PHYTOPLANKTON ET PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE D'UN LAC D'ALTITUDE DANS LES PYRÉNÉES

ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES APPLIQUÉE AUX RELEVÉS EFFECTUÉS DANS LE LAC DE PORT-BIELH

par L. Bonnet¹ et J. Capblancq².

L'analyse factorielle des Correspondances montre que la lumière et les éléments dissous (CO_2 , $\text{PO}_4\text{—P}$) sont, selon toute vraisemblance, les facteurs primordiaux responsables du cycle du phytoplancton et de la productivité primaire pélagique dans le lac de Port-Bielh (2 285 m). La diffusion des substances nutritives à partir des sédiments dépend du degré de stratification thermique du lac.

Phytoplankton and primary production of a high lake in the Pyrenees: a factorial analysis of "correspondances" applied to data from Lake Port-Bielh.

A factorial analysis of "correspondances" shows that light and dissolved substances (CO_2 , $\text{PO}_4\text{—P}$) are, according to all probability, the prime factors responsible for the phytoplankton cycle and the pelagic primary production in Lake Port-Bielh (2 285 m). The diffusion of nutrients originating from the sediments depends on the degree of thermal stratification in the lake.

Deux travaux précédents (Capblancq et Laville, 1968; Capblancq 1972) décrivent l'évolution saisonnière des composantes physico-chimiques, de la biomasse de phytoplancton et de la productivité primaire pélagique dans quelques lacs d'altitude des Pyrénées centrales. Une première analyse des relations existant entre la biomasse et le métabolisme des algues planctoniques d'une part et les caractéristiques physiques, chimiques et biotiques des milieux d'autre part nous a permis de montrer comment ces divers facteurs interviennent dans le contrôle du développement du phytoplancton. Toutefois, il nous a paru intéressant de recourir à

1. Laboratoire de Biologie Quantitative, Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, 31077 Toulouse Cedex.

2. Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, 31077 Toulouse Cedex.

Cette note constitue une partie d'une thèse présentée par J. Capblancq devant l'Université Paul-Sabatier en vue de l'obtention du Doctorat ès Sciences Naturelles.

une méthode d'analyse plus synoptique qui permettrait de considérer simultanément l'ensemble des variables. L'analyse factorielle des correspondances, déjà utilisée par l'un de nous (Bonnet, 1966, 1969) pour la recherche du déterminisme de la distribution des espèces dans les différents biotopes, nous a paru répondre à cette condition.

METHODE D'ANALYSE

Il est hors de propos de donner ici le détail de cette méthode d'analyse mathématique que l'on pourra trouver dans les travaux de Cordier (1965) et de Lebart et Fénelon (1971). Nous indiquerons simplement quelques caractéristiques générales susceptibles de faciliter l'interprétation des résultats.

Les données dont nous disposons concernent deux campagnes de mesures réalisées dans le lac de Port-Bielh (2 285 m) au cours de l'été 1968 (année de dégel précoce) et 1970 (année de dégel tardif). Elles ont été rassemblées en un tableau général $k_i \times j$ dans lequel I est un ensemble de 26 paramètres et J un ensemble de 120 relevés. Chaque case de ce tableau comporte donc la valeur prise par un paramètre i dans un relevé j . A chaque relevé j correspondent 26 valeurs de paramètres et, inversement, à chacun des paramètres correspondent les 120 valeurs prises dans les différents relevés.

La méthode choisie pour l'analyse présente des particularités qui paraissent intéressantes dans notre problème :

— elle ne repose sur aucune hypothèse concernant la forme de distribution des variables;

— elle « tient compte du caractère probabiliste des données et de la symétrie existant entre les lignes et les colonnes du tableau initial » (Lebart et Fénelon 1971). En donnant le même poids à toutes les variables, elle ne traduit donc que les similitudes entre les profils des relevés sans qu'interviennent les différences d'ordre de grandeur. Par suite, deux relevés de l'ensemble J seront d'autant plus proches que les profils des lignes qui leur correspondent sont voisins et, inversement, deux paramètres de l'ensemble I seront proches si leur profil dans les colonnes des relevés sont semblables;

— puisqu'il y a correspondance entre l'analyse des lignes et des colonnes, les éléments des ensembles I et J peuvent être interprétés l'un par l'autre : un paramètre i sera d'autant plus proche d'un relevé j qu'il intervient fortement dans son profil.

Les 120 relevés étudiés se répartissent en 16 séries de mesures réalisées de juillet à octobre 1968 (7 séries) et 1970 (9 séries). Huit profondeurs (0, 1, 3, 5, 8, 12, 16, 18 m) ont été prospectées lors de chaque série de mesures exceptées celles du 3-IX et du 15-IX-1970 (mesures à 1, 5, 12 et 16 m). Ces relevés ont été représentés dans les figures 1 et 2 par trois chiffres et un symbole qui indiquent successivement :

- l'année (1 : 1968; 2 : 1970);
- le mois (1 : juillet; 2 : août; 3 : septembre; 4 : octobre);
- la période du mois (1 : 1-10; 2 : 10-20; 3 : 20-30);
- la profondeur de prélèvement (symboles : voir *fig. 1*).

Chaque relevé est caractérisé par 26 paramètres qui concernent :

- les conditions physiques (température de l'eau, énergie lumineuse moyenne dans le domaine du visible entre 10 h et 15 h);
- les conditions chimiques (pH, CO₂ total, phosphates, nitrates, silice);
- le peuplement phytoplanctonique (biovolume total, biovolume des populations dominantes, diversité spécifique, volume moyen des éléments du phytoplancton);
- l'activité photosynthétique du phytoplancton (taux de photosynthèse, coefficient d'activité et rendement photosynthétique moyens entre 10 h et 15 h).

La liste de ces paramètres est donnée dans le tableau I ainsi que les abréviations utilisées pour leur représentation dans les figures 1 et 2. Leur évolution en fonction de la profondeur et de la période de prélèvements pourra être retrouvée dans les diagrammes des figures 4 à 9, 16 à 23 et 37 du précédent travail (Capblancq 1972).

RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION

Les valeurs des paramètres sur les quatre premiers axes sont données dans le tableau I. Elles ont été représentées dans le système des trois premiers axes sur la figure 1 en même temps que celles qui se rapportent aux 120 relevés. Nous remarquons (tableau I) que les facteurs correspondant à ces trois axes rendent compte de la majeure partie de l'information puisqu'ils expliquent à eux seuls 75,1 % de l'inertie. On peut tenter de réifier ces facteurs en calculant les coefficients de corrélation entre ces derniers et les composantes physico-chimiques. Nous avons utilisé pour cela le

TABLEAU I. — Valeurs des paramètres sur les quatre premiers axes.

Paramètres		Axes	I	II	III	IV
TEMP.	Température (°C)		—0,131	—0,213	0,020	0,022
LUM.	Lumière (cal/cm ² /h à midi)		—0,073	—0,808	—0,051	—0,174
pH	pH		—0,045	—0,089	0,057	—0,005
CO ₂	CO ₂ total (mg/l)		—0,040	—0,107	0,008	0,002
NO ₃ —N	NO ₃ —N (μg/l)		—0,011	—0,287	—0,061	—0,037
PO ₄ —P	PO ₄ —P (μg/l)		—0,061	—0,017	—0,129	—0,010
SiO ₂	SiO ₂ (mg/l)		—0,014	—0,381	—0,100	—0,069
CHLA.	Chlamydomonas	10 ⁶ μ ³ /l	0,643	—0,155	—0,022	0,255
CHLOR.	Chlorophycées		—0,446	—0,009	0,024	0,243
Ch. min.	Chromulina cf. minima		—0,293	—0,357	0,035	0,094
Ch. gl.	Chromulina cf. glacialis		—0,698	0,454	0,004	0,232
O. el.	Ochromonas cf. elegans		—0,662	—0,109	—0,451	0,462
O. + Ch.	Ochromonas + Chromulina		1,455	0,419	—0,159	—0,164
ERK.	Erkenia subaequiciliata		0,409	0,359	1,739	—0,130
PSEU.	Pseudokephyrion sp.		0,480	—0,664	—0,085	—0,498
DIN.	Dinobryon cylindricum		1,755	0,946	—1,081	1,735
CHR.	Chroomonas minuta		0,229	0,685	0,164	0,850
CR. m.	Cryptomonas marssonii		—0,515	0,044	0,006	0,390
CR. Ov.	Cryptomonas ovata		0,118	0,953	1,921	0,034
CYC.	Cyclotella comta + stelligera		—0,355	—0,355	—0,021	1,065
V.	Volume moyen des cellules (μ ³)		0,410	0,084	—0,053	0,042
D.	Diversité spécifique (bits/cell.)		—0,010	—0,079	—0,042	0,108
B.	Biovolume total (10 ⁹ μ ³ /l)		0,989	0,373	0,035	0,058
PHOT.	Photosynthèse (mgC/m ³ /h à midi)		0,086	0,159	0,043	0,238
P/B	P/B (μgC/mg poids frais/h à midi)		—0,486	—0,010	—0,117	0,047
P/B/cal.	P/B/cal. (μgC/mg P. F./cal.)		—0,697	0,855	—0,143	—0,145
Valeur propre			0,206	0,140	0,459	0,227
Pourcentage d'inertie			39,51 %	26,77 %	8,79 %	4,35 %

coefficient de corrélation de rang ρ de Spearman. Les résultats sont donnés dans le tableau II.

TABLEAU II. — Coefficients de corrélation de rang entre les valeurs sur les trois premiers axes et les composantes physiques et chimiques.

Axe	Lum.	Temp.	dT	pH	NO ₃ —N	PO ₄ —P	SiO ₂
I	0,193	—0,208	0,344	0,061	0,272	—0,173	0,338
II	—0,959	—0,476	0,602	0,153	—0,334	0,049	—0,666
III	0,141	0,257	0,097	0,619	—0,170	—0,425	—0,250

Les valeurs critiques de ρ sont, pour 120 paires de variables :

$$\rho_{.02} = 0,24; \quad \rho_{.10} = 0,30; \quad \rho_{.10} = 0,45; \quad \rho_{.10} = 0,56.$$

Un premier point apparaît à la lecture du tableau II. Il concerne les valeurs élevées des coefficients de corrélation entre les facteurs et la majorité des composantes physico-chimiques considérées. Celles-ci sont en étroite interdépendance et, dans un lac stratifié, varient simultanément entre la surface et la profondeur. La figuration factorielle dans le système des trois premiers axes rend bien compte de ce fait : les paramètres physico-chimiques (T° , pH, CO_2 , $\text{PO}_4\text{—P}$, $\text{NO}_3\text{—N}$, SiO_2) se regroupent dans le même noyau d'affinité.

Les valeurs sur l'axe I sont en corrélation positive forte avec la teneur en Silice et avec la différence de température (dT) entre la surface (z_0) et la profondeur (z_i) correspondant aux relevés ($dT = T_{z_0} - T_{z_i}$). Ces deux paramètres évoluent de façon parallèle au cours de l'été (Capblancq 1972, *fig. 4* et 9); ils traduisent le degré de mélange des eaux. Aux valeurs élevées de dT en période de stratification thermique (août) correspond un gradient prononcé de la teneur en silice dont la diminution, en zone profonde, peut résulter à la fois d'une assimilation par les diatomées benthiques et d'une immobilisation sous forme de complexes de ferri-silicates et d'humus. Les valeurs s'uniformisent dans toute la zone pélagique à la disparition du gradient thermique, la remontée du taux de silice dissoute pouvant être attribuée à l'augmentation des échanges au niveau des sédiments. Une évolution sensiblement identique s'observe pour les autres éléments dissous (Capblancq 1972, *fig. 5* à 8). Par suite, l'axe I traduit l'évolution globale des conditions thermiques et des caractéristiques chimiques à partir de la date du dégel. Dans les valeurs positives de cet axe se rassemblent les relevés correspondant à la période de stratification thermique (juillet et août); dans les valeurs négatives ceux qui correspondent à la période d'isothermie (septembre et octobre). On pourra remarquer que ces relevés se rangent suivant un gradient allant de la surface vers la profondeur : les relevés de la zone superficielle (0 - 5 m), dans laquelle les conditions physico-chimiques sont relativement stables, affichent des valeurs proches de zéro et se différencient peu par rapport à l'axe I entre juillet et octobre; ceux de la zone profonde (8 - 18 m) vont des fortes valeurs positives sur l'axe I au début de la période de stratification thermique (juillet 1968; fin juillet - début août 1970) aux fortes valeurs négatives en période d'isothermie (septembre et octobre).

Il existe une corrélation négative très élevée entre les valeurs sur l'axe II et l'énergie lumineuse. Cet axe range les relevés de

façon presque parfaite suivant un gradient allant des fortes intensités de surface (valeurs négatives) vers les zones moins éclairées de profondeur (valeurs positives). Nous avons déjà montré (Capblancq 1972) l'importance de la lumière dans la distribution verticale et dans l'activité photosynthétique du phytoplancton. Les valeurs élevées du coefficient de corrélation de rang entre l'axe II et les composantes physiques (T°) et chimiques ($\text{NO}_3\text{—N}$, SiO_2) sont l'indice d'une variation simultanée de ces composantes et de la lumière avec la profondeur.

Une corrélation positive élevée apparaît entre l'axe III et le pH; ce facteur présente également un coefficient de corrélation négatif, significatif au niveau de sécurité de 10^{-5} , avec la teneur de l'eau en $\text{PO}_4\text{—P}$. L'évolution du pH étant parallèle à celle de l' O_2 dissous (Capblancq et Laville 1968; Capblancq 1972, *fig. 5* et 6), il existe aussi une corrélation élevée ($\rho = +0,453$) entre l'axe III et l'oxygène dissous. En passant des valeurs négatives sur cet axe aux valeurs positives on trouve successivement les relevés relatifs :

— à la zone profonde en début de stratification thermique (début juillet 1968, fin juillet et début août en 1970) et en période d'isothermie automnale (septembre - octobre);

— à la zone superficielle, caractérisée par un pH, une oxygénation et une teneur en sels dissous relativement constants pendant tout l'été;

— à la zone profonde en fin de stratification thermique (fin du mois d'août) qui se caractérise par un pH généralement supérieur à 9, une sursaturation en oxygène et de faibles teneurs en sels dissous.

La représentation dans le système des axes I et III sépare les relevés de la zone profonde (8 - 18 m) en trois groupes distincts correspondant respectivement au début de la période de stratification, à la fin de la stratification thermique d'été et à l'isothermie d'automne (*fig. 2*). Le rôle du pH et des phosphates sur le métabolisme du phytoplancton a été souligné dans l'analyse précédente. L'augmentation du pH et de l'oxygène dissous, consécutifs à l'activité photosynthétique des algues, entraînent une série de réactions qui agissent en retour comme un facteur limitant des populations phytoplanctoniques dépendant de leur densité :

1° La diminution de la tension en CO_2 libre, reflétée par l'augmentation du pH, diminue apparemment la productivité du phytoplancton qui assimile moins vite le carbone des ions HCO_3^- .

2° La consommation du CO_2 par photosynthèse, s'accompagne d'une assimilation des sels nutritifs dont la teneur diminue corrélativement à l'augmentation du pH;

3° Au-dessus de pH 8,5, il peut y avoir formation de CO_3Ca et coprécipitation de cet élément avec les phosphates (Hepher 1958; Golterman 1966; Akira et Wetzel 1972). Les calculs du pH de saturation à l'aide du nomogramme de Hoover-Langelier permettent de penser que ce phénomène est peu important dans les eaux du lac de Port-Bielh, pauvres en Ca^{++} (Capblancq et Laville 1968). Il n'est cependant pas impossible que les valeurs du pH au contact des algues dépassent celles du pH de saturation et qu'il existe donc, à la surface des végétaux, des micromilieus favorables à une coprécipitation des carbonates et des phosphates. Les dosages ont révélé une légère diminution de l'alcalinité (1 à 1,5 ppm) pour des pH supérieurs à 9;

4° La libération d'oxygène, parallèle à l'augmentation du pH, favorise la formation d'une zone oxydée à la surface des sédiments. Plusieurs expériences (Mortimer 1941-42; Ohle 1955 et 1964; Olsen 1958 et 1964) montrent que les phosphates sont mobilisés par adsorption sur les complexes d'hydroxyde ferrique et d'humus qui se forment dans les sédiments oxydés, leur libération au-dessus de pH 8 étant modérée par la matière organique de la vase (Mac Pherson et al. 1958);

5° L'oxygénation et le réchauffement des sédiments à la fin de l'été favorisent l'activité des bactéries aérobies qui entrent en compétition avec les algues pour l'assimilation du PO_4 libéré.

Si nous considérons maintenant le peuplement phytoplanctonique, nous retrouvons la succession saisonnière des espèces et leur étagement en profondeur dans le système des axes I et II. Le premier axe sépare nettement les formes précoces, dont le développement aboutit à la formation des biomasses maximales trois semaines à un mois après le dégel, des espèces estivales et automnales. L'axe II range ces espèces en fonction de la profondeur, les formes les plus héliophiles (*Pseudokephyrion* sp., *Chromulina* cf. *minima*, *Cyclotella comta* et *C. stelligera*) se situant dans les valeurs négatives de cet axe. Dans les quadrants 1 à 4 (fig. 1) on rencontre successivement :

1° Le peuplement caractéristique de la zone profonde au début de l'été. *Dinobryon cylindricum*, qui apparaît entre 10 et 18 m sitôt après le dégel, occupe une position extrême. *Ochromonas* + *Chromulina* et *Erkenia subaequiciliata* se situent dans les relevés de juillet 1968 et d'août 1970 caractérisés par de fortes biomasses de phytoplancton. *Cryptomonas ovata* et *Chroomonas minuta* s'éloignent un peu de ce noyau, ce qui traduit le fait qu'on les retrouve en quantités appréciables jusqu'à l'isothermie d'automne;

2° Les espèces des couches superficielles au début de l'été : *Chlamydomonas* spp. et *Pseudokephyrion* sp.;

3° Les formes de surface en fin de période de stratification (*Cyclotella comta* et *C. stelligera*, *Chromulina* cf. *minima*);

4° Le peuplement automnal composé de Chlorophycées (*Oocystis* spp., *Sphaerocystis Schroeteri*), de *Cryptomonas marssonii*, d'*Ochromonas* cf. *elegans* et, plus abondant en profondeur, *Chromulina* cf. *glacialis*.

Par rapport à l'axe III, les valeurs sont relativement faibles pour la majorité des espèces exception faite de *D. cylindricum* et *Ochromonas* + *Chromulina* (fortes valeurs négatives) et de *C. ovata* et *E. subaequiciliata* (fortes valeurs positives). Le troisième axe sépare ainsi nettement ces deux couples d'espèces qui se remplacent en profondeur au début de l'été (fig. 2).

En ce qui concerne les paramètres métaboliques du phytoplancton, nous constatons que l'axe I sépare les coefficients d'activité photosynthétique (P/B) et de rendement photosynthétique (P/B/cal.) de la biomasse de phytoplancton (B) et du volume moyen des cellules (V.). Nous avons déjà montré (Capblancq 1972, fig. 34 et 36) que le coefficient P/B varie en raison inverse de la biomasse et du volume moyen des éléments phytoplanctoniques selon une équation de type parabolique. Les coefficients d'activité et de rendement photosynthétique affichent en outre des valeurs négatives dans l'axe III, qui traduisent vraisemblablement une action limitante des composantes chimiques (CO_2 et PO_4). La proximité des points correspondant aux paramètres chimiques (pH, CC_2 , PO_4 -P et NO_3 -N), au taux de photosynthèse (PHGT) et à la diversité spécifique (D) suggère que la teneur en substances dissoutes intervient fortement dans la capacité productive du phytoplancton et, par suite, sur la structure du peuplement.

CONCLUSION

Les résultats généraux de l'analyse factorielle des correspondances appliquée aux données relatives au phytoplancton du lac de Port-Bielh confirment, dans leur ensemble, l'interprétation précédente des relations entre composantes biotiques et abiotiques de la zone pélagique. Ils soulignent l'importance des caractéristiques chimiques et de la lumière qui paraissent constituer les facteurs primordiaux de l'évolution quantitative du phytoplancton. Nous avons déjà montré que l'activité photosynthétique des algues planctoniques est une fonction de l'énergie lumineuse disponible, celle-ci se caractérisant par une inhibition de la photosynthèse dans les couches superficielles, inhibition qui paraît d'autant plus intense que les ressources en substances nutritives sont faibles.

La disposition des relevés dans le système des deux premiers axes (fig. 1) semble confirmer cette dépendance entre l'action de la lumière et les conditions chimiques. La séparation nette, sur l'axe I, des relevés correspondant à la stratification thermique d'été de ceux qui se rapportent à la période d'isothermie automnale indique que ces conditions chimiques dépendent essentiellement des possibilités d'échange entre l'eau et le fond. Du fait des conditions climatiques, pédologiques et hydrologiques qui caractérisent le bassin versant du lac de Port-Bielh, il est probable que les apports exogènes de substances minérales et organiques dissoutes interviennent pour une faible part dans le budget chimique. Il est logique de penser que la diffusion des sels minéraux dans la zone pélagique à partir des sédiments est plus intense au moment du mélange des eaux. Les mécanismes physico-chimiques (oxydation, précipitation, adsorption sur les complexes argilo-humiques de la vase) et biologiques (assimilation par les algues et par les bactéries benthiques, dégradation des matières organiques par les bactéries et les herbivores) qui règlent cette diffusion sont encore mal connus. Dans le cas du lac de Port-Bielh, il est probable que la colonisation de tout le fond par une végétation benthique florissante contribue à l'appauvrissement de la zone pélagique en éléments nutritifs. Cette communauté agit probablement comme un filtre entre la zone pélagique et les sédiments en assimilant une partie des éléments nutritifs qui diffusent de la vase et en favorisant, par l'augmentation de l'oxygénation à l'interface vase - eau, la fixation de ces éléments sur les sédiments oxydés.

TRAVAUX CITÉS

- AKIRA (O.) et WETZEL (R.). 1972. — Coprecipitation of phosphate with carbonate in a marl lake. *Limnol. Oceanogr.*, 17 : 763-765.
- BONNET (L.). 1966. — Le peuplement thécamoebien des sols du Gabon. *Biologia Gabonica*, 2 (3) : 184-214.
- BONNET (L.). 1969. — Aspects généraux du peuplement thécamoebien édaphique de l'Afrique intertropicale. *Publ. cult. Co. Diam. Ang. Lisboa*, 81 : 137-176.
- CAPBLANCQ (J.). 1972. — Phytoplankton et production primaire de quelques lacs d'altitude dans les Pyrénées. *Annls Limnol.*, 8 : 231-321.
- CAPBLANCQ (J.) et LAVILLE (H.). 1968. — Étude morphométrique et physico-chimique de neuf lacs du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, 4 : 275-324.
- CORDIER (B.). 1965. — L'analyse factorielle des correspondances. Thèse de Doctorat de Spécialité (mathématiques). Rennes, 66 pp.
- GOLTERMAN (H. L.). 1967. — Influence of the mud on the chemistry of water in relation to productivity. Proc. of an IBP Symposium. Amsterdam and Nieuwersluis, 10-16 october 1966 : 297-313.

- HEPHER (B.). 1958. — On the dynamics of phosphorus added to fish ponds in Israel. *Limnol. Oceanogr.*, 3 : 84-100.
- LEBART (L.) et FÉNELON (J.-P.). 1971. — Statistique et informatique appliquées. Dunod, Paris, 426 p.
- MACPHERSON (L. B.), SINCLAIR (N. R.) et HAYES (F. R.). 1958. — Lake water and sediments. III. The effect of pH on the partition of inorganic phosphates between water and oxydised mud or its ash. *Limnol. Oceanogr.*, 3 : 318-326.
- MORTIMER (C. H.). 1941-42. — The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.*, 29 : 280-329 et 30 : 147-201.
- OHLE (W.). 1955. — Ionenaustausch de Gewässersedimente. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* (suppl.), 8 : 221-245.
- OHLE (W.). 1964. — Kolloidkomplexe als Kationen und Anionenaustauscher in Binnengewässern. *Vom Vasser*, 30 : 50-64.
- OLSEN (S.). 1958. — Phosphate adsorption and isotopic exchange in lake muds; experiments with P_{32} . *Verh. internat. Verein. Limnol.*, 13 : 915-922.
- OLSEN (S.). 1964. — Phosphate equilibrium between reduced sediments and water : Laboratory experiments with radioactive phosphorus. *Verh. internat. Verein. Limnol.*, 15 : 333-341.

FIG. 1. — Analyse factorielle des correspondances : valeurs des relevés et des paramètres dans les trois premiers facteurs.