

Le lac Titicaca : stratification physique et métabolisme associé

Jean-Pierre CARMOUZE (1), Carlos ARZE (2)
et Jorge QUINTANILLA (2)

RÉSUMÉ

Le métabolisme général du lac Titicaca a été suivi mois par mois sur un cycle annuel à partir de l'évolution des profils verticaux de l'oxygène et du carbone minéral total. Il est étroitement lié à la stratification physique des eaux entre octobre et juin. Celle-ci a pour effet de favoriser le recyclage de près de 90 % de la matière organique au niveau de la zone photique, améliorant ainsi la productivité du milieu et évitant l'apparition d'une phase anaérobie en zones profondes.

MOTS-CLÉS : Lac tropical — Métabolisme global — Stratification thermique — Minéralisation — CO₂ total — O₂.

ABSTRACT

LAKE TITICACA : THE PHYSICAL STRATIFICATION AND RELATED METABOLISM

The general metabolism of the lake Titicaca has been studied monthly for a year from the evolutions of vertical profiles of oxygen and total mineral carbon. It depends tightly on the physic stratification of the lake waters from October to June. Due to that stratification, 90 % of organic material is recycled in the photogenic zone. So, the productivity of the lake is increased and the whole lake remains oxygenated.

KEY WORDS : Tropical lake — Global metabolism — Thermic stratification — Mineralization — Total CO₂ — O₂.

RESUMEN

EL LAGO TITICACA : LA ESTRATIFICACIÓN FÍSICA Y EL METABOLISMO ASOCIADO

El metabolismo general del lago Titicaca ha sido estudiado cada mes durante un ciclo anual a partir de los cambios de los perfiles verticales de oxígeno y de carbono mineral total. Está estrechamente ligado a la estratificación de las aguas lacustres entre Octubre y Junio. Esta estratificación favorece el reciclaje de 90 % de la materia orgánica en la zona fotogénica, mejorando la productividad del medio y evitando la aparición de una fase anaerobia en las zonas profundas.

PALABRAS CLAVES : Lago tropical — Metabolismo global — Estratificación térmica — Mineralización — CO₂ total — O₂.

(1) O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris.

(2) Departamento de Química, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolívia.

Le métabolisme global d'un écosystème aquatique peut être appréhendé par l'évaluation des processus de base qui contrôlent la production de matière organique (photo et chimiosynthèses) et sa minéralisation (respirations et fermentations). D'une manière générale dans les couches supérieures qui sont le siège de photosynthèses, la production l'emporte sur la minéralisation; dans les couches inférieures, c'est l'inverse qui se produit. De cette différenciation métabolique, il s'ensuit notamment un appauvrissement en oxygène et un enrichissement concomitant en gaz carbonique des eaux profondes. Ces dernières peuvent d'ailleurs devenir anoxiques lorsque leur demande biogéochimique en oxygène devient supérieure aux apports en cet élément. Des voies métaboliques d'un autre type prennent place en milieu anaérobie tant en ce qui concerne la production que la minéralisation de la matière organique;

ferts verticaux de matière jouent un rôle important dans le métabolisme d'un écosystème. Or ils peuvent se trouver entravés dans les lacs profonds, tout ou partie de l'année, par l'existence d'une stratification physique des eaux (thermocline et/ou halocline) qui joue un rôle de barrière. Cela se produit dans la grande cuvette du Titicaca, le Grand Lac (1) : une thermocline apparaît dans les zones de profondeurs supérieures à 20 m et se maintient une grande partie de l'année.

Nous allons d'abord suivre l'apparition, le développement et la disparition de la stratification physique dans le Grand Lac puis tenter d'évaluer son impact sur le métabolisme général du milieu en suivant l'évolution des stocks en O_2 et en CO_2 qui sont les métabolites de base dans les processus de production et de minéralisation de la matière organique.

Les données sont issues de quatre tournées générales effectuées en différentes époques de l'année entre 1976 et 1978 et d'une série d'observations mensuelles réalisées tout au long de l'année 1979 dans la zone centrale du Grand Lac (fig. 1). Les mesures ont été effectuées tous les 10 m jusqu'à 60 m et tous les 25 m au-delà de cette profondeur.

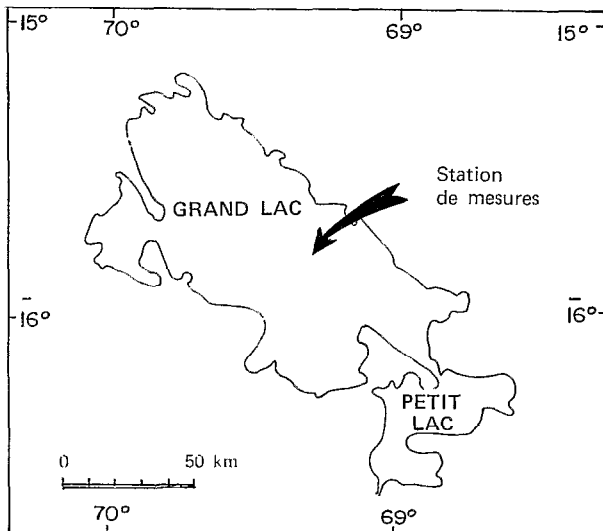


FIG. 1. — Le lac Titicaca. Localisation de la station d'étude

aux photosynthèses du plancton et des macrophytes succèdent des photosynthèses bactériennes (si les conditions de lumière le permettent); à la respiration aérobie succèdent des respirations anaérobie (dénitrification, sulfato-réduction, méthanogénèse) et des fermentations. On mesure alors combien les trans-

1. LA STRATIFICATION PHYSIQUE DES EAUX

Dans le lac Titicaca, étant donné que la salure des eaux reste constante, le seul facteur régulant les densités est la température : la stratification des eaux par densité est donc confondue avec la stratification thermique. Cette dernière est étroitement associée au bilan énergétique du lac dont les termes ont été précisés dans une note antérieure (2). Ce sont en effet les déséquilibres des apports et des pertes énergétiques qui causent des variations de la réserve calorifique du lac; celles-ci engendrent une propagation verticale de la chaleur dont le front de déplacement coïncide avec la stratification physique. Le travail du vent pour détruire cette stratification et homogénéiser le milieu est proportionnel aux gradients verticaux de température et par là à ceux de densités qui en découlent. Aussi les gradients de densité, définis strates par strates à partir des profils de température, donnent-ils une image directe de la résistance offerte aux mélanges en différentes profondeurs. Cette relation a été exploitée par BIRGE (1916) qui a introduit la notion

(1) Le lac est subdivisé en deux bassins de dimensions très inégales, le Grand Lac ($S = 7.130 \text{ km}^2$, $Z_{\text{moy.}} = 125 \text{ m}$) et le Petit Lac ($S = 1.430 \text{ km}^2$; $Z_{\text{moy.}} = 9 \text{ m}$). Une présentation générale du Titicaca tant en géologie, sédimentologie, hydrologie, climatologie, hydrochimie et production primaire fait l'objet d'un numéro spécial de la Revue d'Hydrobiologie Tropicale (14) 4 : 265-408 (1981).

(2) Les échanges énergétiques à l'interface eau-atmosphère ont déjà été précisés (CARMOUZE *et al* 1983).

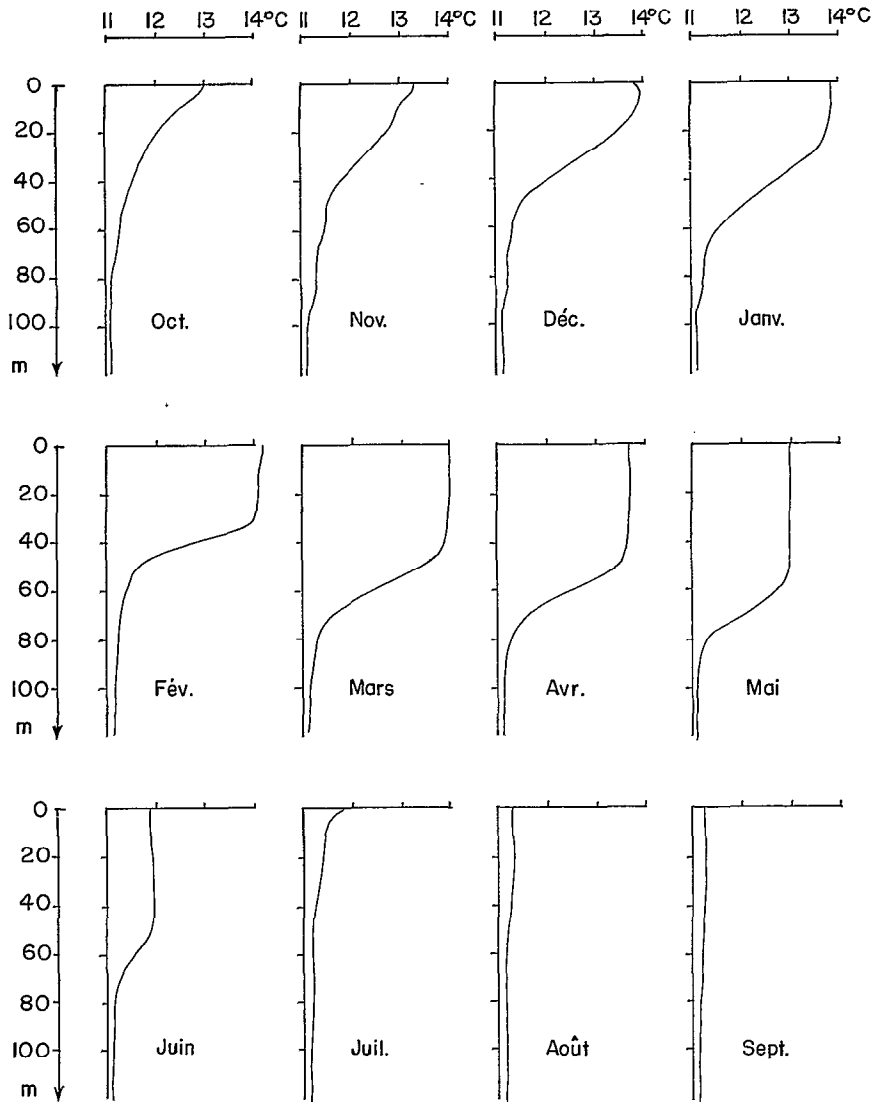


FIG. 2. — Profils verticaux moyens mensuels de la température des eaux

de résistance thermique relative, ou R.T.R., laquelle a été reprise par VALLENTYNE (1957) (1).

Prenons le Grand Lac en fin d'hiver (septembre). Il est homotherme, sa température est de l'ordre de 11°1 (fig. 2). Il n'offre aucune résistance aux brassages verticaux car il n'y a pas de gradients de densité notable, quelle que soit la profondeur

(fig. 3). En octobre, les eaux de surface se réchauffent rapidement. Elles passent de 11 °C à 12,5-13 °C. La propagation de la chaleur est sensible jusqu'à 70 m. Un maximum de R.T.R. égal à 7,5 est enregistré à 10-20 m. En novembre et décembre, les eaux de surface atteignent 14 °C mais la propagation de la chaleur en profondeur est fortement

(1) Le calcul de la R.T.R. est simple. La colonne d'eau est divisée en strates d'égales épaisseurs (ici 10 m). Pour chacune d'elles, on calcule la différence entre les densités des eaux situées à son sommet et à sa base. Une unité de référence est introduite qui correspond à la résistance d'une strate de même épaisseur ayant respectivement à sa base et à son sommet des températures de 4 et 5 °C (c'est l'intervalle de température pour lequel la variation de densité par degré Celsius est minimale). On calcule ensuite les résistances thermiques des différentes strates relativement à cette dernière pour laquelle il est attribué une résistance égale à 1.

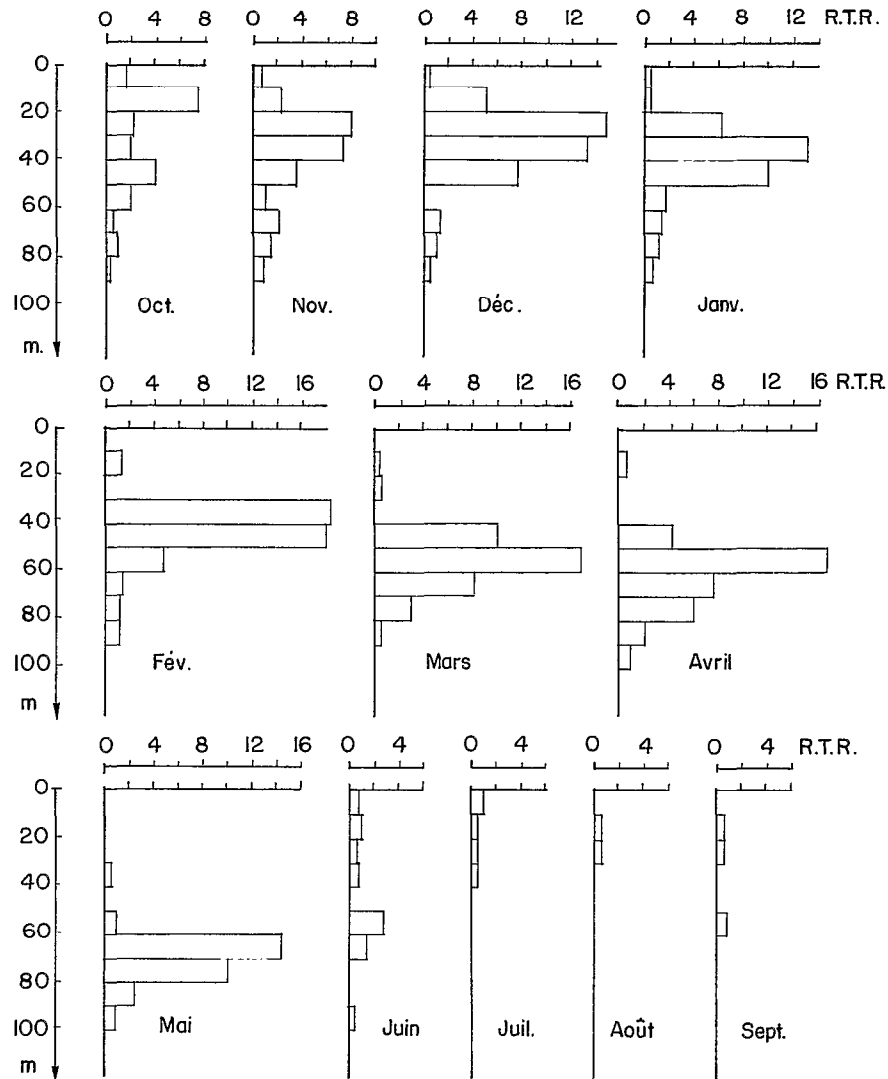


FIG. 3. — Stratifications physiques moyennes mensuelles des eaux exprimées en unité de résistance thermique relative (R.T.R.)

freinée vers 30-35 m car la barrière de densité se renforce et équivaut à une R.T.R. double de celle d'octobre; la diffusion turbulente verticale de chaleur en est réduite d'autant.

En janvier, la propagation de chaleur se poursuit en profondeur. La thermocline passe de 30 à 40 m, tout en gardant la même R.T.R. En février, la poursuite du réchauffement touche principalement les couches de 0 à 30 m. En profondeur il y a peu de changement. La R.T.R. maximale toujours entre 30 et 50 m passe à 16 m. En mars, le gain de chaleur affecte au contraire les couches plus profondes : la thermocline s'enfonce de 10 m; en avril

et mai, la propagation de chaleur se poursuit en profondeur tandis que les eaux de surface commencent à se refroidir. La barrière de densité toujours de même importance se situe entre 50 et 60 m en avril, puis entre 60 et 80 m en mai, avant de disparaître presque totalement en juin. A l'approche de l'hiver, le lac perd de la chaleur; les eaux superficielles tendent à devenir plus froides que les eaux immédiatement inférieures et par conséquent plus « lourdes ». Il y a alors déstabilisation thermique; des courants de convection s'établissent, renforçant l'action de brassage des vents et contribuent à une rapide érosion, puis à la disparition de la thermocline.

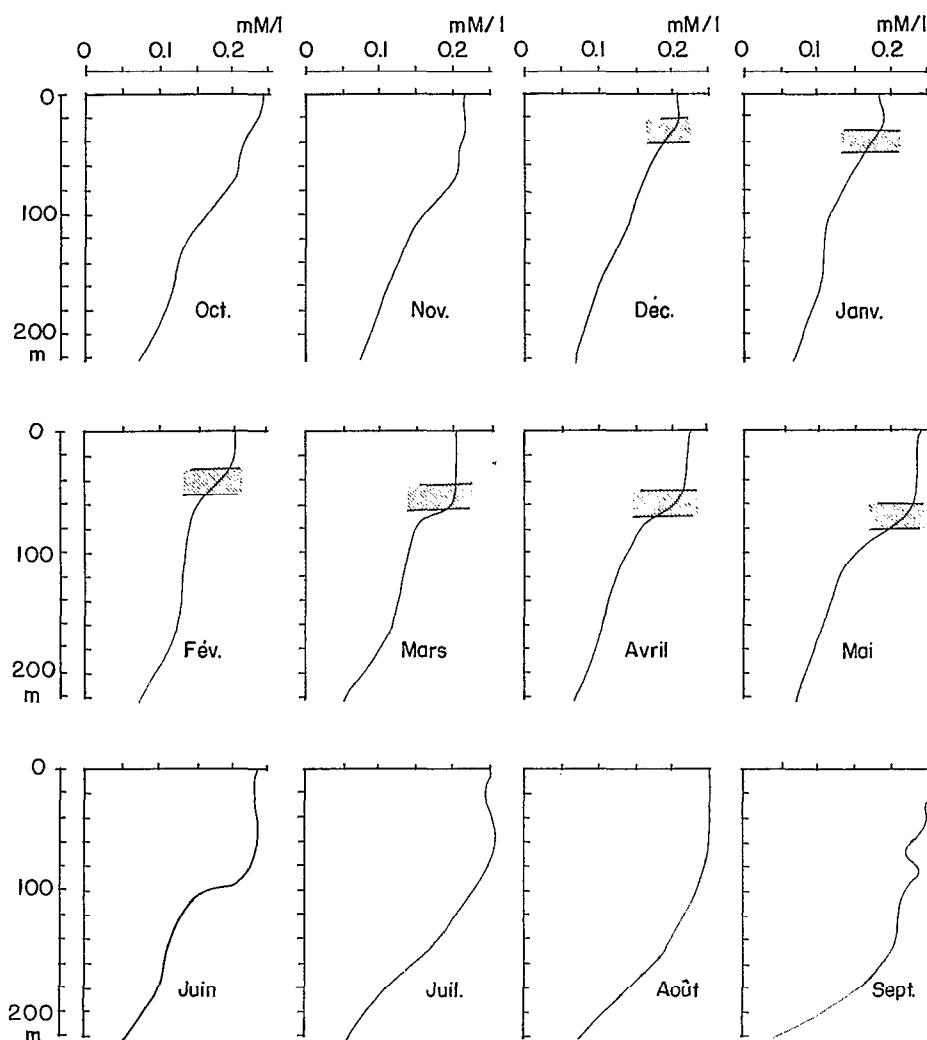


FIG. 4. — Profils verticaux moyens mensuels des concentrations en oxygène dissous des eaux. La zone hachurée indique l'emplacement de la thermocline

2. LA STRATIFICATION CHIMIQUE ET L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE ASSOCIÉE

a. L'oxygène dissous (fig. 4)

Les concentrations du O_2 en période de stratification physique reste remarquablement constante à l'intérieur de l'épilimnion, ce qui prouve que le gradient de concentration en O_2 qui tend à être induit par l'activité biologique est continuellement détruit par les brassages verticaux. On est tenté de penser *a priori* que les teneurs en O_2 sont principalement contrôlées par les échanges gazeux à l'interface eau-atmosphère. La figure 5 rend compte du degré de saturation de ces eaux. De novembre à

mars, les concentrations sont de l'ordre de $200 \mu M/l$, valeurs proches de la saturation. D'avril à octobre, elles sont comprises entre 225 et $250 \mu M/l$. Cet accroissement est pour une bonne part dû à l'augmentation de la solubilité d' O_2 dans les eaux, consécutive à la baisse des températures qui passent de $13^{\circ}5$ à $11^{\circ}2$ °C. Néanmoins, une sursaturation de 10 % est enregistrée à cette époque. Ne pouvant être expliquée par une augmentation sensible de la production primaire si l'on se réfère aux résultats de RICHESON *et al.* (1977) et de LAZZARO (1981), cette sursaturation serait principalement de nature physique, résultant d'une plus importante agitation des eaux superficielles qui, en hiver, sont soumises à un régime de vents plus forts et à de fréquentes

tempêtes les après-midi. Notons, au contraire, que la période de saturation et de légère sous-saturation coïncide avec la saison pluvieuse faiblement ventée.

Les profils verticaux de O_2 qui sont de type orthograde montrent que, en dessous de la thermocline, les effets des processus biologiques l'emportent sur la diffusion. La respiration induit une diminution régulière de l' O_2 avec la profondeur sans que soit toutefois atteint le stade anaérobie : à 200-250 m,

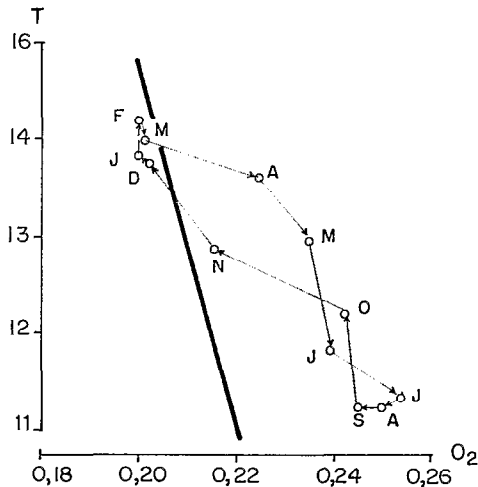


FIG. 5. — Relation dans les eaux de surface entre les concentrations moyennes mensuelles en O_2 dissous exprimées en $\mu M/l$ et les températures correspondantes exprimées en $^{\circ}C$. Le segment de droite délimite respectivement à droite et à gauche les domaines de sursaturation et de sous-saturation des eaux en O_2 .

les concentrations en O_2 restent égales ou supérieures à 50-100 $\mu M/l$. En juillet, à la suite de la disparition de la stratification physique, il y a une oxygénation rapide des eaux profondes qui se poursuit en août et septembre. D'octobre à juin, on observe une diminution progressive de l' O_2 dans l'hypolimnion.

b. Le gaz carbonique dissous et total

Tout accroissement ou diminution du CO_2 dans le milieu s'accompagne d'un réarrangement des équilibres des espèces carbonées minérales. Aussi, l'activité biologique ne peut-elle être évaluée qu'en

suisant les modifications de la somme de ces différentes espèces carbonées, soit C_T qui représente le carbone minéral total (1).

La distribution de C_T à l'intérieur de l'épilimnion, de même que pour l' O_2 , est remarquablement homogène (fig. 6). Cela prouve que les brassages verticaux détruisent le gradient que tend à instaurer l'activité biologique. Les échanges de CO_2 à l'interface eau-atmosphère sont tels qu'il y a une sursaturation de 14 % en moyenne dans les eaux superficielles avec un minimum en octobre de 5 % et un maximum en juillet de 24 % (fig. 7). Ce maximum s'explique, du moins en partie, par le brassage de l'épilimnion avec l'hypolimnion riche en CO_2 dissous (2).

Au voisinage de la thermocline on note de décembre à mai un accroissement du C_T qui est probablement la conséquence d'une plus grande activité hétérotrophique associée à une accumulation de particules organiques au niveau de la barrière de densité. Le recyclage de la matière organique dans l'épilimnion s'en trouve renforcé d'autant. Cela n'empêche pas de constater, comme pour l' O_2 , une diminution du C_T dans l'hypolimnion d'octobre à juin.

c. Le métabolisme du lac

Il est difficile de suivre le métabolisme de l'épilimnion à partir de l'évolution des réserves en O_2 et en C_T , car ces derniers sont principalement contrôlés par les échanges gazeux à l'interface eau-atmosphère et non par l'activité biologique comme nous venons de le voir. Par contre, il n'en est pas de même pour l'hypolimnion. De début octobre à fin mai, les échanges au niveau de la thermocline sont réduits. Aussi peut-on considérer en première approximation qu'au cours de cette période l'évolution des stocks en O_2 et C_T de l'hypolimnion provient de la minéralisation de la matière organique présente.

Au cours de cette période, la réserve en O_2 passe de $94,5 \times 10^9 M$ à $67,5 \times 10^9 M$, celle de C_T de $1104 \times 10^9 M$ à $1127,5 \times 10^9 M$. Il y a donc consommation de $27 \times 10^9 M$ de O_2 et production de $23,5 \times 10^9 M$ de CO_2 . Le quotient respiratoire $\frac{\Delta CO_2}{\Delta O_2}$ est de 0,87, ce qui correspond à une valeur fréquemment ren-

(1) C_T a été calculé à partir de mesures de pH et d'alcalinité en utilisant un programme de calcul tenant compte des associations ioniques (CARMOUZE *et al.*, 1979).

(2) La sursaturation enregistrée est peut-être surestimée car nous avons adopté pour le calcul de la concentration de saturation de CO_2 une pression atmosphérique en CO_2 égale à $10^{-3,50}$ pour tenir compte de l'altitude tandis qu'au niveau de la mer elle est de $10^{-3,46}$. Or, il n'est pas certain que la décroissance de PCO_2 en fonction de l'altitude suive dans le même rapport celle de la pression totale.

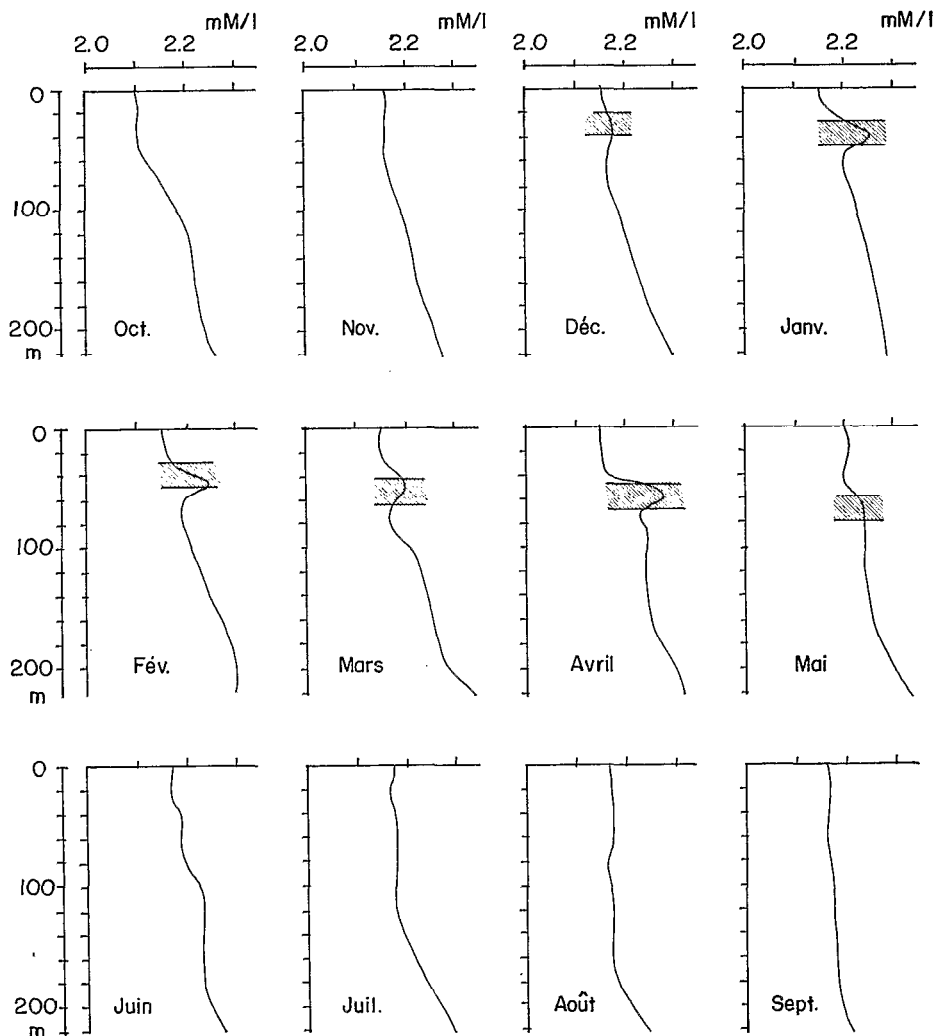


FIG. 6. — Profils verticaux moyens mensuels des concentrations en gaz carbonique dissous des eaux. La zone hachurée indique l'emplacement de la thermocline.

contrée dans la littérature (DUSSART, 1966; GOLTERMAN, 1975; WETZEL, 1975).

Quelle importance tient l'hypolimnion dans le processus de minéralisation de la matière organique dans l'ensemble du Grand Lac? Il est possible d'apporter une réponse approchée. RICHESON *et al.* (1977) a évalué à $1.5 \text{ g C.m}^{-2}.\text{J}^{-1}$ la production primaire; cela représente pour ce milieu 300×10^9 at g C sur une année. Or dans l'hypolimnion, la production de CO_2 ramenée à 12 mois est de 35×10^9 M. Ainsi l'on constate d'après ces chiffres que 11,5 % de la matière organique qui sédimente au fond du lac n'est pas totalement minéralisée. Mais, dans la majeure partie du Grand Lac, la teneur en matière organique des sédiments est inférieure

à 20 % (BOULANGÉ *et al.*, 1981). Et si l'on tient compte que les apports détritiques minéraux sont très réduits, cela correspond à une très faible accumulation de matière organique. Il reste fort probable que moins de 15 % de la production de matière organique soit minéralisée dans l'hypolimnion, ce qui en d'autres termes signifie que 85 % de la matière serait recyclée à l'intérieur de l'épilimnion.

3. CONCLUSION

En période de stratification des eaux, au niveau de la thermocline, se manifeste une activité hétérotrophique particulièrement intense si l'on en juge

par le pic de C_T et la brusque chute de O_2 qui sont enregistrés. On a tout lieu de penser à une zone d'accumulation de la matière organique en provenance de la zone photique, la thermocline jouant un rôle de barrière à la sédimentation et de support à la minéralisation. Les produits de la minéralisation, notamment les éléments nutritifs, sont alors remis à la disposition des couches supérieures par diffusion turbulente. Les brassages verticaux dans l'épilimnion sont relativement efficaces puisqu'ils effacent les gradients de O_2 et de CO_2 qui traduiraient l'activité biologique différentielle en fonction de la profondeur. D'après l'estimation de la fraction de matière organique qui serait minéralisée dans

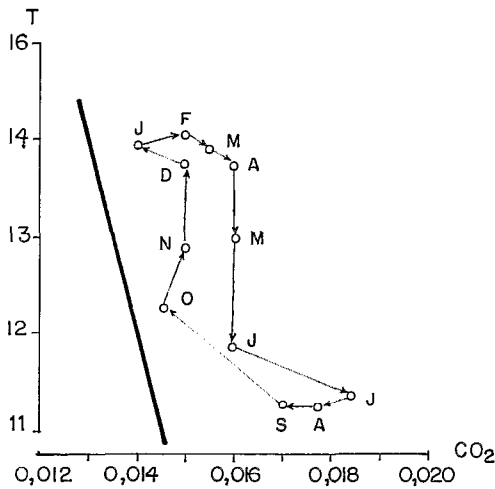


FIG. 7. — Relation dans les eaux de surface entre les concentrations moyennes mensuelles en CO_2 dissous exprimées en $\mu M/l$ et les températures correspondantes exprimées en $^{\circ}C$. Le segment de droite délimite respectivement à droite et à gauche les domaines de sursaturation et de sous-saturation des eaux en CO_2 .

l'hypolimnion, il apparaît que 85 à 90 % des éléments nutritifs seraient recyclés dans l'épilimnion. Ce court-circuitage des eaux profondes qui se produit les trois quarts de l'année améliore le rendement métabolique du milieu car si la minéralisation de la matière organique se produisait dans les couches profondes, le recyclage des sels nutritifs ne se ferait que sur une courte période en hiver et probablement de façon moins complète. C'est d'ailleurs ce dernier schéma de fonctionnement qui prévaut en ce qui concerne les Diatomées. Le recyclage de la silice dissoute s'opère principalement en période d'isothermie.

Dès la fin du mois de juin jusqu'en septembre, leur biomasse s'accroît brutalement passant de

quelques mg de C/m^3 à 40-50 mg C/m^3 (RICHESON *et al.*, 1977) ceci à la suite d'une brusque remontée de silice dissoute à partir du fond, lorsque disparaît la stratification physique. En juin-juillet, l'accroissement de la biomasse de Diatomées se fait aux dépens de la réserve en silice dissoute qui baisse de 500-550 10^9 g en juin (CARMOUZE *et al.*, 1978). Après épuisement des réserves en silice dissoute des couches superficielles en septembre, la biomasse des diatomées retombe à quelques mg de C/m^3 . Cet épuisement vient de ce que la silice n'est presque pas recyclée à l'intérieur de l'épilimnion. Les Diatomées, qui sont des organismes denses, chutent rapidement à une époque où la stratification physique n'est pas encore rétablie. La dissolution des tests qui est un processus lent ne devient notable que lorsque les organismes se trouvent dans les zones profondes. La réserve en silice dissoute se reconstitue alors progressivement, mais elle se trouve bloquée en dessous de la thermocline jusqu'à disparition de cette dernière en juin.

En somme, en facilitant le recyclage d'une grande partie des éléments nutritifs au niveau de la zone phototrophe, la stratification physique accroît le rendement métabolique du lac. De plus, en réduisant la sédimentation de la matière organique dans les eaux profondes, elle a pour effet indirect de diminuer la demande biochimique de ces eaux en O_2 et par là, elle évite l'apparition d'une phase anaérobie qui transformerait le fonctionnement global du milieu dans le sens d'un abaissement du rendement métabolique.

Le déficit en oxygène enregistré dans l'hypolimnion en fin de période de stratification est fonction de la productivité des eaux superficielles et de la morphométrie de l'hypolimnion (THIENEMANN, 1928). Partant de cette idée, HUTCHINSON (1938) a tenté de relier directement ce déficit en O_2 à la productivité des eaux de surface en l'exprimant en mg de O_2 par unité de surface; la surface retenue correspondant au plan supérieur de l'hypolimnion de façon à éliminer le facteur morphométrique. Récemment CORNETT et RIGLER (1980) ont démontré les insuffisances de ce modèle. En réalité, le déficit en O_2 de l'hypolimnion dépend principalement de la quantité de matière organique qui pénètre dans ce milieu en période de déstratification physique des eaux et, par conséquent, à la productivité des eaux superficielles au cours de cette période et à la durée de cette dernière. La substitution de la productivité annuelle moyenne par ces deux derniers paramètres devrait apporter une amélioration du modèle.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.
le 8 février 1984

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BIRGE (E. A.), 1916. — The work of the wind in warming a lake. *Trans. Wis. Acad. Sci. Art Lett.*, 18 (2) : 341-391.
- BOULANGÉ (B.), VARGAS (C.), RODRIGO (L. A.), 1981. — La sédimentation actuelle du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 299-309.
- CARMOUZE (J. P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1978. — Los movimientos verticales de las aguas en el lago Titicaca y sus consecuencias sobre la distribución de ciertos elementos disueltos. *Revista Boliviana de Química*, 2 (1) : 43-55.
- CARMOUZE (J. P.), AQUIZE (E.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1983. — Le bilan énergétique du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (2) : 135-144.
- CORNETT (R. J.), RIGLER (F. H.), 1980. — The areal hypolimnetic oxygen deficit : An empirical test of the model. *Limnol. Oceanogr.*, 25 (4) : 672-679.
- DUSSART (B.), 1966. — Limnologie. L'étude des eaux continentales. Gauthier Villard, Paris : 678.
- GOLTERMAN (H. L.), 1975. — Physiological limnology. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- HUTCHINSON (G. E.), 1938. — On the relation between oxygen deficit and the productivity and typology of lakes. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr.*, 36 : 336-355.
- LAZZARO (X.), 1981. — Biomasses, peuplements phyto-planctoniques et production primaire du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 349-380.
- RICHERSON (P. J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), 1977. — The limnology of lake Titicaca (Peru-Bolivia). A large high altitude tropical lake. Inst. Ecol. Publ. n° 14. Univ. of California, Davis.
- THIENEMANN (A.), 1928. — Der Sauerstoff im eutrophen und oligotrophen Seen. *Die Binnengewässer*, 4.
- VALLENTYNE (J. R.), 1957. — Principles of modern limnology. *American Scientist.*, 45 (3) : 218-244.
- WETZEL (R. G.), 1975. — Limnology. WB Saunders Company, Toronto.