

ÉQUIPE DE TRAVAIL

Conseil de bassin du lac Saint-Augustin

- M. René Gélinas, biologiste : Directeur du suivi de la qualité du milieu,
Service de l'environnement,
Ville de Québec
- M. Jean-Claude Desroches : Président du Conseil de bassin du lac
Saint-Augustin

EXXEP environnement

- M. Sylvain Arsenault, biologiste : Directeur du projet
- Mme Guylaine Arseneault, B. E. E. : Révision linguistique

Collaborateurs : Département de biologie, Université Laval

- Prof. Warwick Vincent, Ph.D. : Professeur
- M. Martin Bouchard- Valentine, biologiste : Étudiant gradué à la maîtrise

Référence à citer :

Bouchard-Valentine, M., W.F. Vincent et S. Arsenault, 2002. Écologie des cyanobactéries. Document préparé pour le Conseil de bassin du lac Saint-Augustin. Par EXXEP Environnement, Québec, 23 pages.

TABLE DES MATIÈRES

ÉQUIPE DE TRAVAIL	ii
TABLE DES MATIÈRES.....	iii
1 ÉCOLOGIE DES CYANOBACTÉRIES.....	1
1.1 Problèmes associés aux cyanobactéries	1
1.2 Caractéristiques des cyanobactéries	3
1.2.1 Régulation de la flottaison	3
1.2.2 Fixation du diazote (N ₂) et prise de l'ammonium (NH ₄ ⁺)	3
1.2.3 Croissance et lumière	4
1.2.4 Croissance à de faibles concentrations en CO ₂	5
1.2.5 Protection contre les compétiteurs	5
1.2.6 Stockage du phosphore et de l'azote	6
1.3 Facteurs favorisant les blooms.....	6
1.3.1 Phosphore total (Pt)	6
1.3.2 Azote	7
1.3.3 Rapport azote total : phosphore total (Nt:Pt).....	8
1.3.4 pH et CO ₂	9
1.3.5 Lumière	9
1.3.6 Régulation de la position dans la colonne d'eau.....	10
1.3.7 Protection contre le broutage	11
1.3.8 Hypoypèse de Hyenstand et coll. (1998)	11
1.4 Moyens potentiels de contrôle des cyanobactéries	12
1.4.1 Technique bottom-up	12
1.4.2 Technique top-down	15
1.4.3 Autres techniques	16
2 Références.....	18

1 ÉCOLOGIE DES CYANOBACTÉRIES

La compréhension des cyanobactéries s'avère essentielle d'un point de vue évolutif, puisqu'elles seraient l'une des premières formes de vie apparues sur la planète. Elles sont à la base de la chaîne alimentaire des écosystèmes marins et lacustres. Elles sont aussi importantes du point de vue de la santé publique puisque leur prolifération constitue un sérieux problème pour la qualité de l'eau, particulièrement l'eau douce. Les paragraphes qui suivent sont structurés en sections qui aborderont successivement les problèmes associés aux cyanobactéries et les raisons de leur succès.

1.1 Problèmes associés aux cyanobactéries

Les cyanobactéries, communément appelées algues bleues-vertes, font partie du phytoplancton, c'est-à-dire des organismes photoautotrophes qui sont en suspension dans la colonne d'eau. Tel que leur nom l'indique, ce sont des bactéries qui font partie du règne des procaryotes (bien qu'originellement elles aient été classées avec les plantes, ce qui était erroné). Les cyanobactéries sont les plus vieux organismes connus: elles seraient apparues il y a 3,5 milliards d'années (Schopf, 2000). Cela témoigne de leur excellente adaptation à leur milieu, qui a d'ailleurs beaucoup changé depuis leur apparition. Actuellement, 1350 espèces d'eau douce sont recensées (Kalff, 2002).

Ces dernières années, les cyanobactéries ont attiré davantage l'attention suite à l'émergence de plus en plus fréquente de leurs floraisons (blooms), c'est-à-dire une biomasse cyanobactérienne beaucoup plus importante que la normale. On considère qu'un minimum de 10 µg/L de chlorophylle a (ou 20 000 cellules/mL) est reconnu pour être un bloom (Olivier et Ganf, 2000). Ces blooms ont divers impacts sur la dynamique d'un lac et sur la qualité de l'eau, ce qui en fait un des principaux problèmes auxquels sont confrontés les gestionnaires.

Depuis la première publication reconnaissant que certains blooms étaient associés à des conditions toxiques (Francis, 1878), il a beaucoup été fait mention des problèmes de santé provoqués par ceux-ci. Selon Lukac et Aegerter (1993) cité dans Duy et coll. (2000), des 50 genres d'eau douce, au moins sept contiennent des espèces produisant des toxines (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Coelosphaerium*, *Gloeoetrichia*, *Microcystis*, *Nodularia*, *Nostoc*). Les endotoxines sécrétées par les cyanobactéries (toxines qui sont libérées lorsqu'il y a lyse cellulaire) incluent des peptides, alcaloïdes, organo-phosphore

et des liposacharides. Elles agissent principalement sur le système nerveux (anatoxine) et le foie (microcystine) (Carmichael, 1994; Duy et coll., 2000). Ces toxines ont des effets sur le bétail, les poissons, les oiseaux, mais aussi sur le zooplancton et d'autres espèces du phytoplancton (Kalf, 2002; Pitois, 2001). Plusieurs cas de mortalité animale reliée aux cyanotoxines ont été répertoriés (Duy et coll., 2000) et les blooms de cyanobactéries semblent être associés au développement du botulisme chez les poissons et les oiseaux aquatiques (Murphy et coll. 2000; Park et coll. 2001). Certaines cyanotoxines comme microcystine pourraient même s'accumuler dans la chaîne alimentaire (bioaccumulation) (Kotak et coll. 1996). Chez l'humain, elles sont soupçonnées d'être en relation avec la maladie de Haff et certains cancers. Il semble même que les cyanotoxines produisent plus de dommages aux chromosomes que ne le fait le benzène. Certaines toxines (les dermatoxines) peuvent causer des problèmes d'allergie et d'irritation cutanée, rendant l'eau non seulement impropre à la consommation, mais aussi irritante au contact (Pitois, 2001). Des troubles digestifs (gastro-entérites, nausées) sont aussi associés aux cyanotoxines, troubles qui peuvent devenir chroniques si des doses faibles mais régulières sont absorbées (Carmichael, 1994).

Le cas le plus tragique s'est produit au Brésil en 1996, alors que 60 patients sont décédés à la suite d'une dialyse dont le fluide a été composé à partir d'une eau contaminée par la cyanotoxine *microcystine* (Pouria et coll., 1998).

Enfin, la qualité visuelle de l'eau, de même que l'odeur et le goût dégagé sont affectés par la présence de cyanobactéries.

Il est à noter cependant que la concentration maximale de toxines ne coïncide pas nécessairement avec le maximum de biomasse de cyanobactéries. Aussi, la production de toxines n'est corrélée avec aucun facteur environnemental, à l'exception de la quantité de phosphore réactif soluble (PRS; Jacoby et coll., 2000).

En limitant la pénétration de la lumière à travers la colonne d'eau, les blooms réduisent la photosynthèse près du fond d'un lac ce qui favorise la production de zones anoxiques à ce niveau. Ce phénomène est accentué par la décomposition massive des algues sénescents ayant participé au bloom. La présence d'une zone sans oxygène près du fond affectera les organismes aérobies tels que les poissons de fond (Rashidian et Bird,

2001), et permettra une augmentation de la concentration en phosphore *via* son relargage à partir des sédiments (Mortimer, 1941). Comme le phosphore est soupçonné d'être un facteur favorisant la croissance cyanobactérienne, cela créerait un phénomène de rétroaction positive.

1.2 Caractéristiques des cyanobactéries

Les cyanobactéries possèdent plusieurs caractéristiques susceptibles d'être impliquées dans la formation de blooms. Voici un résumé de celles qui sont le plus souvent citées dans la littérature.

1.2.1 Régulation de la flottaison

Certains genres tels qu'*Anabaena*, *Microcystis*, *Aphanizomenon* ou *Oscillatoria* ont la capacité de se déplacer dans la colonne d'eau. Ainsi, *Anabaena* peut se déplacer de 50 m/jour et *Microcystis* jusqu'à 140 m/jour (Paerl, 1988). Les cyanobactéries régulent leur position en changeant leur densité cellulaire, que ce soit en accumulant ou en épuisant des molécules de haute densité (par exemple des hydrocarbures) ou en synthétisant/détruisant des vacuoles gazeuses (Olivier et Ganf, 2000). Il est à noter que toutes les espèces formant des blooms ont la caractéristique commune de posséder des vacuoles gazeuses, ce qui laisse supposer un avantage à ce mécanisme.

1.2.2 Fixation du diazote (N₂) et prise de l'ammonium (NH₄⁺)

Bien que l'azote soit un élément essentiel à la vie, peu d'espèces vivantes ont la capacité d'utiliser le plus grand réservoir disponible, c'est-à-dire le diazote (N₂). Les cyanobactéries sont le seul groupe du phytoplancton à pouvoir fixer le N₂. Chez les genres filamenteux comme *Anabaena*, *Nodularia*, *Aphanizomenon*, certaines cellules nommées hétérocystes perdent leur capacité photosynthétique et se spécialisent pour effectuer la fixation du diazote (azote atmosphérique). Cependant, il existe des espèces qui ne développent pas d'hétérocystes (par exemple : *Trichodesmium*, *Oscillatoria*) et qui fixent malgré tout l'azote. Les mécanismes moléculaires de ces organismes sont encore mal compris, particulièrement pour les espèces aérobiques (Stal, 1995). Enfin, d'autres espèces sont incapables de fixer l'azote (par exemple : *Microcystis*).

En général, le NH_4^+ est la forme préférée d'azote inorganique pour tout le phytoplancton. Mais ceci est particulièrement vrai pour les cyanobactéries (autant les espèces non-fixatrices que fixatrices) qui n'ont pas un taux d'absorption du NO_3^- très élevé (Hyenstrand et coll., 1998).

1.2.3 Croissance et lumière

Plusieurs études montrent que pour croître, les cyanobactéries requièrent une intensité lumineuse plus faible que les chlorophytes (algues vertes), en raison de leur plus faible demande énergétique (VanLiere et Walsby, 1982; Tilzer, 1987; Mur et coll., 1978). Une autre distinction entre les cyanobactéries et les algues vertes réside dans la nature de leurs pigments photosynthétiques. Les deux groupes possèdent la chlorophylle a et des caroténoïdes, mais les pigments accessoires des cyanobactéries font partie de la famille des phycobiliprotéines alors que chez les algues vertes, les chlorophylles b et c sont utilisées (Oliver et Ganf, 2000). Cette différence fait en sorte que le spectre de longueurs d'onde captées est plus large chez les cyanobactéries, traduisant leur adaptation à effectuer la photosynthèse en profondeur. Les conditions lumineuses y sont différentes en raison de l'absorption, de la diffraction et de la réflexion de la lumière par l'eau, les particules et les organismes tels que les algues vertes (Kirk, 1983)).

Les cyanobactéries sont aussi réputées pour leur résistance à la photoinhibition (phénomène qui se produit lorsqu'un organisme photosynthétique est soumis à plus de lumière qu'il peut en utiliser, ce qui amène des dommages et une perte de production causés notamment par la photooxydation). Il semble que la présence de caroténoïde protège la chlorophylle a de la photooxydation (Clayton 1966; Asato, 1972).

La photorespiration est un autre problème associé à une exposition lumineuse trop intense, mais cette fois d'une manière indirecte. Ce problème origine de la production importante d'oxygène, conséquence d'une forte activité photosynthétique. L'oxygène devient alors un compétiteur au CO_2 pour la fixation sur la Rubisco (l'enzyme incorporant le CO_2 au premier composé organique du cycle de Calvin) car le rapport O_2 : CO_2 devient trop élevé. La stratégie développée par les cyanobactéries est d'utiliser le HCO_3^- comme source additionnelle de carbone inorganique et ainsi, concentrer le CO_2 près de la Rubisco en transformant le HCO_3^- en CO_2 à l'aide de l'anhydrase carbonique (Ibelings et Maberly, 1998).

1.2.4 Croissance à de faibles concentrations en CO₂

Les cyanobactéries ont un faible point de compensation en CO₂, c'est-à-dire qu'une concentration faible en CO₂ est suffisante pour démarrer la photosynthèse (King, 1970; Jacoby et coll. 2000). Comme l'équilibre des différentes formes de carbone inorganique (CO₂ + H₂O ? H₂CO₃ ? HCO₃⁻ ? CO₃²⁻) dépend du pH, les cyanobactéries sont tolérantes à un milieu ayant un pH élevé (pH ≈ 10), soit lorsque le CO₂ est absent et que le HCO₃⁻ est la forme dominante de carbone inorganique dissous (CID). En fait, tel que dit précédemment, les cyanobactéries ont la capacité d'exploiter le HCO₃⁻, ce qui explique leur tolérance au pH élevé. Cependant, le CO₂ demeure la forme de CID préférée, et donc les cyanobactéries survivent très bien à des valeurs de pH plus faible (ou une concentration en CO₂ plus élevée), quoique leur taux d'absorption soit inférieur aux autres espèces du phytoplancton (Paerl et Ustach, 1982). D'ailleurs Ibelings et Maberly (1998) ont montré que les taux actuels de CO₂ atmosphérique (la source la plus importante de CID dans l'eau) ne suffisent pas à la demande actuelle des cyanobactéries, même en période de blooms. Le CO₂ est donc un facteur limitant la photosynthèse.

1.2.5 Protection contre les compétiteurs

En plus d'avoir développé diverses stratégies afin de maximiser leur taux de croissance, les cyanobactéries réussissent à contrer leurs pertes par broutage. Un des moyens employé est l'excrétion de toxines (il n'est pas encore clair si les toxines sont l'objet d'une production primaire ou un produit secondaire du métabolisme (Carmichael, 1994)). Elles produisent aussi des composés chimiques (stratégie d'*Anabaena flos-aquae*) qui donnent un « mauvais goût » pour le zooplancton, ce qui redirige la pression de broutage vers les autres espèces du phytoplancton telles que les chlorophytes (Porter, 1973). Ainsi, les cyanobactéries connaissent un taux de filtration réduit par les cladocères par rapport aux chlorophytes (Clark, 1978; Porter et Orcutt, 1980; Lampert, 1981). Cette stratégie non seulement réduit leurs pertes, mais favorise leur croissance par une diminution de leurs compétiteurs. La formation de colonies assure aussi une protection contre le broutage, les dimensions atteintes empêchant l'ingestion par le zooplancton.

1.2.6 Stockage du phosphore et de l'azote

Une caractéristique importante des cyanobactéries est leur capacité à emmagasiner le phosphore et l'azote au-delà de leurs besoins (Pettersson et coll., 1993). Elles peuvent donc accumuler des réserves près des sédiments où ces éléments se retrouvent en plus grande abondance, et migrer ensuite vers la zone photique de l'épilimnion, près de la surface, qui permet la photosynthèse bien que cette zone soit généralement pauvre en nutriments.

1.3 **Facteurs favorisant les blooms**

À partir des caractéristiques décrites précédemment, il est possible d'émettre certaines hypothèses expliquant la formation de blooms cyanobactériens. Des informations additionnelles sont données par Hyenstrand et coll. (1998), Oliver et Ganf (2000), Vincent (1987) et Vincent (1989).

Il est important de mentionner que le temps de résidence de l'eau est une variable essentielle à la compréhension des blooms de cyanobactéries. Un temps de résidence court ne permettra pas l'accumulation d'éléments nutritifs et de cyanobactéries, compte tenu de la décharge importante. Au contraire, un temps de résidence long permet l'accumulation des éléments nutritifs et offre suffisamment de temps aux cyanobactéries pour se développer avant qu'elles ne quittent le réservoir.

1.3.1 Phosphore total (Pt)

Une hypothèse largement diffusée est la relation avec le phosphore. Cette hypothèse est apparue naturellement puisque beaucoup de blooms surviennent dans des lacs eutrophes, c'est-à-dire ayant une grande concentration en phosphore. Le phosphore est une composante essentielle à la vie (par exemple l'ADN), mais sa concentration dans l'environnement est beaucoup plus faible que d'autres éléments comme l'oxygène, l'azote ou le carbone. Le phosphore semble donc agir comme un élément limitant la croissance, et sous un apport suffisant, il pourrait avantager des organismes à croissance rapide comme les cyanobactéries. Plusieurs études ont montré des liens avec le phosphore total (Xie et Xie, 2002; Downing et coll., 2001; Watson et coll. 1997).

Ainsi, Xie et Xie (2002) ont observé que la quantité maximum de phosphore total (Pt) coïncidait avec le maximum de cyanobactéries présentes dans les lacs étudiés et ce, sur une période allant de 1956 à 1999. La démonstration la plus éloquente a été effectuée par Schindler (1973). Il a observé un bloom dans la portion d'un lac à laquelle avait été ajouté du nitrate, du carbone organique dissous et du phosphore. L'autre portion du lac, qui n'avait reçu que du carbone organique dissous et du nitrate, n'a montré aucune augmentation de biomasse algale.

La relation avec le phosphore total semble dépendre de l'état trophique d'un lac. Watson et coll. (1997) ont montré que, dans un lac mésotrophe, la structure de la communauté phytoplanctonique est peu corrélée avec le Pt, alors que dans un lac eutrophe, il y aura un changement vers une dominance des cyanobactéries et diatomées avec une augmentation de la quantité de Pt.

Pour la communauté scientifique, une question demeure cependant : pourquoi une augmentation des quantités de phosphore favoriserait davantage les cyanobactéries que les algues vertes, si la capacité d'absorption du phosphore entre les chlorophytes et les cyanobactéries est équivalente ? (Olsen, 1989; Nyholm, 1977) Il semble que le phosphore seul ne soit pas suffisant pour expliquer la formation de blooms, car ceux-ci apparaissent aussi dans des lacs oligotrophes, ce qui indique que d'autres facteurs doivent intervenir. Une quantité minimale de phosphore doit néanmoins être présente afin de permettre des blooms cyanobactériens. Pour les observer, Dokulil et Teubner (2000) rapportent qu'il faut une concentration d'environ 10 µg Pt/L pour un lac stratifié et un minimum de 40µg Pt/L pour un lac mélangé. Cette différence pourrait être due au fait que les espèces dominantes en conditions de mélange (ex.: *Microcystis* sp.) ont des affinités et des exigences en phosphore différentes de celles présentes dans des conditions de stabilité (ex.: *Planktothrix rubescens*).

1.3.2 Azote

L'azote semble jouer un rôle dans la dominance des cyanobactéries. En présence de faibles quantités d'azote, les espèces fixatrices d'azote seront avantagées. Cependant, Berman (2000) rappelle que des études ont montré que des blooms de cyanobactéries fixatrices se sont produits dans des conditions d'abondance d'azote, où cet avantage compétitif est perdu.

Beaucoup d'études montrent que les cyanobactéries assimilent de préférence l'ammonium (NH_4^+) au nitrate (NO_3^-) et qu'elles ne peuvent compétitionner avec les eucaryotes du phytoplancton si le NO_3^- est la forme la plus abondante (Toetz et coll., 1977; Blomqvist et coll., 1994; Kappers, 1984). Leonardson et Ripl (1980) ont montré que l'ajout de NO_3^- au niveau des sédiments a permis de changer la dominance de cyanobactéries au profit des algues vertes.

1.3.3 Rapport azote total : phosphore total (Nt:Pt)

Une autre hypothèse, qui a été avancée afin d'expliquer l'occurrence de blooms, est le rapport Nt/Pt dans un lac. Ainsi, un rapport dans l'épilimnion de 29:1 (en masse) augmenterait de façon importante la probabilité d'un bloom cyanobactérien (Smith, 1983). Ce rapport est abaissé à 16:1 pour les espèces fixatrices d'azote. L'explication invoquée est que sous un rapport faible, les cyanobactéries fixatrices auraient un avantage compétitif en ayant suffisamment de phosphore d'une part, et d'autre part, le manque en azote serait comblé par le processus de fixation qui leur est unique. Cependant, cette hypothèse explique mal la formation de blooms d'espèces non-fixatrices d'azote.

Downing et coll. (2001) montrent, à partir d'une revue de littérature des résultats obtenus sur 99 lacs tempérés, que les quantités absolues d'azote (Nt) et de phosphore (Pt) (c'est-à-dire non exprimées sous forme d'un rapport) expliquent beaucoup mieux la formation de blooms (r^2 de 0,42 et 0,34 respectivement) que le ratio Nt :Pt ($r^2 = 0,26$). De plus, le rapport Nt :Pt semble être un indicateur biaisé car dans les lacs eutrophes, l'azote est souvent perdu dans la colonne d'eau par l'assimilation biologique et via la dénitrification (Downing, 1997). Et le fait qu'un rapport faible favorise les cyanobactéries est probablement dû à une augmentation de la concentration en phosphore (ce qui fait diminuer le rapport Nt :Pt), plutôt qu'au rapport Nt :Pt (Oliver et Ganf, 2000). Dans le même sens, Berman (2000) rapporte que pour plusieurs études publiées, qui utilisaient l'approche Nt :Pt pour expliquer les blooms de cyanobactéries, les quantités absolues de Pt et Nt n'ont pas été considérées lors des conclusions. Ainsi, la cause principale des phénomènes observés relèverait peut-être davantage des quantités de Nt et Pt prises séparément que d'un rapport Nt :Pt.

1.3.4 pH et CO₂

Maberly (1996) a montré que les blooms « surviennent souvent durant les périodes où le pH de l'eau est déjà élevé et où la concentration en carbone inorganique est épuisée ». Ces observations vont dans le même sens que celles de Shapiro (1973) qui nota un changement de la dominance de chlorophytes au profit de cyanobactéries lorsque le pH était augmenté avec du KOH. À pH=7, il observa que les cyanobactéries perdaient leur avantage compétitif. Le pH élevé aurait donc un effet initiateur de blooms.

Cependant, dans une autre expérience, Shapiro (1997) a injecté de l'air dans deux bassins susceptibles de former des blooms de cyanobactéries, l'un avec ajout de CO₂ et l'autre sans CO₂. Les deux bassins connurent un important développement de cyanobactéries. Ceci fit conclure à Shapiro que le pH et le CO₂ ne sont pas la cause de l'initiation de blooms, mais plutôt de leur maintien. Lors des blooms, les cyanobactéries généreraient des conditions (faible pH et épuisement de CO₂) qui leur donneraient un avantage compétitif (faible point de compensation en CO₂ et capacité à utiliser le HCO₃⁻) sur les autres espèces de la communauté phytoplanctonique. De plus, un pH élevé près de l'interface air/eau, mais aussi une plus grande alcalinité de l'eau, permettent d'élever le flux air→eau de CO₂, et donc augmentent la quantité de carbone inorganique disponible aux cellules du phyto-plancton se situant près de la surface, soit les cyanobactéries lors d'épisodes de blooms. (Iberlings et Maberly, 1998).

1.3.5 Lumière

La turbidité de l'eau, jumelée au fait que les cyanobactéries requièrent peu de lumière pour croître, a été suggéré comme facteur permettant l'initiation de blooms (Niklisch et Kohl, 1989). Mais cette hypothèse seule n'est pas consistante avec les faits que premièrement, les blooms sont observés dans des lacs clairs et oligotrophes, et deuxièmement un bloom est souvent précédé par une période de plus grande transparence de l'eau causée par l'activité plus importante du broutage du zooplancton sur le phytoplancton (Hyenstrand et coll., 1998). Cependant, la formation de blooms réduit la pénétration de la lumière, condition défavorable aux compétiteurs tels que les algues vertes. Les stratégies permettant de limiter les dommages causés par la photooxydation et la photoinhibition, contribuent aussi à maintenir une couverture algale à la surface et à diminuer la pénétration de la lumière. La formation de blooms réduirait

donc la lumière disponible pour les autres espèces du phytoplancton, ce qui générerait des conditions favorisant leur maintien.

1.3.6 Régulation de la position dans la colonne d'eau

Le déplacement dans la colonne d'eau, grâce au contrôle de leur densité cellulaire, permet aux cyanobactéries de profiter des zones riches en nutriments, d'y faire des réserves et de rejoindre les couches supérieures ayant suffisamment de lumière pour accomplir la photosynthèse (Ibelings, 1992; Humphries et Lyne, 1988). Même lorsque les conditions ne sont pas limitées en nutriments, le contrôle de la flottaison donne un avantage en réduisant les pertes par sédimentation.

Les conditions de mélange peuvent être exprimées selon le rapport entre la profondeur de la zone euphotique et la zone de mélange ($z_{eu} : z_{mix}$). Il semble qu'un rapport $z_{eu} : z_{mix}$ faible, traduisant un temps passé à la noirceur plus long, réduit la dominance des cyanobactéries (Kalf, 2002). D'un autre côté, l'expérience de Shapiro (1997) décrite plus haut a permis la formation de populations denses de cyanobactéries sous des conditions de grande turbulence, conditions qui ne devraient pourtant pas les favoriser.

Oliver et Ganf (2000) indiquent que les conditions optimales chez les cyanobactéries diffèrent d'une espèce à l'autre. Par exemple, *Microcystis* ou *Aphanizomenon* se développent bien sous des conditions de stabilité, alors qu'*Oscillatoria* préfère des eaux bien mélangées.

Les dinoflagellés ont, eux aussi, la capacité de se déplacer dans la colonne d'eau à l'aide de leur flagelle. Le mécanisme de migration est cependant différent car il est basé sur la phototaxie (déplacement selon une source de lumière). Si les dinoflagellés se retrouvent dans des régions sans lumière, ils peuvent être trappés (Hyenstrand et coll., 1998). Sous cet aspect, les cyanobactéries ont un mécanisme plus avantageux puisque celles qui peuvent réguler leur position le font avec des vacuoles gazeuses, par un contrôle de leur densité.

Il n'en demeure pas moins que l'avantage du contrôle de la flottaison est difficile à cerner. Cette caractéristique doit être jumelée à d'autres facteurs qui pourront être optimaux pour certaines espèces et défavorables pour d'autres (Oliver et Ganf, 2000).

1.3.7 Protection contre le broutage

Plusieurs auteurs affirment que c'est une meilleure résistance aux pertes plutôt qu'un taux de croissance plus élevé qui explique la dominance des cyanobactéries (Knoechel et Kalff, 1975; Agusti et coll., 1990). Le zooplancton constitue une importante source de perte puisqu'il consomme de 48% à 162% de sa biomasse par jour (Gliwicz, 1968; Haney, 1973). Tel que décrit plus haut, les cyanobactéries ont déployé plusieurs stratégies pour contrer l'effet du broutage : toxines, émissions de molécules protectrices, formation de colonies rendant difficile la filtration. Les autres espèces du phytoplancton subissent donc une plus forte pression limitant ainsi leur possibilité de dominance (Watson et McCauley, 1988).

1.3.8 Hypothèse de Hyenstand et coll. (1998)

Hyenstand et coll. (1998) ont formulé une hypothèse intéressante pouvant expliquer le succès des cyanobactéries, et qui intègre quelques-uns des éléments cités plus haut. L'avantage de cette hypothèse résiderait dans le recrutement des cyanobactéries au niveau des sédiments. Une augmentation de l'intensité lumineuse à ce niveau (causée par la grande transparence de l'eau qui précède généralement les blooms) ainsi qu'une température plus élevée, initieraient l'activité métabolique menant à la synthèse de vacuoles gazeuses. Concomitant à ces conditions, le broutage exercerait une pression sur les autres espèces du phytoplancton.

Un milieu eutrophe engendre souvent des conditions anoxiques au niveau des sédiments, ce qui favorise le processus de dénitrification et, de la sorte, augmente le ratio $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$, c'est-à-dire des conditions où les cyanobactéries ont un avantage compétitif. C'est cet avantage qui serait le facteur-clé de leur succès. Enfin, la régulation de la position dans la colonne d'eau permet d'obtenir les éléments nutritifs au niveau des sédiments (phosphore réactif soluble (PRS) et NH_4^+), et ensuite de rejoindre la couche plus lumineuse de l'épilimnion généralement pauvre en NH_4^+ et en PRS. Une fois les réserves épuisées, il y aura un retour vers les sédiments, et ainsi de suite.

En résumé, plusieurs hypothèses existent pour expliquer la dominance des cyanobactéries. Il semble, cependant, qu'il faille faire appel à un ensemble de conditions plutôt qu'à un seul élément isolé. De plus, il est difficile de généraliser. Chaque lac possède ses propres conditions physico-chimiques et structures écologiques, ce qui

peut mener à des évolutions bien différentes. Le groupe des cyanobactéries est diversifié et les conditions optimales pour chacune des espèces varient grandement. Certaines requièrent des milieux plus stables, d'autres assimilent le phosphore plus facilement, d'autres sont capables de fixer l'azote, etc.

1.4 Moyens potentiels de contrôle des cyanobactéries

Malgré l'incertitude quant aux causes précises de formation de blooms, des solutions ont été proposées pour restaurer des lacs eutrophes. Devant cet objectif, deux approches sont possibles. D'une part, par le principe *bottom-up* où le contrôle des cyanobactéries se fait via la disponibilité des ressources nécessaires à la croissance (éléments nutritifs), et d'autre part, par le principe *top-down* qui agit sur la chaîne alimentaire à travers des moyens qui favorisent les prédateurs des cyanobactéries. Ce dernier principe est aussi connu sous le terme *manipulation biologique*. Les prochains paragraphes présentent quelques méthodes suggérées dans la littérature.

Mais d'abord, plusieurs auteurs signalent des conditions qui réduisent la formation ou la probabilité de formation de blooms. Ainsi, pour Jacoby et coll. (2000), il faut une concentration en NO_3^- supérieure à 20 $\mu\text{g/L}$; pour Paerl et Ustach (1982), il faut que le pH soit abaissé par l'ajout de CO_2 ; enfin, selon Dokutil et Teubner (2000), la concentration en phosphore doit être inférieure à 50 $\mu\text{g/L}$. Des moyens de contrôle modifiant l'un ou plusieurs de ces paramètres pourraient avoir des résultats positifs afin de contrer les blooms de cyanobactéries.

1.4.1 Technique bottom-up

Parmi l'ensemble des nutriments essentiels à la croissance des cyanobactéries, deux sont principalement visés par la technique *bottom-up*: le phosphore et l'azote. Cependant, comme les cyanobactéries ont la possibilité de fixer l'azote atmosphérique, le phosphore est l'élément davantage ciblé.

Contrôle du phosphore

Si l'approche du phosphore est utilisée dans un but de restauration d'un lac, il est important de considérer la géologie et les usages faits au bassin versant. Le phosphore est généralement bien lié aux molécules du sol et n'est pas facilement lessivé. Néanmoins, les sols sablonneux, en pente inclinée, possédant un faible couvert forestier et recevant beaucoup de précipitations sont des conditions qui favorisent un plus grand apport de phosphore aux cours d'eau. L'usage d'engrais a également un impact dans certaines conditions.

Il est à noter qu'une réduction de phosphore dans la colonne d'eau peut mener à une augmentation de celui-ci dans les sédiments (Xie et Xie, 2002), permettant ainsi aux cyanobactéries de s'approvisionner près du fond. Cependant, il existe des moyens pour prévenir, dans certains cas, le relargage de phosphore au niveau des sédiments. L'ajout de nitrate de calcium liquide, de sulfate d'aluminium (alun), de chlore ferrique ou le maintien de conditions oxydantes, par l'ajout de soude (Ca(OH)_2) par exemple, sont des moyens qui ont été cités (Kalff, 2002).

Contrôle par le rapport azote/phosphore (Nt : Pt)

L'approche Nt :Pt a été suggérée suite aux travaux de Smith (1983), qui montraient qu'un rapport inférieur à 29 :1 favoriserait les cyanobactéries. En augmentant ce rapport, les cyanobactéries devaient donc être défavorisées. Cependant, cette hypothèse n'a pas été confirmée par d'autres expériences, comme le rapportent Oliver et Ganf (2000), et elle est maintenant abandonnée. L'approche avec les éléments limitants pris individuellement (phosphore ou azote) est privilégiée actuellement.

Contrôle des sédiments

Les sédiments sont un réservoir naturel de nutriments : la matière organique s'y trouve décomposée, recyclée et rendue disponible par les organismes effectuant la photosynthèse. Plusieurs autres éléments chimiques s'accumulent aussi au fond des lacs. Le phosphore en est un exemple : lorsque celui-ci est précipité par des agents chimiques (ex. : alun), il se dépose dans les sédiments et y est emprisonné. Cependant, sous certaines conditions, en particulier des conditions d'anoxie générées lors de

blooms de cyanobactéries, le phosphore peut être relargué et rendu disponible à nouveau dans la colonne d'eau, favorisant possiblement la floraison de blooms de cyanobactéries.

Un autre problème est associé aux sédiments : ils agiraient comme *inoculum* des cyanobactéries (Baker et Bellifemine, 2000). Lorsque les conditions du milieu deviennent défavorables à la croissance des cyanobactéries (par exemple en l'hiver), celles-ci produisent, selon les espèces, des cellules spécialisées capables de résister à des conditions difficiles (les akinètes), ou des spores. Dans les deux cas, ces cellules reproductives se retrouvent dans les sédiments et attendent le retour de conditions favorables. Elles sont alors réactivées et des nouvelles cellules regagnent la colonne d'eau pour s'y développer et s'y diviser. La lumière et la température sont susceptibles d'être des éléments déclencheurs de cette germination.

L'idée de contrôler les sédiments apparaît donc comme faisant partie du groupe de solutions visant la restauration d'un lac. Deux approches ont été proposées : le dragage des sédiments et le recouvrement des sédiments à l'aide d'une membrane.

Enlèvement des sédiments

Il s'agit d'une méthode coûteuse qui consiste à extraire les sédiments. Smith (1983) rapporte que cette méthode, mise en application au lac Trummen, en Suède, a permis la réduction de la biomasse des cyanobactéries en limitant l'apport interne en phosphore. Cependant, d'autres exemples, comme le dragage du lac Finjasjön, en Suède, n'ont pas donné les résultats escomptés, et ce projet a été abandonné après 5 ans et 15 M\$ de dépenses (Annadotter et coll., 1999). Bref, l'efficacité du dragage ne semble pas encore démontrée.

Recouvrement des sédiments

Ce que propose la technique de recouvrement des sédiments (*sediment capping*), c'est de créer une barrière physique qui réduira fortement la diffusion du phosphore, mais maintiendra aussi des conditions anoxiques sous la membrane. Celle-ci emprisonnera le phosphore sous ses formes inorganiques associées au fer et à l'aluminium par exemple. De plus, cette membrane pourrait constituer un obstacle à la germination printanière des

cyanobactéries, limitant le renouvellement par la seconde génération. Et enfin, le fait que le phosphore ne soit plus disponible au niveau des sédiments pourrait faire perdre aux cyanobactéries l'avantage de la régulation de leur position dans la colonne d'eau.

Des tentatives de recouvrement de sédiments ont déjà été faites en employant de l'alun et de la chaux (Prepas et coll. 2001a, b; Serediak et coll. 2002). Aussi, Environnement Canada a utilisé récemment de l'argile activée comme couverture de fond et a obtenu des résultats prometteurs.

1.4.2 Technique top-down

La stratégie *top-down*, ou biomanipulation, est une technique de plus en plus employée. Un des moyens fréquemment cités est la diminution des populations de poissons planctonivores, c'est-à-dire des espèces qui se nourrissent du zooplancton. De la sorte, il est espéré que la biomasse du zooplancton connaisse une expansion au détriment des cyanobactéries par une augmentation de la pression de broutage. Les poissons planctonivores sont éliminés soit par la pêche intensive, soit par l'introduction d'espèces de poissons piscivores.

Le lac Finjasjön, cité plus haut, a été l'objet de biomanipulation après l'échec du dragage. Les poissons planctonivores ont été retirés par pêche intensive. Cependant, il faut mentionner que d'autres mesures ont été appliquées visant la réduction des apports externes en phosphore : imposition d'une zone de cinq mètres sans engrais sur les rives des affluents du lac et création d'un marais de 30 hectares. Suite à ces mesures, la population de daphnées a augmenté, la profondeur mesurée au disque de Secchi a doublé, les macrophytes ont couvert une superficie vingt fois plus grande, certains oiseaux qui étaient disparus sont revenus et, enfin, *Microcystis* a été remplacé par d'autres espèces telles que des diatomées, dinoflagellés, chrysophycées et d'autres espèces de cyanobactéries.

Le lac Vesijärvi, en Finlande, a aussi été l'objet de biomanipulation. Mille tonnes métriques de poissons y ont été retirées entre 1989 et 1993. Les cyanobactéries ont alors connu une décroissance marquée de leur population, passant de 50% à 10% de la biomasse algale totale pour la même période. Cependant, la cause de ce déclin n'a pas été l'augmentation du broutage par le zooplancton, car la population de cladocères est demeurée constante. La cause de ce déclin est plutôt attribuée à la diminution de la

diffusion en phosphore par la réduction du brassage des sédiments par les poissons, et aurait également fait décliner la quantité de matière organique se déposant au fond du lac (Kairesalo et coll., 1999).

Un autre lac, le lac Ringsjön, en Suède, a aussi connu l'expérience de la biomanipulation par l'extraction de poissons planctonivores en même temps qu'une réduction des apports externes en phosphore. La transparence de l'eau a augmenté, la concentration en nutriments a diminué tout comme la biomasse cyanobactérienne. Cependant, la concentration en cyanotoxines n'a pas connu de diminution, augmentant jusqu'à 742 ng/L, laissant conclure aux auteurs que la production de toxines n'est pas corrélée avec la quantité d'algues présentes (Cronberg et coll., 1999).

Ces exemples et d'autres (Meijer, 1999; Xie, 1996) mettent en relief l'impact de l'effet *top-down*, qui offre des perspectives intéressantes.

1.4.3 Autres techniques

Contrôle par l'aération

Une des solutions les plus souvent citées est l'aération d'un plan d'eau avec un système émettant des bulles. Le succès de cette méthode est généralement attribué à la perte de l'avantage de la flottaison des cyanobactéries (Hawkins et Griffiths, 1993). Cependant, Hyenstrand et coll. (1998) affirment plutôt que c'est l'oxygénation accrue qui est le facteur-clé, en permettant les processus de nitrification, diminuant ainsi le rapport $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ défavorable aux cyanobactéries. Une étude a d'ailleurs montré que des bassins aérés pendant deux ans n'ont connu qu'une diminution de 30% de leur concentration en nitrate.

L'aération de lacs a connu du succès pour la réduction de la biomasse de cyanobactéries, telle que revue par Oliver et Ganf (2000). Cependant, ils mentionnent un relevé, fait par McAuliffe et Rosich (1989), de 52 réservoirs australiens dans lesquels un régime de brassage artificiel a été instauré. Ils trouvèrent que dans 60% des cas, il n'y a pas eu réduction de cyanobactéries par rapport aux réservoirs témoins.

Contrôle par les cyanophages

Les cyanophages sont des bactéries qui s'attaquent aux cyanobactéries, et font donc partie des solutions proposées par certains scientifiques (Rashidan et Bird, 2001). Ils causent la destruction (lyse) spécifiquement des cyanobactéries, rendant cette solution particulièrement intéressante. Dans le cas d'espèces toxiques, cette approche a le désavantage de libérer les composantes toxiques lors de la lyse des cellules (Duy et coll., 2000).

D'autres agents sont suggérés par Sigee et coll. (1999) comme moyens de contrôle des cyanobactéries. Ils citent en exemple des virus, champignons pathogènes et actinomycètes. Tout comme Rashidan et Bird, ils soulignent la spécificité de cette solution envers les cyanobactéries, avec cependant une durée d'action plutôt restreinte.

Contrôle par l'émission de composés algicides naturels

Enfin, la décomposition aérobie de certaines plantes terrestres (surtout l'orge, mais aussi le chêne) a été identifiée comme étant une source de molécules (encore inconnues, peut-être des polyphénols) inhibant la croissance de certaines espèces du phytoplancton, dont les cyanobactéries, sur une période de 6 à 12 mois. L'efficacité de cette méthode a été clairement démontrée en laboratoire et a été appliquée largement pour des fins de restauration de lacs, entre autres en Angleterre. Cette méthode a l'avantage d'être peu coûteuse et efficace, et n'a montré aucun effet négatif. Cependant, l'impact à long terme d'un tapis de litière végétale déposé au fond d'un lac (ou dans ses affluents), ainsi que la libération possible de molécules toxiques (s'il y a décomposition en conditions anoxiques) sont des éléments dont il faut tenir compte (Ridge et coll., 1999).

2 RÉFÉRENCES

- Annadotter, H., Cronberg, G., Aagren, R., Lundstedt, B., Nilsson, P.-A., Ströbeck, S. 1999. *Multiple techniques for lake restoration*. Hydrobiol. 395/396: 77-85.
- Asato, Y. 1972. *Isolation and characterization of ultraviolet light-sensitive mutants of the blue-green alga Anacystis nidulans*. J. Bacteriol. 110: 1058-1064.
- Agusti, S., C.M. Duarte, D.E. Canfield, Jr. 1990. *Phytoplankton abundance in Florida lakes: Evidence for the frequent lack of nutrient limitation*. Limnol. Oceanogr. 35: 181-188.
- Baker, P.D., Bellifemine, D. 2000. *Environmental influences on akinete germination of Anabaena circinalis and implications for management of cyanobacterial blooms*. Hydrobiol. 427: 65-73.
- Berman, T. 2001. *The role of DON and the effect of N:P ratios on occurrence of cyanobacterial blooms: implications from the outgrowth of Aphanizomenon in Lake Kinneret*. Limnol. Oceanogr. 46(2): 443-447.
- Blomqvist, P., Pettersson, A., Hyenstrand, P. 1994. *Ammonium-nitrogen: a key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems*. Arch. Hydrobiol. 132: 141-164.
- Carmichael, W.W. 1994. *The toxins of cyanobacteria*. Sci. Am. 270(1):78-86.
- Clark, N.V. 1978. *The food of adult copepods from Lake Kainji, Nigeria*. Freshw. Biol. 8:321-326.
- Clayton, R.K. 1966. *Physical process involving chlorophyll in vivo*. dans Vernon, L.P. et Seely, G.R. (eds). Chlorophylls; physical, chemical and biological properties. Academic. pp. 609-641.
- Cronberg, G., Annadotter, H., Lawton, L.A. 1999. *The occurrence of toxic blue-green algae in Lake Ringsjön, southern Sweden, despite nutrient reduction and fish biomanipulation*. Hydrobiol. 404: 123-129.
- Dokutil, M.T. et Teubner, K. 2000. *Cyanobacterial dominance in lakes*. Hydrobiol. 438: 1-12.
- Downing, J.A. 1997. *Marine nitrogen:phosphorus stoichiometry and the global N:P cycle*. Biogeochem. 37: 237-252.
- Downing, J.A., Watson, S.B., McCauley, E. 2001. *Predicting Cyanobacteria dominance in lakes*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58: 1905-1908.

- Duy, T.N., Lam, P.K.S., Shaw, G.R., Connell, D.W., *Toxicology and risk assessment of freshwater cyanobacterial (blue-green algal) toxins in water*, Rev. Environ. Contam. Toxicol., 163: 113-186.
- Francis, G. 1878. *Poisonous Australian lakes*. Nature. 18:11-12.
- Gliwicz, Z.M. 1968. *The use of anaesthetizing substrates in studies on the food habits of zooplankton communities*. Ekol. Polska 16: 279-295.
- Haney, J.F. 1973. *An in situ examination of the grazing activities of natural zooplankton communities*. Arch. Hydrobiol. 72: 87-132.
- Hawkings, P.R. et Griffiths, D.J. 1993. *Artificial destratification of a small tropical reservoir: effects upon the phytoplankton*. Hydrobiol. 254: 169-181.
- Humphries, S.E. et Lyne, V.D. 1988. *Cyanophyte blooms : the role of cell buoyancy*. Limnol. Oceanogr. 33(1): 79-91.
- Hyenstrand, P., Blomqvist, P., Pettersson, A. 1998. *Factors determining cyanobacterial success in aquatic systems – a literature review* Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 51: 41-62.
- Ibelings, B.W. 1992. *Cyanobacterial water blooms: the role of buoyancy in water columns of varying stability*. Thèse de l'Université d'Amsterdam. 171 p.
- Ibelings, B.W. et Maberly, S.C. 1998. *Photoinhibition and the availability of inorganic carbon restrict photosynthesis by surface blooms of cyanobacteria*. Limnol. Oceanogr. 43(3): 408-419.
- Jacoby, J.M., Collier, D.C., Welch, E.B., Hardy, F.J., Crayton, M. 2000. *Environmental factors associated with toxic bloom of Microcystis aeruginosa*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57:231-240.
- Kalff, J. 2002. *Limnology*. Prentice-Hall. 544 pages.
- Kappers, F.I. 1984. *On population dynamics of the cyanobacterium Microcystis aeruginosa*. Thèse doctorale. Université d'Amsterdam. Amsterdam, Pays-Bas.
- Kairesalo, T., Laine, S., Luokkanen, E., Malinen, T., Keto, J. 1999. *Direct and indirect mechanisms behind successful biomanipulation*. Hydrobiol. 395/396: 99-106.
- Kirk, J.T.O. 1983. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- King, D. 1970. *The role of carbon in eutrophication*. J. Water. Pollut. Control Fed. 40: 2035-2501.
- Knoechel, R., and Kalff, J. 1975. *Algal sedimentation: the cause of a diatom blue-green succession*. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh. 19: 745-754.

- Kotak, B.G., Zurawell, R.W., Prepas, E.E., Holmes, C.F.B. 1996. *Microcystin-LR concentration in aquatic food web compartments from lakes of varying trophic status*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53:1974-1985.
- Lampert, W. 1981. *Toxicity of the blue-green Microcystis aeruginosa: Effective defense mechanism against grazing pressure by Daphnia*. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh. 21: 412-427.
- Leonardson, L. et Ripl, W. 1980. *Control of undesirable algae and induction of algal succession in hypereutrophic lake ecosystems*. dans Barica, J., Mur, L.R. (eds). Developments in hydrobiology. Dr. W. Junk Publishers. pp 57-65.
- Maberly, S.C.M. 1996. *Diurnal, episodic and seasonal changes in pH and concentrations of inorganic carbon in a productive English Lake, Esthwaite Water, Cumbria*. Freshw. Biol. 35: 579-598.
- Meijer, M.L., de Boois, I., Scheffer, M., Portielje, R., Hosper, H. 1999. *Bio-manipulation in shallow lakes in The Netherlands: an evaluation of 18 case studies*. Hydrobiol. 408/409: 13-30.
- Mortimer, C. H. 1941. *The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes*. J. Ecol. 29: 280-329.
- Mur, L.R., Gons, H.J., VanLiere, L. 1978. *Competition of the green alga Scenedesmus and the blue-green alga Oscillatoria*. Mitt Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh. 21: 43-47.
- Murphy, T.P. A. Lawson, C. Nalewajko, H. Murkin, L. Ross, K. Oguma, and T. McIntyre. 2000. *Algal toxins – initiators of avian botulism?* Environ. Tox. 15: 558-567.
- Niklisch, A., Kohl, J.-G. 1989. *The influence of light on the primary production of two planktic blue-green algae*. Arch. Hydrobiol. Ergeb. Limnol. 33: 451-455.
- Nyholm, N. 1977. *Kinetics of phosphate-limited algal growth*. Biotech. Bioeng. 19: 467-492.
- Oliver, R.L., Ganf, G.G. *Freshwater blooms*. dans B.A. Whitton at M. Potts (eds). The ecology of cyanobacteria. Kluwer Academic Publishers. pp. 149-194.
- Olsen, Y. 1989. *Evaluation of competitive ability of Staurastrum luetkemullerii (Chloropyceae) and Microcystis aeruginosa (Cyanophyceae)*. J. Phycol. 25: 486-499.
- Paerl, H.W. 1988. *Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters*. Limnol. Oceanogr. 33(4 part 2):823-847.
- Paerl, H.W. et Ustach, J.F. 1982. *Blue-green algal scums: An explanation for their occurrence during freshwater blooms*. Limnol. Oceanogr. 27(2):212-217.

- Park, H.D., Namikoshi M., Brittain S.M., Carmichael W.W., Murphy T.. 2001. *[D-Leu¹] Microcystin-LR, a new microcystin isolated from waterbloom in a Canadian prairie lake*. *Toxicon*. 39: 855-862.
- Pettersson, K., Herlitz, E., Istvanovics, V. 1993. *The role of Gloeotrichis echinulata in the transfer of phosphorus from sediments to water in Lake Erken*. *Hydrobiol*. 253: 123-129.
- Pitois, S., 2001. *Sources of the eutrophication problems associated with toxic algae: an overview*. *J. Environ. Health*. 64(3):25-32
- Porter, K.G. 1973. *Selective grazing and differential digestion of algae by zooplankton*. *Nature*. 244:179-180.
- Porter, K.G. et Orcutt Jr, J.D. 1980. *Nutritional adequacy, manageability and toxicity as factors that determine the food quality of green and blue-green algae for Daphnia*. *Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Symp*. 3:268-281.
- Pouria, S., Andrade, A., Barosa, J., Cavalcanti, R.L., Bareto, V.T.S., Ward, C.J., Preiser, W., Poon, G.K., Neild, G.H., Codd, G.A. 1998. *Fatal microcystin intoxication in haemodialysis unit in Caruaru, Brazil*. *The Lancet*. 352: 21-26.
- Prepas E.E., Babin J., Murphy, T.P., Chambers P.A., Sandland, G.J., Ghadouani, A., Serediak, M. 2001a. *Long-term effects of successive Ca(OH)₂ and CaCO₃ treatments on the water quality of two eutrophic, hardwater lakes of Alberta, Canada*. *Freshw. Biol*. 46:1089-1103.
- Prepas E.E., Pinel-Alloul B., Chambers, P.A., Murphy, T.P., Reedyk, S., Sandland, G.J. and Serediak, M. 2001b. *Lime treatment and its effects on the chemistry and biota of hardwater lakes*. *Freshw. Biol*. 46:1049-1060.
- Rashidan, K.K., Bird, D.F. 2001. *Role of predatory bacteria in the termination of a cyanobacterial bloom*. *Microb. Ecol*. 41:97-105.
- Reed-Andersen, T., Carpenter, S.R., Padilla, D.K., Lathrop, R.C. 2000. *Predicted impact of zebra mussel (Dreissena polymorpha) invasion on water clarity in Lake Mendota*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*. 57: 1617-1626.
- Ridge, I., Walters, J., Street, M. 1999. *Algal growth control by terrestrial leaf litter: a realistic tool?* *Hydrobiol*. 395/396: 173-180.
- Schopf, J.W. 2000. *The fossil record: tracing the roots of the cyanobacterial lineage*. dans Whitton, B.A. et Potts, M. (eds). *The ecology of cyanobacteria*. Kluwer Academic Publishers. pp. 13-35.
- Schreurs, H. 1992. *Cyanobacterial dominance. Relations to eutrophication and lake morphology*. Thèse doctorale. Université d'Amsterdam. 198 p.

- Serediak, M., E.E. Prepas, T. P. Murphy, and J. Babin. 2002. *Development, construction and use of lime and alum application systems in Alberta*. Lake Reserv. Manage. 18(1) : 66-74.
- Shapiro, J. 1973. *Blue-green algae: why they become dominant*. Science. 179: 382-384.
- Shapiro, J. 1997. *The role of carbon dioxide in the initiation and maintenance of blue-green dominance in lakes*. Freshw. Biol. 37: 307-323.
- Schindler, D.W., Kling, H., Schmidt, R.V., Prokopowich, J., Frost, V. E., Reid, R.A. and Capel, M. 1973. *Eutrophication of Lake 227 by addition of phosphate and nitrate. Part 2 The second, third and fourth years of enrichment, 1970, 1971 and 1972*. J. Fish. Res. Board Can. 30 : 1415-1440.
- Sigee, D.C., Glenn, R., Andrews, M.J., Bellinger, E.G., Butler, R.D., Epton, H.A.S., Hendry, R.D. 1999. *Biological control of cyanobacteria: principles and possibilities*. Hydrobiol. 395/396: 161-172.
- Smith, V.H., 1983. *Low Nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton*. Science. 221: 669-671.
- Stal, L.J. 1995. *Physiological ecology of cyanobacteria in microbial mats and other communities*. New Phytol. 131: 1-32.
- Tilzer, M.M. 1987. *Cyanobacterial dominance*. J. Freshw. Res. 21: 401-412.
- Toetz, D., Varga, L., Huss, B. 1977. *Observations on uptake of nitrate and ammonia by reservoir phytoplankton*. Arch. Hydrobiol. 79: 182-182.
- VanLiere, L., Walsby, A.E. 1982. *Interactions of cyanobacteria with light*. dans Carr, N.G. et Whitton B.A. (eds). The biology of cyanobacteria. Blackwell Publishers. pp. 9-45.
- Vincent, W.F. (ed). 1987. *New Zealand Journal of Marine and freshwater research special issue: Dominance of bloom-forming cyanobacterial (blue-green algae)*. 21(3).
- Vincent, W.F. (ed). 1989. *Ergebnisse der limnologie advances in limnology. Cyanobacterial growth and dominance in two eutrophic lakes*. 254 p.
- Watson, S.B., McCauley, E. 1988. *Contrasting patterns of net and nannoplankton production and biomass among lakes*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 915-920.
- Watson, S.B., McCauley, E., Downing, J.A. 1997. *Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status*. Limnol. Oceanogr. 42(3): 487-495.

- Xie, P. 1996. *Experimental studies on the role of planktivorous fishes in the elimination of microcystis bloom from Donghu Lake using enclosure method*. Chin. J. Oceanol. Limnol. 14: 193-204.
- Xie, L. et Xie, P. 2002. *Long-term (1956-1999) dynamics of phosphorus in a shallow, subtropical Chinese lake with the possible effects of cyanobacterial blooms*. Water. Res. 36: 343-349