1-7.
- Bazzanti M. et Seminara M. 1987. Profundal macrobenthos structure as a measure of long-term environmental stress in a polluted lake. *Water, Air, Soil Pollut.* 33 : 435-442.
- Bunn S. E. et Boon P.I. 1993. What sources of organic carbon drive food webs in billabongs? A study based on stable isotope analysis. *Oecologia.* 96: 85-94.
- Canfield D. E. 2001. Isotope fractionation by natural populations of sulfate-reducing bacteria. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 65: 1117-1124.
- Chandra S., Vander Zanden M. J., Heyvaert A. C., Richards B. C., Allen B. C. et Goldman C. R. 2005. The effects of cultural eutrophication on the coupling between pelagic primary producers and benthic consumers. *Limnol. Oceanogr.* 50(5): 1368-1376.
- Clady D. M. 1977. Decline in abundance and survival of three benthic fishes in relation to reduced oxygen levels in a eutrophic lake. *Am. Midl. Nat.* 97(2): 419-432.
- Compeau G. C. et Bartha R. 1985. Sulfate-reducing bacteria: principal methylators of mercury in anoxic estuarine sediment. *Appl. Environ. Microbiol.* 50(2): 498-502.
- Cornett R. J. 1989. Predicting changes in hypolimnetic oxygen concentrations with phosphorus retention, temperature, and morphometry. *Limnol. Oceanogr.* 34(7) : 1359-1366.
- Croisetière L., Hare L., Tessier A. et Cabana G. 2009. Sulphur stable isotope can distinguish trophic dependence on sediments and plankton in boreal lake. *Freshwater Biol.* 54 : 1006-1015.
- Davis J. C. 1976. Exigences et critères relatifs à l'oxygène dissous dans l'eau et leurs particularités à l'environnement canadien. Conseil national de recherches Canada, CNRC. no.14101, 111p.
- Deines P. et Grey J. 2006. Site-specific methane production and subsequent midge mediation within Esthwaite water, UK. *Arch. Hydrobiol.* 167 : 317-334.

- Deines P., Grey J., Richnow H. H. et Eller G. 2007. Linking larval chironomids to methane: seasonal variation of the microbial methane cycle and chironomid $\delta^{13}\text{C}$. *Aquat. Microb. Ecol.* 46: 273-282.
- Doi H., Chang K-H, Ando T., Imai T et Nakano S-I. 2009. Shoreline bank construction modifies benthic–pelagic coupling of food webs. *Ecol Eng.* 36: 601-604.
- Doudoroff P. et Shumway D. L. 1970. Dissolved oxygen requirement of freshwater fishes. Department of Fisheries and Wildlife Oregon State University. FAO. Corvallis, Oregon, U.S.A. 86: 291
- ESRI Institute. 2011. ArcGIS 9.2. ESRI, Redlands, California, USA.
- France R. L. 1995. Differentiation between littoral and pelagic food-webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1310-1313.
- France R. L. 1996. Scope for use of stable carbon isotopes in discerning the incorporation of forest detritus into aquatic foodwebs. *Hydrobiol.* 325: 219-222.
- Fry B. 1986. Sources of carbon and sulfur nutrition for consumers in three meromictic lakes of New York State. *Limnol. Oceanogr.* 31: 79-88.
- Fry B. 2006. Learning stables isotopes ecology. Springer. New York, 313 p.
- Gratton C. et Vander Zanden M. J. 2009. Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems. *Ecology.* 90(10): 2689-2699.
- Grey J. et Deines P. 2005. Differential assimilation of methanotrophic and chemoautotrophic bacteria by lake chironomid larvae. *Aquat. Microb. Ecol.* 40 : 61-66.
- Harper P. P. 2008. Caractéristiques des ordres et des principales familles d'insectes. Notes de cours d'entomologie générale, Université du Québec à Trois-Rivières. 128 p.
- Harrod C. et Grey J. 2006. Isotopic variation complicates analysis of trophic relations within the fish community. of Plußsee: a small, deep, stratifying lake. *Arch. Hydrobiol.* 167: 281-299.
- Hecky R. E. & Hesslein R. H. 1995. Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 14: 631-653.

Hershey A. E., Beaty S., Fortino K., Kelly S., Keyse M., Luecke C., O'Brien W. J. et Whalen S. C. 2006. Stable isotope signatures of benthic invertebrates in arctic lakes indicate limited coupling to pelagic production. *Limnol. Oceanogr.* 51: 177-188.

Iso-Analytical lab. Site internet. www.iso-analytical.com

Jardine T. D., Kidd K. A. et Fisk A. T. 2006. Applications and assumptions of stable isotope analysis in ecotoxicology. *Environ. Sci. Technol.* 40: 7501-7511.

Jones R. I., Carter C. E., Kelly A., Ward S., Kelly D. J. et Grey J. 2008. Widespread contribution of methane-cycle bacteria to the diets of lake profundal chironomid larvae. *Ecology.* 89: 857-864.

Jones R. I., et Grey J. 2011. Biogenic methane in freshwater food webs. *Freshwater Biol.* 56: 213-229.

Karlson K., Bonsdorff E. et Rosenberg R. 2007. The impact of benthic macrofauna for nutrient fluxes from Baltic Sea sediments. *Ambio*, 36(2-3): 161-167.

Kolar C. S., Hudson P.L. et Savino J.F. 1997. Conditions for the return and simulation of the recovery of burrowing mayflies in western Lake Erie. *Ecol Appl.* 7: 665-676.

Kramer D. L., 1987. Dissolved oxygen and fish behavior. *Environ. Biol. Fishes.* 18: 81-92.

Lake P. S., Palmer M. A., Biro P., Cole J., Covich A. P., Dahm C. J., Goedkoop G.W., Martens K. et Verhoeven J. 2000. Global change and the biodiversity of freshwater ecosystems: Impacts on linkages between above-sediment and sediment biota. *BioScience.* 50(12): 1099-1107.

Logan C., Trippel E. A. et Beamish F. W. H. 1991. Thermal stratification and benthic foraging patterns of white sucker. *Hydrobiol.* 213: 125-132.

Martin S., Proulx I. et Hare L. 2008. Explaining metal concentrations in sympatric *Chironomus* species. *Limnol. Oceanogr.* 53: 411-419.

Masson S. B. Pinel-Alloul, E. P. et Magnan, P. 2001. Annexe au programme de surveillance des écosystèmes aquatiques du parc national de la Mauricie. Groupe de recherche en limnologie et en environnement aquatique pour les Parcs Canada, Service de conservation des écosystèmes, Québec. 212 p.

- McCutchan J. H., Lewis W. M., Kendall C. et McGrath C. C. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulphur. *Oikos*. 102: 378-390.
- Moore J. C. et 16 autres coll. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecol Letters*. 7: 584-600.
- Molot L. A., Dillon P.J., Clark B. I. et Neary B. P. 1992. Predicting end-of-summer oxygen profiles in stratified lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 2363-2372.
- Nriagu J. O. et Soon Y. K. 1985. Distribution and isotopic composition of sulfur in lake sediment of northern Ontario. *Geo. Cosmo. Acta*. 49: 823-834.
- Nürnberg G. K. 1995a. The Anoxic Factor, a quantitative measure of anoxia and fish species richness in central Ontario lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 124: 677-686.
- Nürnberg G. K. 1995b. Quantifying anoxia in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 40(6): 1100-1111.
- Perga M. E. et Gerdeaux D. 2005. Are fish what they eat all year round? *Oecologia*. 144: 598-606.
- Phillips D. L. et Gregg J. W. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia*. 127: 171-179.
- Phillips D. L. et Gregg J. W. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*. 136: 261-269.
- Phillips D. L., Newsome S. D. et Gregg J. W. 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia*. 144: 520-527.
- Pollock M. S., Clarke L. M. J. et Dubé M. G. 2007. The effects of hypoxia on fishes: from ecological relevance to physiological effects. *Environ. Rev.* 15: 1-14.
- Popp A. et Hoagland K. D. 1995. Changes in benthic community composition in response to reservoir aging. *Hydrobiol.* 306: 159-171.
- Peterson B. J. et Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293-320.
- Pihl L., Baden S. P., Diaz R. J. et Schaffner L. C. 1992. Hypoxia-induced structural changes in the diet of bottom-feeding fish and *crustacea*. *Mar. Biol.* 112: 349-361.

- Quinlan R., Paterson A. M., Smol J. P., Douglas M. S. V. et Clark B. J. 2005. Comparing different methods of calculating volume-weighted hypolimnetic oxygen (VWHO) in lakes. *Aquat. Sci.* 67: 97-103.
- Rahel F. J. et Nutzman J. W. 1994. Foraging in a lethal environment-fish predation in hypoxic waters of a stratified lake. *Ecology*. 75: 1246-1253.
- Ravinet M., Syväranta J., Jones R. I. et Grey J. 2010. Atrophic pathway from biogenic methane supports fish biomass in a temperate lake ecosystem. *Oikos*, 119: 409-416.
- Real M., Rieradevall M. et Prat N. 2000. *Chironomus* species (Diptera: *Chironomidae*) in the profundal benthos of Spanish reservoirs and lakes: factors affecting distribution patterns. *Freshwater Biol.* 43: 1-18.
- Roberts J. J., Höök T. O., Ludsin S. A., Pothoven S. A., Vanderploeg H. A. et Brandt S. B. 2009. Effects of hypolimnetic hypoxia on foraging and distributions of Lake Erie yellow perch. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 381: 132-142.
- Rooney N., McCann K., Gellner G. et Moore J. C. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442: 265-269.
- Rudd J. W. M. et Taylor C. D. 1980. Methane cycling in aquatic environments. *Adv. Aquat. Microbiol.* 2: 77-150.
- Sabo J. L., Finlay J. C. et Post D. M. 2009. Food chains in freshwaters. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1162: 187-220.
- Särkkä J. 1993. Diversity of meiofauna in the lacustrine profundal zone: bathymetric differences and influence of environmental factors. *Aquat. Sci.* 55(3) : 197-205.
- Scherrer B. 2007. *Biostatistique. Deuxième Édition*, Gaëtan Morin. Montréal. 816 p.
- Schindler D. E. et Scheuerell M. D. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos*. 98 : 177-189.
- Scott W.B. et Crossman, E. J. 1974. *Poissons d'eau douce du Canada*, traduction française de « *Freshwater fishes of Canada* ». Ministère de l'environnement, Service des pêches et des sciences de la mer, Ottawa. 1026 p.
- Solomon C. T., Carpenter S. R., Clayton M. K., Cole J. J., Coloso J. J., Pace M. L., Vander Zanden M. J. et Weidel B. C. 2011. Terrestrial, benthic, and pelagic resource use in lakes: results from a three-isotope bayesian mixing model. *Ecology*. 92(5): 1115-1125.

- Stead T.K., Schmid-Araya, J. M. et Hildrew, A. G. 2005. Web appendix 1. Secondary production of a stream metazoan community: does the meiofauna make a difference? *Limnol. Oceanogr.* 50(1): 398-403.
- Vadeboncoeur Y., Jeppesen E., Vander Zanden M. J., Schierup H. H., Christoffersen K. et Lodge D. M. 2003. From Greenland to green lakes: cultural eutrophication and the loss of benthic pathways in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 48(4): 1408-1418.
- Vadeboncoeur Y., McCann K. S., Vander Zanden M. J. et Rasmussen J. B. 2005. Effects of multi-chain omnivory on the strength of trophic control in lakes. *Ecosystems.* 8: 682-693.
- Vadeboncoeur Y., Peterson G., Vander Zanden M. J. et Kalff J. 2008. Benthic algal contributions to primary production across lake size gradients: interactions among morphometry, nutrients and light. *Ecology* 89: 2542-52.
- Vander Zanden M. J. et Rasmussen J. B. 1999. Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80: 1395-1404.
- Vander Zanden M. J. et Vadeboncoeur Y. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology.* 83(8), 2152-2161.
- Vander Zanden M. J., Vadeboncoeur Y. et Chandra S. 2011. Fish reliance on littoral-benthic resources and the distribution of primary production in lakes. *Ecosystems.* 14: 894-903.
- Villnäs A., Norkko J., Lukkari K., Hewitt J., Norkko A. 2012. Consequences of increasing hypoxic disturbance on benthic communities and ecosystem functioning. *Plos One.* 7(10): 1-12.
- Weidel B., Carpenter S., Cole J., Hodgson J., Kitchell J., Pace M et Solomon C. 2008. Carbon sources supporting fish growth in a north temperate lake. *Aquat. Sci.* 70: 446-458.
- Wetzel R. G. 1995. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshwater Biol.* 33: 83-89.
- Wetzel R. G. 2001. *Limnology, lake and river ecosystems.* Third Edition, Elsevier. California. 1006p.
- Zhou B. S., Wu, R. S. S., Randall D. J. et Lam. P. K. S. 2001. Bioenergetic and rna/dna ratios in the common carp (*Cyprinus carpio*) under hypoxia. *J. Comp. Physiol.* 171 : 49-57.

Tableaux

Tableau 1. Coordonnées géographiques des lacs à l'étude.

Lacs	no.	Latitude (degré, min.)	Longitude (degré, min.)
Pinsrouges	1	46°36'	73°07'
Secondroberge	2	46°47'	72°43'
Traverse	3	46°50'	72°32'
Trottier	4	46°46'	72°33'
Croche1	5	46°49'	72°30'
Croche2	6	45°59'	74°01'
Thomas	7	46°23'	73°14'
Perchaude	8	46°45'	72°33'
Héroux	9	46°32'	72°53'
Goulet	10	46°36'	72°57'
Deschicots	11	46°48'	72°31'
Méduse	12	46°47'	72°44'
Dessix	13	46°32'	72°54'

Tableau 2. Variables morphométriques et physicochimiques des lacs à l'étude.

Lacs	no.	Profondeur Zmax (m)	Surface (km ²)	Volume (m ³)	Secchi (m)	Kd (m ⁻¹)	DOC (mg/L ⁻¹)	PT (µg/l)	Surface hypoxique (%)
Pinsrouges	1	23	1.07	9 799 248	5.3	0.77	7.4	14.8	0.0
Secondroberge	2	19	0.60	5 535 990	3.7	0.81	7.4	26.4	0.0
Traverse	3	20	0.95	7 848 015	3.0	0.92	7.8	14.3	2.6
Trottier	4	27	0.08	432 330	4.0	0.56	4.6	15.1	12.5
Croche1	5	11	0.21	593 814	3.5	0.94	5.4	6.1	14.0
Croche2	6	12	0.19	877 000	4.5	0.71	4.1	3.8	16.1
Thomas	7	20	0.48	3 110 370	5.2	0.54	4.0	9.3	16.3
Perchaude	8	10	0.18	624 225	3.5	0.77	7.6	24.5	25.9
Héroux	9	22	0.22	823 333	3.5	0.97	6.0	14.5	26.0
Goulet	10	32	0.35	3 162 606	5.6	0.64	5.7	11.9	32.6
Deschicots	11	21	0.97	7 940 612	1.4	1.55	14.9	46.3	34.0
Méduse	12	10	0.36	1 277 497	2.9	0.82	6.9	15.1	46.9
Dessix	13	23	0.29	1 393 327	2.4	1.32	8.0	18.6	62.9

Légende des figures

Figure 1. Relation entre les moyennes de $\delta^{34}\text{S}$ et de $\delta^{13}\text{C}$ d'invertébrés des zones sédimentaires hypolimnétiques (cercles noirs), pélagiques (cercles gris) et littorales (cercles blancs) dans 13 lacs du Bouclier canadien. Les barres d'erreurs représentent l'écart type de la moyenne.

Figure 2. Écarts (Δ) entre les moyennes de ratios isotopiques de sources pélagiques et sédimentaires hypolimnétiques (barre blanche), entre les sources littorales et sédimentaires hypolimnétiques (barre grise) et entre les sources littorales et pélagiques (barres pointillées), en a) pour le $\delta^{13}\text{C}$ et en b) pour le $\delta^{34}\text{S}$ dans chacun des lacs. Les lacs sont numérotés et placés de gauche à droite en ordre croissant de pourcentage de surface d'hypoxie (voir Tab. 1). Les barres d'erreurs représentent les écarts types moyens des ratios isotopiques d'invertébrés de chacune des sources.

Figure 3. Influence de la concentration en oxygène dissous (expression logarithmique base 10 de l'oxygène dissous mesurée à 1 m au-dessus du fond de la station d'échantillonnage) sur les ratios isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ des *chironomidae* des zones hypolimnétiques a) au mois de mai et en b) au mois d'août, et sur les ratios isotopiques du $\delta^{34}\text{S}$ des *chironomidae* des stations profondes c) en mai et d) en août. Densité (log. n. individu/m²) des larves de *chironomidae* de la zone profonde e) en mai et f) en août en fonction de la concentration en oxygène dissous. En ordonnée, seule la densité des *chironomidae* est en logarithme +1 (base 10). Les variables en abscisse sont transformées en logarithme +1 (base 10). Sous l'axe des abscisses, on retrouve l'échelle d'oxygène dissous (en mg·L⁻¹). Les astérisques placés sur les symboles en b), d) et f) indiquent la présence de valeurs arbitraires discontinues à 0.5 mg·L⁻¹ établies pour les mesures en anoxie sévère inférieures 1 mg·L⁻¹. Le nombre entre parenthèses en f) indique le nombre de lacs couverts par le même point.

Figure 4. Contribution relative des sources médianes a) littorales, b) pélagiques et c) sédimentaires hypolimnétiques. Les barres d'erreurs représentent les écarts types (variabilité interlacs). Le trait pointillé représente la moyenne de contribution de la source pour tous les poissons de tous les lacs et la bande grise les écarts types. Légende : (Ac) : achigans à petites bouches, (Ba) barbottes brunes, (Cr) crapets de roches et soleils, (Ppp) poissons-proies pélagiques, (Ppl) poissons-proies littoraux, (Me), meuniers noirs, (Pe) perchaudes, (Es) ésocidés (grands brochets et maskinongés), (Sa) salmonidés (ombles de fontaine et touladi).

Figure 5. Contribution des sources sédimentaires hypolimnétiques médianes de populations de poissons dans chacun des lacs en fonction du pourcentage de surface touchée par l'hypoxie au mois d'août. Corrélation de Spearman ($r_s=0.55$; $n=13$; $p<0.05$).

Figure 6. Contribution des sources sédimentaires hypolimnétiques selon le pourcentage de la surface d'hypoxie pour différents groupes spécifiques de poissons. Légende : (cercles noirs) barbottes, (cercles gris) achigans à petites bouches, (cercles blancs) crapets de roches ou soleils, (diamants noirs) meuniers noirs, (diamants gris) ésocidés (grands brochets et maskinongés), (diamants blancs) perchaudes, et (carrés gris) salmonidés (ombles de fontaines et touladi). Chaque point est formé de deux spécimens par groupe de poisson par lac.

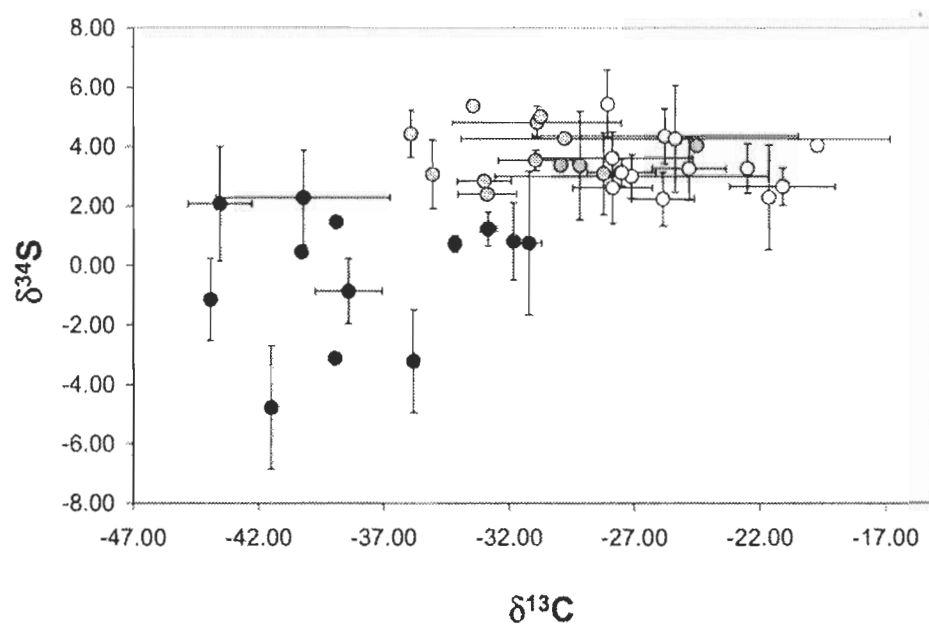
Figure 7. Contribution des sources :

a) pélagique, selon le modèle de mélange isotopique simple du carbone et deux sources (en abscisse) couplés aux résultats du modèle à deux isotopes du soufre et du carbone et trois sources (en ordonnée). Corrélations de rangs de Spearman pour les contributions pélagiques : $r_s=0.58$ $p<0.001$, $n=56$.

b) littorale, selon le modèle de mélange isotopique simple du carbone et deux sources (en abscisse) couplés aux résultats du modèle à deux isotopes (soufre et carbone) et trois sources (en ordonnée). Corrélation de rangs de Spearman pour les contributions littorales : $r_s=0.82$, $p<0.001$, $n=56$.

Légende : (cercles noirs) barbottes, (cercles gris) achigans à petites bouches, (cercles blancs) crapets de roches ou soleils, (diamants noirs) meuniers noirs, (diamants gris) ésocidés (grands brochets et maskinongés), (diamants blancs) perchaudes, (carrés blancs) poissons proies et (carrés gris) salmonidés (ombles de fontaine et touladi).
Chaque symbole résulte de deux individus par lac, n=56.

Liste des figures

Figure 1. Langevin *et al.*

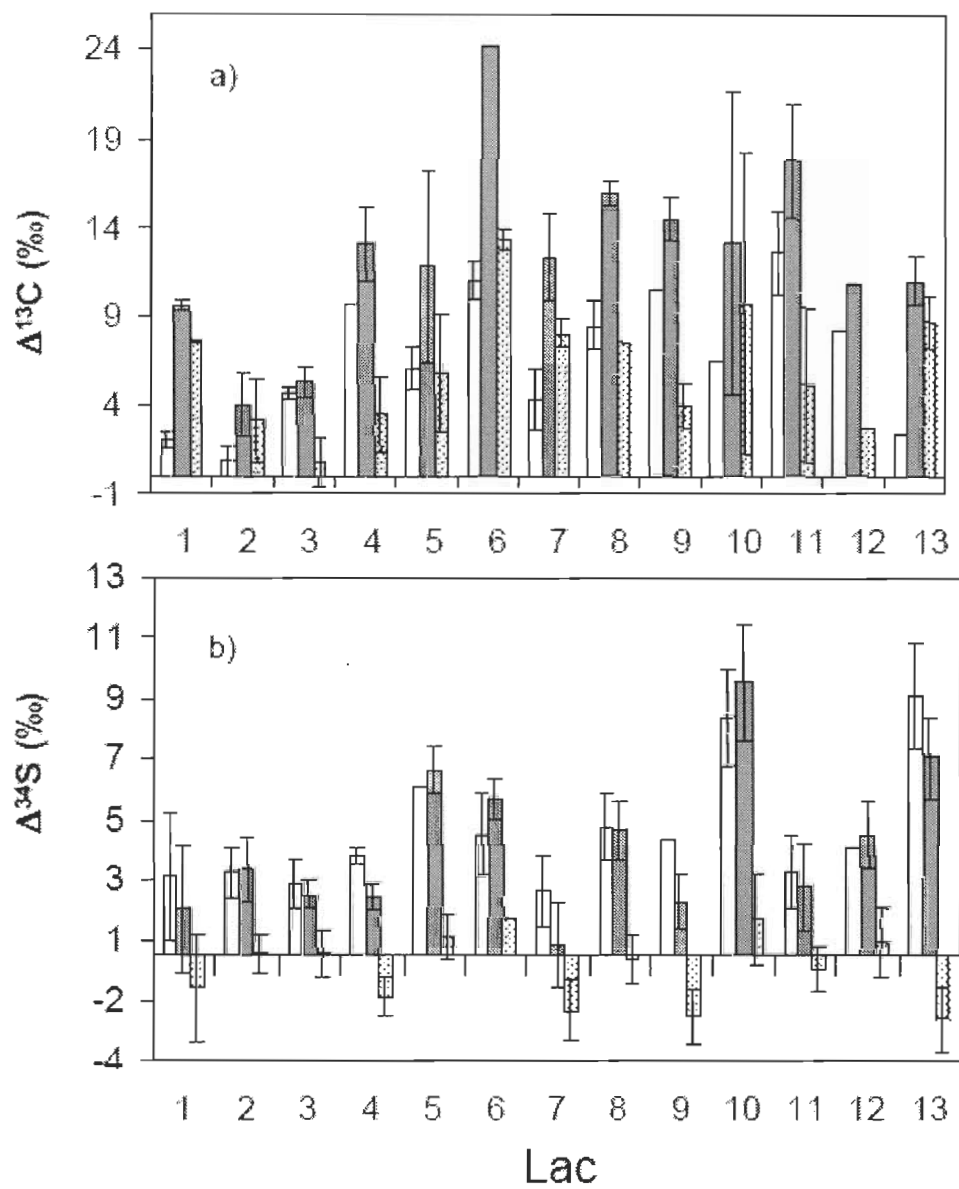
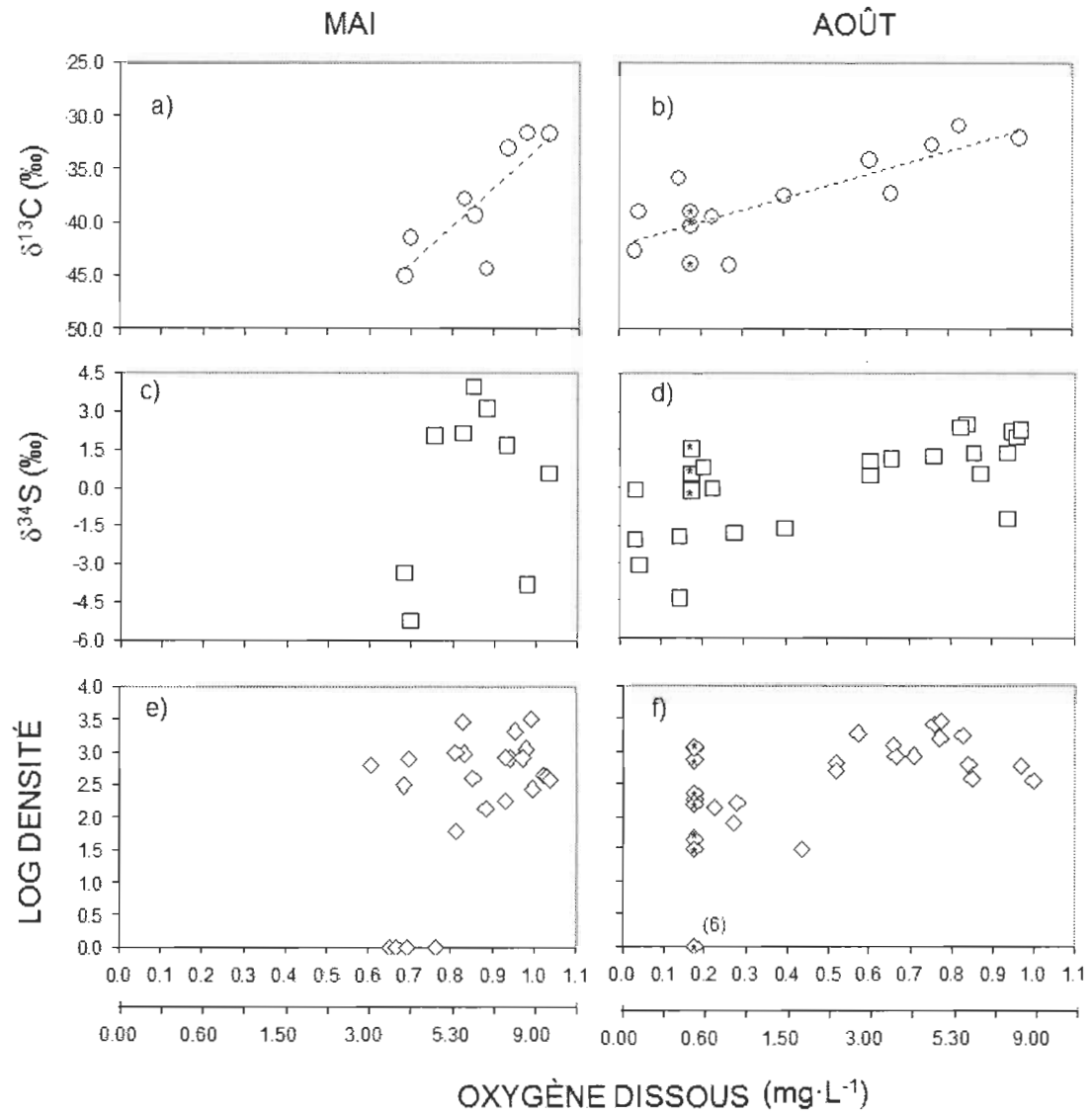


Figure 2. Langevin *et al.*

Figure 3. Langevin *et al.*

Contribution des sources

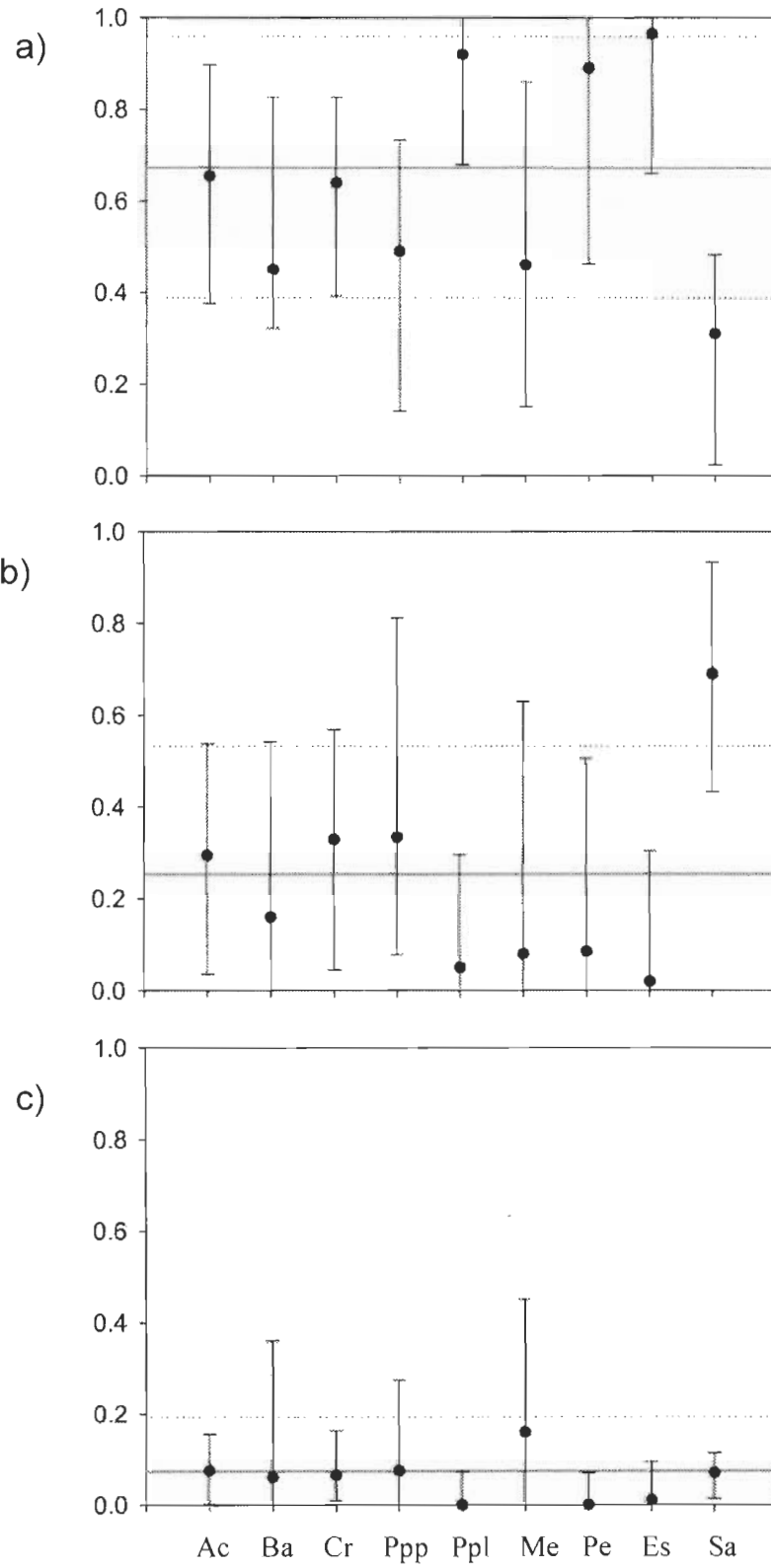


Figure 4. Langevin *et al.*

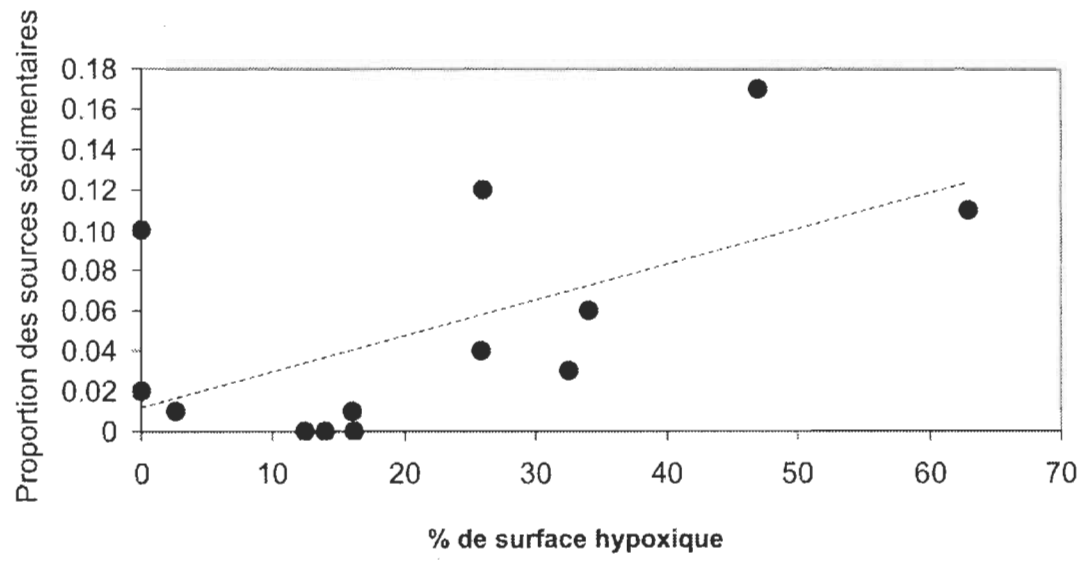


Figure 5. Langevin *et al.*

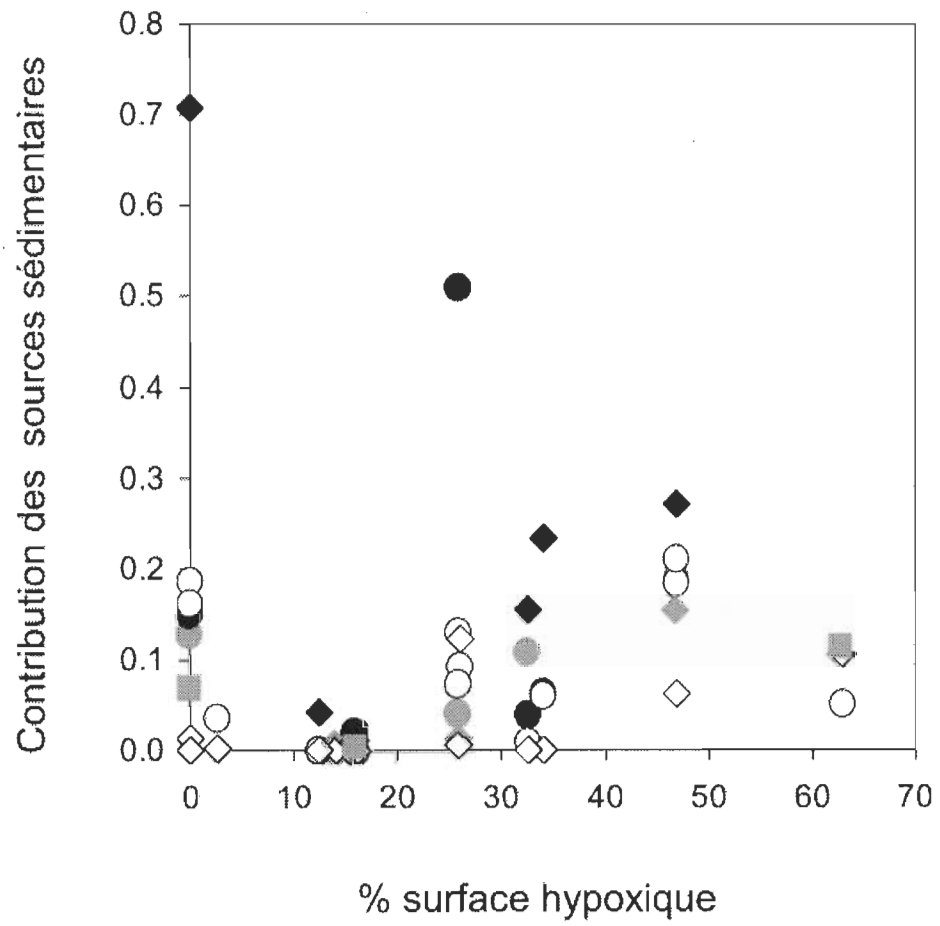
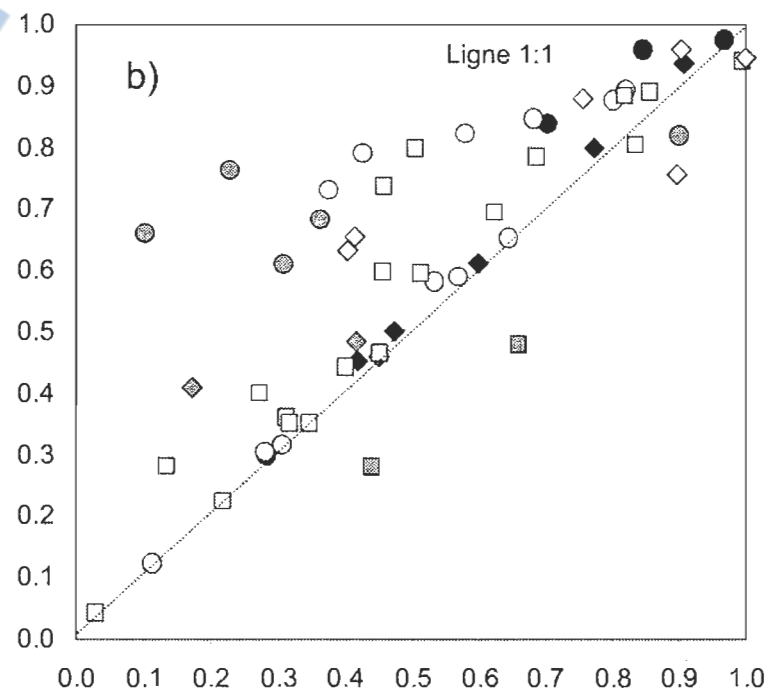
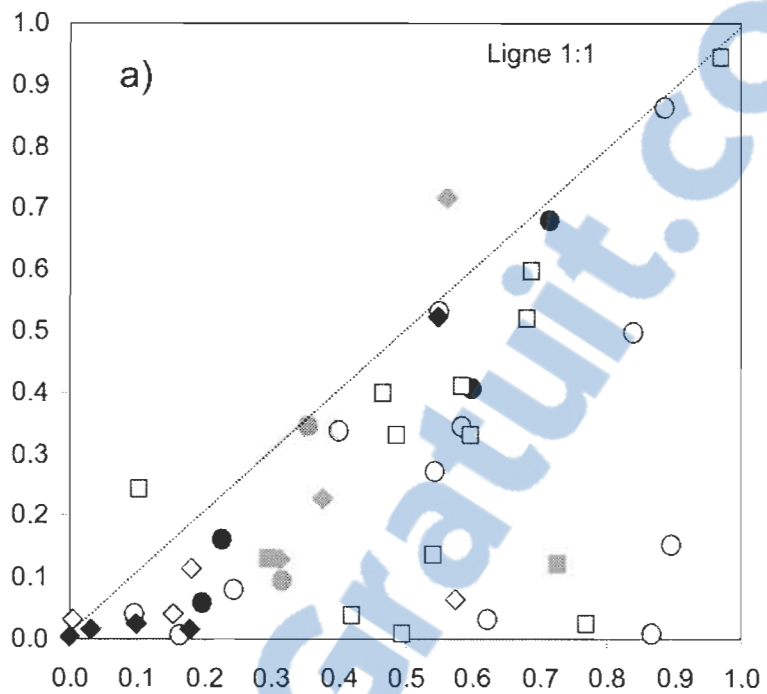


Figure 6. Langevin *et al.*

$\delta^{13}\text{C} - \delta^{34}\text{S}$ et 3 sources



$\delta^{13}\text{C}$ et 2 sources

Figure 7. Langevin *et al.*

ANNEXE A

VALEURS ISOTOPIQUES DES SOURCES D'INVERTÉBRÉS ET DES POISSONS

Lacs	Invertébrés et poissons	Isotopes (‰)			
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{34}\text{S}$	$\pm \delta^{34}\text{S}$	$\pm \delta^{34}\text{S}$
Croche1 (7) ¹	Littorale	-27.13	3.01	5.45	0.74
	Pélagique	-32.89	2.41	1.16	0.00
	Sédimentaire	-38.95	-3.12	0.00	0.00
	<i>Micropterus dolomieu</i>	-25.27	3.56		
	<i>Lepomis gibbosus</i>	-22.08	3.85	3.54	0.01
	<i>Perca flavescens</i>	-25.18	3.94	0.82	0.83
	<i>Fondulus diaphanus</i>	-19.96	3.52	0.66	0.25
	<i>Percina caprodes</i>	-28.84	4.29	0.35	0.62
	<i>Esox maskinongy</i>	-27.19	3.37	0.55	0.30
	<i>Notropis heterolepis</i>	-28.01	4.12	1.34	0.43
Croche2 (5)	Littorale	-19.73	4.06	0.00	0.00
	Pélagique	-33.01	2.85	1.06	0.00
	Sédimentaire	-43.92	-1.14	0.00	1.37
	<i>Ictalurus nebulosus</i>	-29.24	3.15	0.07	0.26
	<i>Lepomis gibbosus</i>	-24.44	3.80	0.41	0.31
	<i>Catostomus commersoni</i>	-31.51	2.99	0.73	0.02
	<i>Semotilus atromaculatus</i>	-28.94	3.45	0.60	0.07
	<i>Salvelinus namaycush</i>	-29.26	3.77	1.76	0.18
	<i>Phoxinus neogaeus</i>	-25.46	4.03		
Deschicots (12)	Littorale	-25.80	1.04	5.31	0.93
	Pélagique	-30.91	4.83	3.36	0.55
	Sédimentaire	-43.54	2.08	1.27	1.92
	<i>Ictalurus nebulosus</i>	-26.73	3.50	0.03	0.16
	<i>Lepomis gibbosus</i>	-27.29	4.02	0.58	0.38
	<i>Perca flavescens</i>	-25.53	4.86	0.28	0.83
	<i>Notropis atherinoides</i>	-27.99	4.49	0.23	0.61
	<i>Fondulus diaphanus</i>	-26.64	3.21	0.11	0.81
	<i>Esox maskinongy</i>	-25.31	4.01	0.51	0.47
	<i>Notemigonus crysoleucas</i>	-27.77	3.18	1.75	0.83
	<i>Catostomus commersoni</i>	-28.73	2.19	1.16	0.21
	<i>Notropis heterolepis</i>	-28.50	3.57	0.10	0.90
	<i>Umbra limi</i>	-26.23	4.35		

Lacs	Invertébrés et poissons	Isotopes (‰)			
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{34}\text{S}$	$\pm \delta^{34}\text{S}$	$\pm \delta^{34}\text{S}$
Dessix (13)	Littorale	-24.83	3.27	1.47	1.06
	Pélagique	-33.46	5.38	0.00	0.00
	Sédimentaire	-35.81	-3.21	0.00	1.73
	<i>Amplobites rupestris</i>	-28.30	3.65	0.75	0.33
	<i>Salvelinus fontinalis</i>	-29.84	4.32	2.99	0.40
	<i>Perca flavescens</i>	-29.39	3.42	0.29	0.70
Goulet (9)	Littorale	-25.38	4.27	8.55	1.80
	Pélagique	-35.06	3.08	0.00	1.16
	Sédimentaire	-41.50	-4.78	0.00	2.08
	<i>Micropterus dolomieu</i>	-30.45	2.93	3.74	0.30
	<i>Ictalurus nebulosus</i>	-27.58	3.19	0.97	0.69
	<i>Amplobites rupestris</i>	-30.70	3.27	0.43	0.04
	<i>Perca flavescens</i>	-25.03	3.39	0.95	1.19
	<i>Catostomus commersoni</i>	-31.62	2.10		
	<i>Notropis hudsonius</i>	-24.90	4.23	0.17	0.73
Héroux (11)	Littorale	-25.87	2.24	1.26	0.89
	Pélagique	-29.81	4.29	0.00	0.00
	Sédimentaire	-40.30	0.46	0.00	0.00
	<i>Ambloplites rupestris</i>	-29.18	3.09	0.06	0.44
	<i>Perca flavescens</i>	-28.41	2.40	1.27	0.55
	<i>Semotilus atromaculatus</i>	-28.63	2.59	0.42	0.08
Méduse (10)	Littorale	-28.09	5.44	0.00	1.15
	Pélagique	-30.77	5.02	0.08	0.00
	Sédimentaire	-38.91	1.47	0.00	0.00
	<i>Micropterus dolomieu</i>	-29.42	3.89	1.27	0.39
	<i>Ambloplites rupestris</i>	-30.49	4.63	1.49	0.18
	<i>Lepomis gibbosus</i>	-30.16	4.30	0.44	0.17
	<i>Fundulus diaphanus</i>	-29.10	4.36	0.66	0.29
	<i>Esox maskinongy</i>	-28.36	3.33	0.47	0.15
	<i>Perca flavescens</i>	-28.47	4.70	0.82	0.52
	<i>Catostomus commersoni</i>	-32.70	4.12		
Perchaude (8)	Littorale	-22.50	3.27	0.00	0.83
	Pélagique	-29.96	3.39	0.00	0.00
	Sédimentaire	-38.41	-0.85	1.34	1.10
	<i>Micropterus dolomieu</i>	-27.62	3.18	2.78	0.32
	<i>Ictalurus nebulosus</i>	-30.89	0.96	5.21	0.45
	<i>Esox lucius</i>	-26.59	3.28	2.16	0.10
	<i>Ambloplites rupestris</i>	-26.57	2.76	0.39	0.20
	<i>Lepomis gibbosus</i>	-26.13	3.00	2.06	0.15
	<i>Notropis atherinoides</i>	-29.74	3.56	0.06	0.14
	<i>Fundulus diaphanus</i>	-24.84	2.93	1.07	0.17
	<i>Notemigonus crysoleucas</i>	-30.41	3.67	0.44	0.44
	<i>Perca flavescens</i>	-28.34	3.39	0.25	0.30

Lacs	Invertébrés et poissons	Isotopes (‰)			
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{34}\text{S}$	$\pm \delta^{34}\text{S}$	$\pm \delta^{34}\text{S}$
Pinsrouges (1)	Littorale	-21.66	2.30	0.08	1.76
	Pélagique	-29.20	3.38	0.00	1.83
	Sédimentaire	-31.22	0.76	0.50	2.41
	<i>Micropterus dolomieu</i>	-26.81	3.94	1.05	0.88
	<i>Ictalurus nebulosus</i>	-26.18	2.51	0.66	0.24
	<i>Catostomus commersoni</i>	-28.19	0.75	1.38	0.09
	<i>Notropis heterolepis</i>	-27.14	1.70	0.01	0.39
	<i>Perca flavescens</i>	-28.38	2.96	2.10	0.73
	<i>Salvelinus namaycush</i>	-30.13	3.99	1.77	1.32
Second roberge (2)	Littorale	-27.90	3.62	3.22	0.89
	Pélagique	-30.97	3.55	1.49	0.34
	Sédimentaire	-31.85	0.82	0.23	1.30
	<i>Ambloplites rupestris</i>	-28.40	2.57		
	<i>Lepomis gibbosus</i>	-27.15	1.70	0.75	0.18
	<i>Fundulus diaphanus</i>	-27.34	3.82	1.21	1.04
	<i>Esox maskinongy</i>	-26.96	2.83	1.27	0.21
	<i>Notemigonus Crysoleucas</i>	-28.46	3.91	0.60	0.00
	<i>Notropis cornutus</i>	-27.70	2.59	0.52	0.20
	<i>Notropis heterodon</i>	-27.92	3.34	1.33	0.42
	<i>Etheostoma nigrum</i>	-26.66	3.26	0.09	0.22
	<i>Perca flavescens</i>	-27.87	3.72	0.09	0.59
	<i>Lepomis gibbosus</i>	-27.96	3.22	0.51	0.65
	<i>Notropis atherinoides</i>	-26.02	3.80	1.03	0.85
	<i>Fundulus diaphanus</i>	-27.01	3.09	0.81	0.11
	<i>Esox maskinongy</i>	-25.86	3.81	0.01	0.19
	<i>Notemigonus Crysoleucas</i>	-24.81	4.80	0.12	0.01
	<i>Notropis cornutus</i>	-27.04	4.00	0.56	0.29
	<i>Notropis heterodon</i>	-27.08	4.00	0.18	0.12
	<i>Etheostoma nigrum</i>	-27.53	2.75	0.60	0.08
<i>Perca flavescens</i>	-25.41	2.98	1.85	1.09	
<i>Phoxinus neogaeus</i>	-26.58	3.92			
Trottier (4)	Littorale	-21.11	2.67	2.10	0.63
	Pélagique	-24.52	4.05	0.00	0.00
	Sédimentaire	-34.16	0.74	0.00	0.27
	<i>Ambloplites rupestris</i>	-24.60	4.34	0.62	0.07
	<i>Fundulus diaphanus</i>	-23.03	4.30	0.47	0.22
	<i>Catostomus commersoni</i>	-21.94	2.70	0.91	0.97
	<i>Perca flavescens</i>	-22.27	4.05	0.96	0.91

Note :

¹ Les numéros entre parenthèses correspondent à l'ordre croissant du gradient d'intensité de l'hypoxie pour chacun des lacs

ANNEXE B

ÉCARTS ISOTOPIQUES ENTRE LES SOURCES D'INVERTÉBRÉS PAR LACS

Lacs	$\Delta^{34}\text{S}$ (‰)			$\Delta^{13}\text{C}$ (‰)		
	a	b	c	a	b	c
Pinsrouges	2.6	1.5	-1.1	2.0	9.6	7.5
Second.rob	2.7	2.8	0.1	0.9	3.9	3.1
Traverse	2.4	2.0	0.0	4.6	5.3	0.7
Trottier	3.3	1.9	-1.4	9.6	13.1	3.4
Croche1	5.5	6.1	0.6	6.1	11.8	5.8
Croche2	4.0	5.2	1.2	10.9	24.2	13.3
Thomas	2.2	0.3	-1.8	4.3	12.3	8.0
Perchaude	4.2	4.1	-0.1	8.5	15.9	7.5
Heroux	3.8	1.8	-2.0	10.5	14.4	3.9
Goulet	7.9	9.0	1.2	6.4	13.1	9.7
Deschicots	2.8	2.3	-0.5	12.6	17.7	5.1
Méduse	3.6	4.0	0.4	8.1	10.8	2.7
Dessix	8.6	6.5	-2.1	2.4	11.0	8.6
moyenne	4.1	3.7	-0.4	6.7	12.6	6.1
écart type	2.0	2.5	1.2	3.7	5.2	3.4
minimum	2.2	0.3	-2.1	0.9	3.9	0.7
maximum	8.6	9.0	1.2	12.6	24.2	13.3

a : Sources pélagiques moins celles sédimentaires hypolimnétiques

b : Sources littorales moins celles sédimentaires hypolimnétiques

c : Sources littorales moins celles pélagiques

ANNEXE C

RÉSULTATS DES TESTS D'HYPOTHÈSES ONE-SAMPLE T-TEST

Différence (sources d'invertébrés)	Moyenne	Écart Type*	Résultat	Degré liberté
$\Delta^{34}\text{S}$ Pélagique - sédimentaire	4.11	1.23	$p < 0.001$	12
$\Delta^{34}\text{S}$ Littorale - sédimentaire	3.66	1.13	$p < 0.001$	12
$\Delta^{34}\text{S}$ Littorale - pélagique	-0.42	0.9	$p = 0.99$	12
$\Delta^{13}\text{C}$ Pélagique - sédimentaire	6.69	1.04	$p < 0.001$	12
$\Delta^{13}\text{C}$ Littorale - sédimentaire	12.56	2.17	$p < 0.001$	12
$\Delta^{13}\text{C}$ Littorale - pélagique	6.10	2.18	$p < 0.001$	12

H0 = La moyenne d'écarts isotopiques entre deux sources de proies (pélagiques, sédimentaires ou littorales) est inférieure ou égale à la moyenne d'écarts types des ratios isotopiques de ces deux sources invertébrés.

H1 = La moyenne d'écarts isotopiques entre deux sources de proies (pélagiques, sédimentaires ou littorales) est supérieure à l'écart type moyen des ratios isotopiques des invertébrés de ces deux sources.

* Écarts types moyens provenant de la distribution de deux sources.

ANNEXE D

SUPERFICIES, VOLUMES ET CONCENTRATIONS EN OXYGÈNE DISSOUS DES LACS DE L'ÉTUDE

Profondeur m	Lacs														
	Croche 2			Thomas			À la perchaude			Héroux			Goulet		
	Superficie m ²	Volume m ³	Oxygène mg/L	Superficie m ²	Volume m ³	Oxygène mg/L	Superficie m ²	Volume m ³	Oxygène mg/L	Superficie m ²	Volume m ³	Oxygène mg/L	Superficie m ²	Volume m ³	Oxygène mg/L
1	190000	172228	8.84	41851	450338	8.76	42319	150736	8.66	35770	204949	8.50			7.73
2		171344	8.88	71335	406590	8.72	18383	124630	8.60	51722	160475		50592	631744	
3		110371	8.80	27227	345219	9.00	16503	107595	8.43	57080	114795	8.39			7.99
4		107032	8.78	26304	319055	9.19	17162	91392	7.75	15329	69615		35280	555622	
5		89037	8.79	44722	293843	9.12	38789	66701	4.10	12636	55756	5.33			8.29
6		73240	7.56	27978	248326	9.44	14850	35165	0.69	11083	44577		59460	482573	
7		90619	6.77	27088	221239	11.17	9818	23938	0.68	7503	34940	1.31			11.82
8	30575	28816	0.06	34763	195011	8.34	8873	14749	0.69	6405	28070		35450	366589	
9		18731	0.03	41922	152115	4.89	6310	6969	0.73	6676	22292	1.09			11.17
10		10745	0.04	53056	114495	3.57	3243	2218	0.23	3170	16824		42389	289575	
11		4022		10672	73771	3.23				2954	13818	0.27			6.84
12	300	561		9632	63755	2.59				2988	11029		26635	225826	2.31
13				8593	54779	1.94				1167	8922				0.80
14				7554	46844	0.86				1104	7891		18889	177556	
15				13265	39951					1041	6919				0.88
16				5920	27116					979	6007		30850	142716	
17				5366	21513					917	5153				
18				4814	16459					854	4360		15527	82181	
19				4260	11954					1359	3624				
20										1266	2064		8246	59211	
21										926	995				
22										325	98		7097	44174	
23															
24													4672	32919	
25															
26													2911	25838	
27															
28													2546	20772	
29															
30													2808	15741	

