

Diatomées lacustres de Jamésie-Hudsonie (Québec) et modèle de reconstitution des concentrations de carbone organique dissous¹

Marie-Andrée FALLU² & Reinhard PIENITZ, Centre d'études nordiques et Département de géographie, Université Laval, Québec, Québec, G1K 7P4, Canada, courriel : m.a.fallu@courrier.cen.ulaval.ca et reinhard.pienitz@cen.ulaval.ca

Résumé : Les diatomées des eaux douces sont de plus en plus utilisées pour reconstituer les environnements du passé. Cette recherche a été réalisée dans le but d'évaluer ce potentiel dans une région où peu d'informations sur les diatomées étaient disponibles. L'étude a permis d'identifier un ensemble de 516 espèces de diatomées préservées dans les sédiments de surface d'un transect latitudinal de 59 lacs du Nord-Ouest québécois. À l'aide d'analyses statistiques multivariées, il a été possible de déterminer quelles sont les variables environnementales (parmi 49) qui exercent le plus d'influence sur la composition des communautés de diatomées. Ce sont les concentrations en magnésium, en sodium, en carbone organique dissous (COD) et en silice, ainsi que la profondeur des lacs qui semblent être les variables qui influencent le plus la composition des communautés de diatomées dans cette région. Un modèle de reconstitution du COD a été créé. Ce modèle pourra être utilisé dans des études paléolimnologiques afin de déterminer les concentrations en COD du passé, ainsi que d'autres variables qui y sont reliées, telles que les apports du bassin versant, la température, la transparence de l'eau et la pénétration des rayons UV.

Mots-clés : diatomées, lacs, analyse canonique des correspondances, analyse des moyennes pondérées des moindres carrés partiels, carbone organique dissous, limite des arbres, Québec.

Abstract: Freshwater diatoms are more and more frequently used in paleoenvironmental studies. The purpose of this research was to assess their potential as bioindicators in a region where little information exists about diatoms. A total of 516 diatom species were identified in the surface sediments of 59 lakes located along a latitudinal gradient in northern Québec. The use of multivariate analysis allowed to determine the environmental variables (among 49) which had the greatest influence on diatom community composition. The concentrations of magnesium, sodium, dissolved organic carbon (DOC) and silica, as well as water depth seemed to be the most influential variables. An inference model for DOC has been developed which is useful for paleolimnological reconstructions of past DOC concentrations, as well as other variables that are correlated with DOC, such as catchment inputs, water temperature, water transparency and UV penetration.

Keywords: diatoms, lakes, canonical correspondence analysis, weighted averaging partial least squares regression, dissolved organic carbon, treeline, Québec.

Introduction

Dans les régions nordiques, le climat est le principal facteur qui détermine l'établissement de la végétation et le fonctionnement des écosystèmes lacustres. Les changements climatiques influencent grandement les organismes qui y vivent, que ce soit de façon directe ou indirecte. L'augmentation de la température de l'air aura un effet direct sur la température de l'eau des lacs, alors que les effets indirects seront surtout liés aux changements apportés aux bassins versants. Par exemple, un réchauffement des températures permettrait éventuellement à la végétation terrestre de se densifier et de s'établir plus au nord (MacDonald *et al.*, 1993; Lavoie & Payette, 1994). Ainsi, certains lacs actuels dont le bassin versant est recouvert d'une végétation clairsemée auraient un apport croissant en matière organique par les eaux de ruissellement, à mesure qu'une végétation dense se développerait dans le bassin versant. Le carbone organique dissous (COD), formé par la décomposition de cette matière organique, augmenterait et provoquerait une plus forte coloration de l'eau diminuant

ainsi la pénétration des rayons solaires. Par contre, un futur réchauffement climatique planétaire pourrait aussi provoquer une diminution des précipitations et une augmentation de l'évapotranspiration, ayant comme conséquence de diminuer les apports en eau provenant du bassin versant (Schindler *et al.*, 1996). Les producteurs primaires lacustres seraient alors affectés par la diminution des concentrations en COD. Ces variations potentielles du COD dans les lacs nordiques sont d'un grand intérêt, car le COD joue un rôle important pour déterminer la profondeur de transmission des rayons UV dans la colonne d'eau des lacs (Vincent & Roy, 1993; Morris *et al.*, 1995; Schindler *et al.*, 1996; Laurion, 1997; Schindler, 1998), ainsi que dans l'atténuation spectrale de la radiation solaire (Laurion, Vincent & Lean, 1997). Pienitz & Vincent (2000) ont récemment démontré que les variations du COD lacustre associées aux changements dans le bassin versant, pourraient avoir un plus grand impact sur l'exposition des organismes aquatiques au rayonnement UV que la diminution de la couche d'ozone. Pour réussir à prévoir les changements écologiques futurs, il est donc nécessaire de se tourner vers le passé et d'analyser les fluctuations naturelles qui se sont déjà produites. Peu d'études paléolimnologiques ont, par contre, été réalisées à ce jour au Nord québécois.

¹Rec. 1998-08-24; acc. 1999-02-11.

²Adresse actuelle: Department of Biology, North Kelowna Campus, Okanagan University College, 3333 College Way, Kelowna, British Columbia, V1V 1V7, Canada.

Les diatomées (classe Bacillariophyceae) ont souvent été utilisées comme bio-indicateurs environnementaux des milieux aquatiques, dans des travaux qui portent sur les relations entre les communautés actuelles de diatomées et les conditions limnologiques de ces lacs, tel que le COD (Kingston & Birks, 1990; Stevenson *et al.*, 1991; Pienitz & Smol, 1993; Laing, Pienitz & Smol, 1999). Des fonctions de transfert de COD ont été utilisées pour reconstituer les changements limnologiques reliés à des variations du couvert végétal dans le bassin versant des lacs (Korsman, Renberg & Anderson, 1994; Pienitz, Smol & MacDonald, 1999).

L'analyse statistique multivariée est essentielle pour évaluer les relations qui existent entre les variables environnementales (physiques et chimiques) et la composition des communautés de diatomées et pour établir les préférences écologiques des espèces. La relation entre les diatomées et les variables environnementales n'étant pas linéaire, des techniques statistiques unimodales ont été utilisées dans la présente étude, comme l'analyse canonique des correspondances, ainsi que la régression et la calibration des moyennes pondérées (ter Braak, 1994).

Les objectifs de cette étude sont donc : *i*) d'établir les relations existant entre la composition des assemblages de diatomées et les conditions environnementales actuelles à l'aide d'analyses statistiques multivariées; *ii*) d'élaborer une fonction de transfert pour reconstituer les concentrations historiques de COD et de tester sa performance. L'intérêt particulier de ce modèle est de permettre, en combinaison avec des modèles bio-optiques, d'évaluer la variabilité historique du COD et des conditions paléoptiques des lacs nordiques.

Matériel et méthodes

SITE D'ÉTUDE

Afin de capter des gradients environnementaux importants, 59 lacs ont été échantillonnés de part et d'autre de la limite nord de la forêt boréale et de la limite des arbres du Nord-Ouest québécois (Figure 1). Des observations ont été faites sur le terrain afin de bien situer les lacs par rapport à ces limites; l'information déjà existante de l'emplacement de ces limites a été prise en considération (Morisset, Payette & Deshayé, 1983; Payette, 1983; Richard, 1987; Payette & Filion, 1993). Le transect couvre une distance d'environ 1100 km et se situe entre 49° 48' et 59° 32' de latitude nord et entre 75° 43' et 78° 78' de longitude ouest.

La région d'étude repose sur une partie du noyau archéen de la province géologique du Supérieur. Cette province est principalement composée de roches granitiques au sud et de roches métamorphiques au nord (autour du 55° parallèle) (Landry & Mercier, 1992). Étant situés dans une même province géologique du Bouclier canadien, les sites sont relativement homogènes en ce qui concerne la chimie des eaux (Tableau I).

Le transect traverse trois zones écoclimatiques différentes, soit le haut-boréal, le subarctique et le bas-arctique (Environnement Canada, 1989). Les températures moyennes annuelles varient, du sud au nord, entre -0,1 °C à Matagami (49° 45' N, 77° 38' O), -4,5°C à Kuujuaaraapik-Whapmagoostui (55° 17' N, 77° 46' O), et -6,8°C à Inukjuak (58° 27' N, 78°

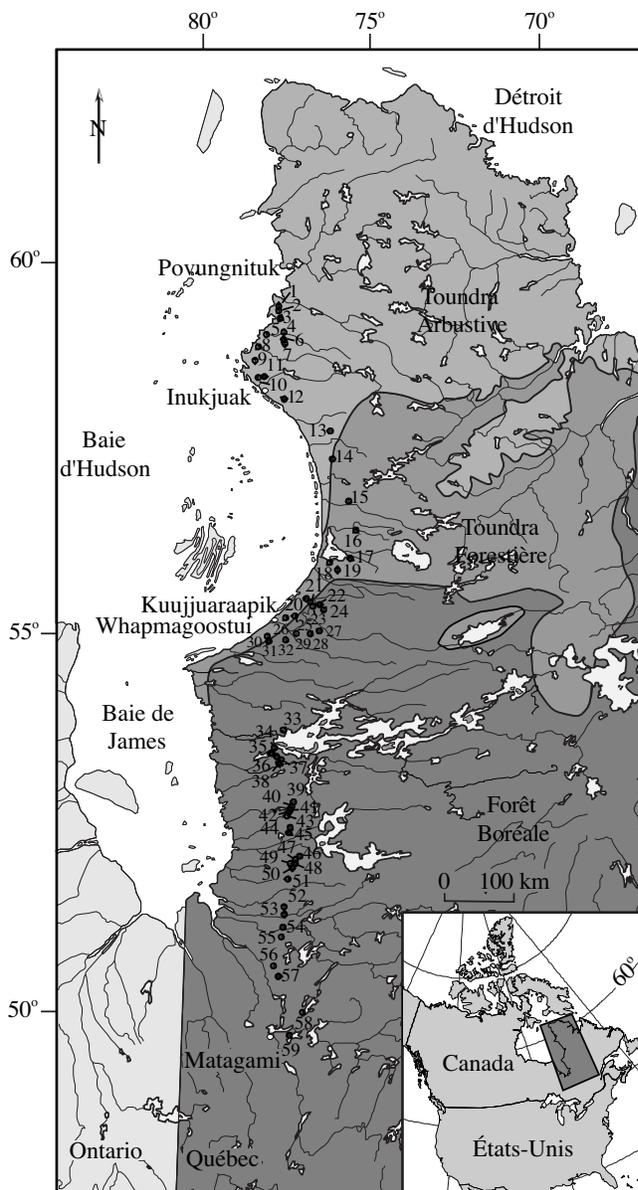


FIGURE 1. Localisation de la région d'étude.

07' O), alors que les précipitations annuelles moyennes varient entre 920 mm à Matagami et 418 mm à Inukjuak (Environnement Canada, 1993). Les trois zones écoclimatiques se rapportent à trois zones de végétation différentes. La forêt boréale est dominée par la pessière à lichens qui s'étend jusqu'à la limite de la forêt continue (Payette, 1983). La toundra forestière débute avec l'ouverture naturelle du couvert forestier qui est sporadique et se limite aux milieux protégés. La limite nord des arbres sépare la toundra forestière de la toundra arbustive. À partir de cette limite, une densité importante du couvert arbustif est observée et plusieurs sites sont densément peuplés par des krummholz d'épinettes noires (Payette, 1983).

RÉCOLTE ET TRAITEMENT DES ÉCHANTILLONS

Les lacs ont été échantillonnés entre le 21 juillet et le 11 août 1995. Les lacs qui ont été retenus sont pour la plupart des lacs «de tête», ce qui signifie qu'aucun affluent

ne s'y jette. Sans affluent, l'influence des apports de matières allochtones (matières apportées de l'extérieur par les affluents) est généralement moins importante; les lacs reflètent donc plus précisément les conditions environnementales du bassin versant immédiat. La répartition des 27 lacs échantillonnés dans la partie sud de la région d'étude suit la route liant Matagami à Radisson (Figure 1), où l'échantillonnage a été fait à partir d'un bateau pneumatique. Entre Radisson et Povungnituk, l'échantillonnage de 32 lacs supplémentaires a été effectué à partir d'un hélicoptère muni de flotteurs. Dans chacun des lacs, l'échantillonnage a été fait dans la partie la plus profonde. Un carottier à gravité (Glew, 1991) a permis d'extraire des carottes courtes des sédiments de surface du fond des lacs.

La partie supérieure des sédiments, soit environ le premier centimètre, a été récupérée et gardée au froid. Cette portion de la carotte représente les quelque 3 à 5 années d'accumulation les plus récentes (basé sur un taux de sédimentation variant de 0,24 à 0,41 cm année⁻¹ au centre du Québec depuis l'Holocène; Richard, Larouche & Bouchard, 1982).

Durant l'échantillonnage, plusieurs paramètres limnologiques ont été mesurés. Les données de salinité, de conductivité électrique et de température ont été prises, à l'aide d'un S-C-T Meter YSI Model 33, à une profondeur d'environ 50 cm. La profondeur du lac a été évaluée à partir de la corde graduée du carottier, alors qu'un disque Secchi a permis de déterminer la transparence de l'eau. Des échantillons d'eau ont été récoltés sur place dans des

TABLEAU I. Variables environnementales analysées dans chacun des sites (* variables retenues pour les analyses statistiques)

Variables	Forêt boréale			Toundra forestière			Toundra arbustive			Tous les lacs		
	Min	Max	Moy	Min	Max	Moy	Min	Max	Moy	Min	Max	Moy
*DistF (km)	-498,0	40,0	-175,5	-15,0	193,0	68,4	130,0	428,0	346,1	-498,0	428,0	-31,0
*DistA (km)	-730,0	-38,0	-356,4	-101,0	-5,0	-50,4	-29,0	188,0	132,9	-730,0	188,0	-214,0
*Alt (m)	77,0	292,6	200,0	142,0	221,0	174,4	5,0	190,0	52,3	5,0	292,6	162,8
*Sup (ha)	5,7	1114,5	92,8	4,5	47,2	32,2	24,7	83,0	39,8	4,5	1114,5	75,1
*Bassin (ha)	14,6	15913,0	865,5	53,9	387,9	208,9	49,2	217,7	105,0	14,6	15913,0	629,4
*Prof (m)	1,0	14,0	3,2	1,5	18,5	8,3	1,2	16,0	5,4	1,0	18,5	4,2
*Trans (secchi)	0,5	5,0	1,8	1,5	6,0	3,2	1,1	6,6	3,4	0,5	6,6	2,3
*Temp	15,0	23,6	19,9	14,0	19,0	16,7	13,0	15,5	13,8	13,0	23,6	18,2
*pH	5,1	7,6	6,6	6,0	6,8	6,4	6,3	8,2	7,0	5,1	8,2	6,7
*Cond ($\mu\text{s cm}^{-1}$)	10,0	55,0	25,5	12,0	19,0	16,0	10,0	170,0	44,4	10,0	170,0	29,0
*SiO ₂ (mg l ⁻¹)	0,2	5,7	2,0	0,3	2,5	1,2	0,1	1,0	0,3	0,1	5,7	1,6
*PTN ($\mu\text{g l}^{-1}$)	3,5	48,9	12,7	3,2	10,6	5,9	1,0	32,8	11,2	1,0	48,9	11,8
*PTF ($\mu\text{g l}^{-1}$)	0,7	10,6	4,5	1,1	3,1	1,9	0,6	6,9	2,8	0,6	10,6	3,8
*PRS ($\mu\text{g l}^{-1}$)	0,6	7,7	2,3	0,4	1,0	0,8	0,4	1,2	0,8	0,4	7,7	1,8
*NKT ($\mu\text{g l}^{-1}$)	130,0	396,0	251,0	56,0	358,0	180,4	32,0	351,0	189,1	32,0	396,0	230,0
NO ₂ ($\mu\text{g l}^{-1}$)	1,0	8,0	3,0	1,0	2,0	1,6	1,0	3,0	1,5	1,0	8,0	3,0
NH ₃ ($\mu\text{g l}^{-1}$)	1,0	18,0	5,6	1,0	1,0	1,0	5,0	6,0	5,5	1,0	18,0	5,0
NO ₃ ($\mu\text{g l}^{-1}$)	1,3	3,7	2,3	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	3,7	
*NOP (mg l ⁻¹)	0,0	1,4	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,2	0,1	0,0	1,4	0,1
*COP (mg l ⁻¹)	0,3	12,7	1,1	0,3	0,9	0,5	0,3	1,9	0,7	0,3	12,7	1,0
*COD (mg l ⁻¹)	3,6	19,4	9,8	2,7	6,5	4,8	2,3	5,6	3,7	2,3	19,4	7,9
*CID (mg l ⁻¹)	0,2	4,2	1,2	0,3	1,2	0,7	0,7	4,8	2,2	0,2	4,8	1,4
*Mg (mg l ⁻¹)	0,2	1,4	0,6	0,3	0,6	0,5	0,2	4,3	1,2	0,2	4,3	0,7
*Ca (mg l ⁻¹)	0,3	6,8	2,0	0,6	1,2	0,8	0,8	6,2	2,5	0,3	6,8	2,0
*Na (mg l ⁻¹)	0,6	4,6	2,0	1,2	2,3	1,8	1,2	28,3	6,2	0,6	28,3	3,0
*K (mg l ⁻¹)	0,2	0,6	0,3	0,2	0,3	0,2	0,2	1,4	0,4	0,2	1,4	0,3
*Cl (mg l ⁻¹)	0,9	8,4	3,2	2,3	4,1	3,1	2,4	54,6	10,8	0,9	54,6	5,0
*SO ₄ (mg l ⁻¹)	1,7	7,7	3,8	1,4	2,5	1,9	1,7	8,9	3,5	1,4	8,9	3,5
*CHLaN ($\mu\text{g l}^{-1}$)	0,4	17,7	3,3	1,2	6,6	2,9	2,2	7,0	4,8	0,4	17,7	3,7
*CHLaC ($\mu\text{g l}^{-1}$)	0,2	13,1	2,3	1,0	4,4	2,0	2,0	6,1	3,5	0,2	13,1	2,6
*Al ($\mu\text{g l}^{-1}$)	15,0	1000,0	183,3	17,0	130,0	68,6	12,0	91,0	39,3	12,0	1000,0	149,0
*Ba ($\mu\text{g l}^{-1}$)	1,1	11,1	3,9	0,8	2,9	1,7	1,1	2,8	1,5	0,8	11,1	3,2
Be ($\mu\text{g l}^{-1}$)	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	
Cd ($\mu\text{g l}^{-1}$)	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	
Co ($\mu\text{g l}^{-1}$)	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
Cr ($\mu\text{g l}^{-1}$)	1,0	2,0	1,2	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	2,0	
Cu ($\mu\text{g l}^{-1}$)	1,0	1,0	1,0	SLD	SLD	SLD	1,0	3,0	2,0	SLD	3,0	
*Fe ($\mu\text{g l}^{-1}$)	22,0	1100,0	345,5	30,0	157,0	80,8	5,0	348,0	110,4	5,0	1100,0	267,3
Li ($\mu\text{g l}^{-1}$)	1,0	1,0	1,0	SLD	SLD	SLD	1,0	1,0	1,0	SLD	1,0	
*Mn ($\mu\text{g l}^{-1}$)	2,1	33,0	10,5	2,1	3,9	3,1	1,2	4,9	2,4	1,2	33,0	7,9
Mo ($\mu\text{g l}^{-1}$)	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	1,0	1,0	1,0	SLD	1,0	
Ni ($\mu\text{g l}^{-1}$)	2,0	3,0	2,2	2,0	2,0	2,0	SLD	SLD	SLD	SLD	3,0	
Pb ($\mu\text{g l}^{-1}$)	5,0	5,0	5,0	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	SLD	5,0	
*Sr ($\mu\text{g l}^{-1}$)	2,9	43,2	12,6	4,9	8,5	6,2	4,5	48,6	16,0	2,9	48,6	12,9
V ($\mu\text{g l}^{-1}$)	1,0	2,0	1,5	SLD	SLD	SLD	1,0	1,0	1,0	SLD	2,0	
Zn ($\mu\text{g l}^{-1}$)	1,0	6,0	2,1	1,0	2,0	1,5	1,0	1,0	1,0	1,0	6,0	2,0

Note : Min, minimum; Max, maximum; Moy, moyenne; SLD, sous la limite de détection des appareils; DistF, distance de la limite nord des forêts; DistA, distance de la limite nord des arbres; Alt, altitude; Sup, superficie du lac; Bassin, superficie du bassin versant; Prof, profondeur; Trans, transparence (profondeur Secchi); Temp, température; Cond, conductivité électrique; PTN, phosphore total non filtré; PTF, phosphore total dissous filtré; PRS, phosphore réactif soluble; NKT, azote Kjeldahl total; NOP, azote organique particulaire; COP, carbone organique particulaire; COD, carbone organique dissous; CID, carbone inorganique dissous; CHLaN, chlorophylle *a* non corrigée; CHLaC, chlorophylle *a* corrigée.

bouteilles de plastique, à environ 40 cm sous la surface de l'eau. De retour au campement ou au laboratoire de la station de recherche du Centre d'études nordiques (CEN) de Kuujuaaraapik-Whapmagoostui, le pH a été mesuré et une portion de chaque échantillon d'eau a été répartie dans différentes bouteilles, alors que l'autre portion a subi plusieurs filtrations selon les directives d'Environnement Canada (1979). Les échantillons d'eau et de filtrat ont été envoyés à l'Institut National de Recherche des Eaux Intérieures (INREI) à Burlington (Ontario) pour fins d'analyses chimiques (sels nutritifs, ions majeurs, métaux lourds) selon des méthodes standards (Environnement Canada, 1979). De plus, diverses données environnementales (position géographique, altitude, superficie, distance des lacs de la limite nord des arbres) ont été recueillies pour chacun des lacs, à partir de cartes topographiques (échelle de 1:50 000 et 1:2 500 000), de cartes des zones de végétation (Morisset, Payette & Deshayes, 1983; Payette, 1983; Richard, 1987; Payette & Filion, 1993). Enfin, des observations faites sur le terrain ont permis de déterminer le type de couvert végétal du bassin versant des lacs.

Au laboratoire de paléocologie de l'Université Laval, les échantillons de sédiments contenant les diatomées ont été traités suivant des techniques standards (Pienitz, Smol & Birks, 1995; Hay *et al.*, 1997). Des comptages de 500 valves de diatomées à un grossissement de 1000× ont permis d'identifier l'assemblage diatomifère de chacun des 59 lacs.

ANALYSES STATISTIQUES

Toutes les espèces présentes avec une abondance relative d'au moins 1 % dans au moins un lac ont été retenues. Parmi les 516 espèces identifiées, 219 rencontraient ce critère et ont été utilisées dans l'analyse statistique. Ces espèces représentent en moyenne 84 % (minimum de 71 % et maximum de 95 %) du nombre total compté dans chacun des lacs.

Un grand nombre de variables environnementales (un total de 49) a été analysé (Tableau I). Les variables qui ont trait à la végétation du bassin versant ont été entrées en code binaire (valeur de 0 ou de 1) dans la base de données. Afin de rendre les variables comparables, elles ont été transformées pour leur donner une distribution normale en utilisant le logiciel CALIBRATE (version 0.3, Juggins & ter Braak, 1992).

Toutes les ordinations ont été faites à partir de la version 3.12 du logiciel CANOCO (ter Braak, 1988a). Les résultats de l'analyse en composantes principales («principal components analysis») et de l'analyse des correspondances «détendancées» («detrended correspondence analysis») sont présentés dans Fallu (1998). L'analyse canonique des correspondances («canonical correspondence analysis» ou CCA) a été utilisée pour illustrer le patron de distribution des espèces, en plus de montrer les relations entre les espèces et chacune des variables environnementales. La CCA assume que la distribution des espèces face à différentes variables environnementales est unimodale. L'influence des espèces rares a été diminuée dans toutes les ordinations effectuées (ter Braak, 1988a).

Le tri des données effectué a été fait suivant différents ouvrages (Hall & Smol, 1992; Pienitz & Smol, 1993; Pienitz, Smol & Birks, 1995; Allaire, 1997; Hay *et al.*, 1997). Une CCA exploratoire a tout d'abord permis de

détecter les variables environnementales ayant une influence extrême (> 10×) sur certains sites en particulier (Birks, Juggins & Line, 1990). Le facteur d'inflation de la variance (VIF) a aussi été vérifié pour chacune des variables environnementales. Un VIF élevé indique une colinéarité importante. La variable avec le plus haut VIF dans une CCA exploratoire a été retirée; cette étape a été répétée jusqu'à ce que le VIF de toutes les variables soit inférieur à 15. Des CCA contraintes à une seule variable environnementale ont été effectuées afin de déterminer le pourcentage de la variance expliqué par chacune des variables. Le test de permutation de Monte Carlo a permis de sélectionner les variables expliquant une proportion significative de la variance totale (199 permutations sans restriction, $p \leq 0,05$). Les valeurs propres («eigenvalues») (λ) ont aussi été vérifiées. Un rapport élevé du λ du premier axe sur celui du second (λ_1/λ_2) indique que la variance expliquée par le premier axe (contraint) est plus élevée par rapport au second (non contraint) et que la variable est importante pour expliquer la distribution des espèces (ter Braak, 1988b). Une matrice de corrélation de type Pearson (Tableau II) a été réalisée sur la base des données entières, afin de déterminer les variables environnementales fortement corrélées et redondantes avec un test de Bonferroni ($p < 0,01$). Des groupes de variables corrélées ont été formés dans le but de garder une variable pour représenter le groupe, seulement dans le cas où les autres variables en cause n'expliqueraient pas une partie significative de la variance totale.

Une série de CCA partielles (pCCA) a ensuite permis de vérifier si les variables choisies n'expliquaient pas conjointement une même partie de la variance, et que la variance expliquée était indépendante. La variable choisie a été utilisée comme la seule variable environnementale et la seconde variable comme la seule co-variable. En faisant le test de permutation de Monte Carlo (199 permutations, $p \leq 0,05$), il a été possible de déterminer si la variance expliquée par la co-variable était indépendante de celle de la variable. Lorsque les deux variables étaient dépendantes l'une de l'autre, la variable qui expliquait la plus grande partie de la variance dans une CCA avec seulement cette variable était retenue. À la suite de ces tests, des sélections «forward» et le test de permutation de Monte Carlo ont été utilisés dans une CCA (avec toutes les données restantes) pour créer un sous-groupe de variables environnementales qui expliquaient le plus grand pourcentage de la variance, de façon significative et indépendante. Les variables sélectionnées sont celles qui pourront éventuellement être utilisées pour le développement de modèles de reconstitution environnementale.

Plusieurs modèles d'inférence ont été testés dans le but d'obtenir le modèle le plus adéquat pour cette base de données. Le modèle d'inférence (synonyme de fonction de transfert) qui est utilisé dans la version 3.2 du logiciel WACALIB (Line, ter Braak & Birks, 1994) est l'analyse des moyennes pondérées («weighted-averaging» ou WA). Cette technique prend pour acquis que les taxa sont plus abondants quand ils trouvent des conditions optimales (pour une certaine variable). Différents types de WA ont été réalisés afin de déterminer le modèle possédant la meilleure capacité de prédiction et la plus faible erreur, l'erreur étant exprimée comme la racine de l'erreur quadratique moyenne

TABLEAU II. Matrice de corrélation de Pearson contenant 35 variables environnementales (dont celles transformées) et 57 lacs. Les corrélations significatives à $p < 0,01$ sont indiquées par *, basées sur un test de Bonferroni. Voir la légende dans le tableau I

	PTN	PTF	PRS	NKT	NO ₂	CID	COD	Mg	Ca	Na	K	Cl	SO ₄	SiO ₂
PTN	1,00													
PTF	0,70*	1,00												
PRS	0,45	0,76*	1,00											
NKT	0,70*	0,72*	0,52	1,00										
NO ₂	0,29	0,59*	0,82*	0,34	1,00									
CID	0,15	-0,10	-0,42	0,01	-0,36	1,00								
COD	0,48	0,74*	0,89*	0,54*	0,76*	-0,30	1,00							
Mg	0,26	0,09	-0,29	0,20	-0,33	0,89*	-0,20	1,00						
Ca	0,23	0,13	-0,12	0,09	-0,13	0,88*	0,04	0,80*	1,00					
Na	0,12	-0,05	-0,28	0,11	-0,33	0,63*	-0,35	0,71*	0,49	1,00				
K	0,41	0,13	-0,16	0,08	-0,17	0,72*	-0,04	0,73*	0,71*	0,55	1,00			
Cl	0,04	-0,06	-0,23	0,06	-0,28	0,46	-0,36	0,56*	0,34	0,96*	0,40	1,00		
SO ₄	0,53	0,76*	0,78*	0,48	0,66*	0,06	0,73*	0,17	0,32	0,11	0,28	0,09	1,00	
SiO ₂	-0,02	0,31	0,53	-0,03	0,47	-0,10	0,63*	-0,14	0,21	-0,41	-0,02	-0,46	0,45	1,00
CHLaN	0,25	0,16	-0,08	0,15	-0,09	0,24	-0,14	0,28	0,21	0,33	0,18	0,32	0,20	-0,21
CHLaF	0,11	0,12	-0,07	-0,01	-0,06	0,20	-0,15	0,22	0,17	0,22	0,15	0,22	0,19	-0,04
COP	0,60*	0,50	0,38	0,42	0,39	0,06	0,48	0,11	0,23	0,09	0,22	0,07	0,47	0,02
NOP	0,56*	0,53	0,39	0,44	0,39	0,14	0,49	0,21	0,25	0,10	0,27	0,07	0,51	0,04
Al	0,52	0,64*	0,72*	0,49	0,58*	-0,23	0,82*	-0,08	0,00	-0,34	0,05	-0,38	0,60*	0,54*
Ba	0,21	0,29	0,37	0,17	0,26	0,22	0,49	0,19	0,49	-0,15	0,23	-0,23	0,37	0,53
Fe	0,72*	0,76*	0,76*	0,66*	0,55*	-0,11	0,81*	0,06	0,14	-0,10	0,17	-0,13	0,72*	0,43
Mn	0,41	0,56*	0,69*	0,34	0,53	-0,07	0,75*	-0,06	0,23	-0,26	0,13	-0,30	0,56*	0,54*
Sr	0,25	0,14	-0,04	0,12	-0,10	0,82*	0,08	0,77*	0,95*	0,52	0,73*	0,36	0,40	0,26
Lat	-0,11	-0,46	-0,68*	-0,20	-0,61*	0,40	-0,81*	0,39	0,04	0,61*	0,18	0,60*	-0,41	-0,69*
Sup	0,10	0,06	0,04	-0,20	0,11	0,09	0,13	0,08	0,23	-0,15	0,32	-0,21	0,15	0,31
Bassin	0,20	0,40	0,46	0,07	0,45	-0,06	0,53	0,03	0,20	-0,28	0,13	-0,34	0,48	0,63*
Prof	-0,67*	-0,52	-0,40	-0,72*	-0,28	0,05	-0,43	-0,07	-0,02	-0,10	-0,05	-0,08	-0,39	0,17
Trans	-0,78*	-0,74*	-0,70*	-0,71*	-0,56*	0,14	-0,75*	-0,02	-0,07	0,06	-0,10	0,09	-0,65*	-0,25
Temp	0,20	0,43	0,58*	0,50	0,46	-0,30	0,67*	-0,25	-0,09	-0,42	-0,24	-0,44	0,24	0,42
Cond	0,26	0,18	-0,09	0,27	-0,16	0,78*	-0,05	0,82*	0,78*	0,83*	0,65*	0,75*	0,33	-0,12
Boréale	0,27	0,44	0,63*	0,36	0,47	-0,26	0,75*	-0,30	0,02	-0,45	-0,06	-0,49	0,36	0,49
Tfor	-0,27	-0,30	-0,28	-0,18	-0,14	-0,20	-0,23	-0,16	-0,32	-0,14	-0,23	-0,09	-0,39	-0,05
Tarb	-0,12	-0,29	-0,51	-0,28	-0,42	0,42	-0,67*	0,44	0,19	0,59*	0,23	0,60*	-0,14	-0,51
DistF	-0,10	-0,47	-0,66*	-0,21	-0,58*	0,35	-0,79*	0,30	0,01	0,58*	0,17	0,58*	-0,41	-0,69*
DistA	-0,11	-0,48	-0,68*	-0,18	-0,62*	0,38	-0,80*	0,36	0,02	0,58*	0,16	0,57*	-0,44*	-0,70*

	CHLaN	CHLaF	COP	NOP	Al	Ba	Fe	Mn	Sr	Lat	Sup	Bassin	Prof	Trans
CHLaN	1,00													
CHLaF	0,88*	1,00												
COP	0,32	0,15	1,00											
NOP	0,27	0,14	0,92*	1,00										
Al	-0,19	-0,18	0,37	0,42	1,00									
Ba	0,02	0,04	0,21	0,27	0,46	1,00								
Fe	0,03	0,00	0,57*	0,56*	0,71*	0,36	1,00							
Mn	-0,07	-0,07	0,37	0,38	0,66*	0,68*	0,68*	1,00						
Sr	0,17	0,14	0,14	0,16	0,07	0,51	0,20	0,27	1,00					
Lat	0,32	0,24	-0,30	-0,34	-0,69*	-0,56*	-0,52	-0,70*	0,06	1,00				
Sup	-0,03	0,00	0,03	-0,04	0,11	0,20	0,13	0,16	0,24	-0,16	1,00			
Bassin	0,02	0,07	0,14	0,13	0,48	0,47	0,37	0,43	0,24	-0,47	0,74*	1,00		
Prof	-0,28	-0,11	-0,60*	-0,61*	-0,28	-0,12	-0,62*	-0,26	-0,01	0,13	0,14	0,04	1,00	
Trans	-0,13	-0,06	-0,65*	-0,63*	-0,66*	-0,30	-0,89*	-0,60*	-0,11	0,44*	-0,11	-0,34	0,73*	1,00
Temp	-0,45	-0,45	0,06	0,10	0,61*	0,46	0,50	0,57*	-0,05	-0,73*	0,03	0,26	-0,31	-0,46
Cond	0,24	0,16	0,18	0,23	-0,07	0,24	0,13	0,07	0,79*	0,29	-0,03	-0,05	-0,21	-0,10
Boréale	-0,35	-0,41	0,23	0,25	0,61*	0,53	0,53	0,71*	0,07	-0,82*	0,09	0,26	-0,28	-0,46
Tfor	-0,14	-0,09	-0,21	-0,24	-0,03	-0,20	-0,23	-0,22	-0,34	0,16	-0,13	-0,02	0,26	0,18
Tarb	0,48	0,51	-0,11	-0,11	-0,65*	-0,44	-0,43	-0,63*	0,15	0,80*	-0,02	-0,27	0,14	0,38
DistF	0,29	0,20	-0,30	-0,36	-0,70*	-0,61*	-0,51	-0,68*	0,03	0,98*	-0,17	-0,52	0,12	0,42
DistA	0,28	0,18	-0,33	-0,37	-0,68*	-0,55*	-0,52	-0,68*	0,05	0,99*	-0,18	-0,49	0,13	0,43

	Temp	Cond	Boréale	Tfor	Tarb	DistF	DistA
Temp	1,00						
Cond	-0,09	1,00					
Boréale	0,80*	-0,12	1,00				
Tfor	-0,14	-0,31	-0,45	1,00			
Tarb	-0,78*	0,34	-0,80*	-0,17	1,00		
DistF	-0,73*	0,25	-0,77*	0,14	0,75*	1,00	
DistA	-0,69*	0,27	-0,78*	0,18	0,74*	0,98*	1,00

(RMSE). Une WA(tol) a été effectuée dans le but d'accorder un poids supérieur aux espèces démontrant une tolérance plus étroite par rapport à la variable environnementale utilisée (Birks *et al.*, 1990; Birks, 1994). Le type approprié de dé-rétrécissement («deshrinking») a ensuite été choisi. La régression inverse est souvent utilisée parce qu'elle donne un RMSE de prédiction (RMSEP) plus faible que la régression classique. La régression inverse provoque souvent une surestimation des basses valeurs et une sous-estimation des valeurs élevées (ter Braak & Juggins, 1993). Par contre, la régression classique possède un dé-rétrécissement plus puissant parce que les valeurs inférées sont plus éloignées de la moyenne, mais malgré un RMSEP plus élevé la régression classique pourra être plus adéquate (Birks *et al.*, 1990).

Deux autres modèles d'inférence ont été testés, soit la PLS (moindres carrés partiels, «Partial Least Squares regression») et la WA-PLS (moyennes pondérées des moindres carrés partiels, «Weighted Averaging Partial Least Squares regression»). La PLS est une méthode linéaire qui tient compte des résiduels du modèle en les intégrant successivement sous forme de composantes (ter Braak & Juggins, 1993), mais elle est rarement adéquate lorsqu'on traite d'espèces ayant une distribution unimodale par rapport aux variables environnementales. La WA-PLS intègre la PLS à la WA et prend pour acquis que les espèces ont une distribution unimodale. La WA-PLS donne souvent de meilleurs résultats que la WA parce qu'elle utilise les patrons qui subsistent dans les résiduels en les exprimant sous forme de composantes. Ceci diminue le biais et augmente la puissance du modèle (ter Braak & Juggins, 1993). Malgré l'amélioration apportée par la WA-PLS, un certain biais subsiste parce que cette méthode utilise la régression inverse comme type de dé-rétrécissement (ter Braak & Juggins, 1993).

Tous les modèles ont été testés à deux reprises, une première fois avec l'abondance relative des espèces sans transformation et une seconde fois avec la racine carrée de l'abondance relative des espèces. Le modèle choisi a été celui ayant le r^2 le plus élevé et le plus faible RMSEP (Wallack & Goffinet, 1989; ter Braak & Juggins, 1993). Il a aussi été possible de vérifier s'il existait une tendance significative dans les résidus (les valeurs observées soustraites aux valeurs prédites). Le r^2 et le RMSEP des modèles ont été calculés à l'aide du logiciel CALIBRATE (version 0.3, Juggins & ter Braak, 1992) qui utilise la méthode du jackknife pour calculer l'erreur. Le jackknife est une technique de ré-échantillonnage qui permet de retirer consécutivement chacun des échantillons pour l'utiliser comme échantillon-test (ter Braak & Juggins, 1993). La méthode du jackknife est statistiquement plus rigoureuse que le modèle de régression apparent, et les modèles ainsi créés obtiennent donc un RMSEP(jack) plus élevé que le RMSE apparent ainsi qu'un r^2 (jack) plus faible (ter Braak & Juggins, 1993).

Résultats

La base de données initiale comprenait 59 sites, 49 variables environnementales et 516 espèces. À la suite de l'application des critères de sélection d'espèces et de variables environnementales, la base de données a été réduite à 38 variables environnementales et 219 espèces.

Malgré cette réduction du nombre d'espèces et de variables, diverses vérifications statistiques ont été effectuées, afin de déterminer quelles sont les variables qui déterminent le mieux la composition des communautés de diatomées, de façon significative et indépendante (en suivant les étapes mentionnées précédemment). Afin d'enlever l'influence directe des zones de végétation, les 3 variables concernées (Boréale, Tfor et Tarb) ont été traitées comme variables passives. De cette façon, le logiciel a permis d'illustrer l'influence apparente de ces variables par rapport aux sites d'étude et aux assemblages de diatomées. Les variables Lat, DistA et DistF ont été traitées de la même façon. De fait, ces variables ne peuvent pas être utilisées pour créer un modèle, parce qu'elles sont liées à des distances géographiques dans un contexte environnemental qui peut être différent dans d'autres régions de même latitude. Les valeurs de pH ont été retirées à cause d'un mal fonctionnement de l'appareil de mesure. Les valeurs d'altitude ont aussi été éliminées des analyses subséquentes car la région d'étude possède un écart d'altitude négligeable, soit moins de 290 m sur 1100 km. La longitude est une autre variable qui a été supprimée des analyses, parce qu'elle n'avait pas d'importance écologique apparente, alors que la latitude a été retenue comme variable passive pour représenter le gradient nord-sud et les changements éoclimatiques associés.

Plusieurs CCA ont été effectuées afin d'arriver à un modèle adéquat pour la base de données. Les sites 3 et 59 ont tout d'abord été exclus parce qu'ils possédaient tous deux des variables qui avaient une influence extrême ($> 10\times$) sur les assemblages. Puis, cinq variables (Cl, Ca, CID, PRS et Cond) avec un VIF > 15 ont successivement été retirées. Les variables Ba et CHLaC ont été supprimées suite à des CCA contraintes à une seule variable qui ont révélé qu'elles n'expliquaient pas une partie de la variance de façon significative chez les espèces. Une série de pCCA a permis d'identifier les variables qui étaient corrélées de façon significative à d'autres variables ($p < 0,01$ dans un test de Bonferroni) et qui n'expliquaient pas une partie supplémentaire de la variance de façon indépendante. Les variables conservées sont donc celles qui expliquaient une plus grande partie de la variance dans les groupes de variables corrélées. Ces variables sont Mg (corrélé avec K et Sr), COD (corrélé avec Al, Mn et Temp), SO_4 (corrélé avec TPF, Fe, Trans, Mn, COP et NOP), SiO_2 (corrélé avec Bassin) et Prof (corrélé avec NKT et PTN). Chez les variables passives, la variable DistF a été enlevée parce qu'elle était fortement corrélée à la variable DistA. Tout ce filtrage de données a mené à une base de données de 8 variables environnementales (Mg, Na, COD, CHLaN, SO_4 , SiO_2 , Prof et Sup), 219 espèces et 57 lacs. Une CCA a été réalisée à partir de cette base de données et les valeurs propres pour les 4 axes sont $\lambda_1 = 0,48$, $\lambda_2 = 0,29$, $\lambda_3 = 0,19$ et $\lambda_4 = 0,11$. Le pourcentage de la variance expliquée par les deux premiers axes pour la relation entre les espèces et les variables environnementales est de 58,3 %. En ce qui concerne le pourcentage cumulé de variance expliquée chez les espèces, les deux premiers axes donnent 19,3 %. Les sélections «forward» et un test de permutation de Monte Carlo ont permis de sélectionner un ensemble de 7 variables environnementales qui expliquaient une proportion significative ($p \leq 0,05$) de la variance des espèces. Ces variables

sont en ordre décroissant de leur contribution : Mg, SiO₂, SO₄, Prof, COD, Na et Sup.

Une DCA avec 219 espèces a été effectuée sans les sites 3 et 59 qui avaient été retirés de la CCA, afin de rendre les résultats comparables à ceux de la CCA. Le pourcentage de la variance expliqué par les 2 premiers axes était faible (24,3 %), ce qui s'explique par une base de données contenant une grande richesse floristique et un grand nombre de valeurs égales à zéro (Stevenson *et al.*, 1991). Les valeurs propres sont $\lambda_1 = 0,62$ et $\lambda_2 = 0,23$. La longueur du gradient est 4,2 pour le premier axe et 2,4 pour le second, ce qui confirme la distribution unimodale des espèces.

Les valeurs propres des deux premiers axes sont inchangées lorsqu'on effectue une CCA avec seulement les 7 variables choisies par les sélections «forward» (Figures 2 et 3). À elles seules, ces 7 variables expliquent (pour les deux premiers axes) 60,9 % de la variance pour la relation entre les espèces et les variables environnementales et 19,2 % de la variance chez les espèces. Le λ_1 des deux CCA ($\lambda_1 = 0,48$) est assez comparable à celui de la DCA

($\lambda_1 = 0,62$). Ceci signifie qu'une grande partie de la variance des espèces est expliquée par les variables qui ont été sélectionnées. L'importance du premier axe a été confirmée par un test de permutation de Monte Carlo (999 permutations; $p = 0,001$).

L'axe 1 de la CCA semble être relié à la latitude (Figure 2). Les sites situés dans les quadrants de droite représentent les lacs du sud caractérisés par de fortes concentrations en matières en suspension (COD). Les sites de la toundra arbustive sont situés à la gauche de l'ordination. Cette partie de l'ordination correspond aux valeurs élevées en Mg et en Na qui sont dues à la proximité de la côte de la Baie d'Hudson qui exerce une légère influence marine. Certains sites de la toundra forestière se trouvent dans le centre de l'ordination, avec des valeurs intermédiaires en matières en suspension et en Mg. Plusieurs sites plus profonds se trouvent près de la variable Prof. La distribution des espèces par rapport aux lacs et aux variables environnementales est illustrée à la Figure 3. Le numéro correspondant à chacune des espèces est indiqué à l'Annexe I. Les lacs de la forêt sont composés d'espèces planctoniques et benthiques qui sont majoritairement acidiphiles. Parmi les espèces planctoniques, on trouve *Asterionella formosa* (31), *Melosira arentii* (133), *Tabellaria flocculosa* (216) et, plus particulièrement, les espèces du genre *Aulacoseira* [e.g., *A. ambigua* (36), *A. canadensis* (37), *A. crassipunctata* (38), *A. distans* (39)]. Les espèces benthiques sont, quant à elles, principalement représentées par les genres *Eunotia* [e.g., *E. bidentula* (79), *E. exigua* (81), *E. faba* (82), *E. hemicyclus* (83), *E. incisa* (85), *E. meisteri* (87), *E. microcephala* (88), *E. naegelii* (89)] et *Pinnularia* [e.g., *P. sp. [aff. gibbiformis]* (204)]. Les lacs oligotrophes de la toundra arbustive se distinguent par de petites espèces benthiques appartenant aux genres *Achnanthes* [e.g., *A. laterostrata* (16), *A. levanderi* (17), *A. peragalli* (22), *A. pusilla* (23)], *Fragilaria* [e.g., *F. leptostauron* (115), *F. pinnata* var. *intercedens* (121), *F. pinnata* (123), *F. pseudoconstruens* (125)] et *Navicula* [e.g., *N. jaernefeltii* (155)].

Plusieurs changements dans la composition floristique ont été observés entre les sites d'échantillonnage. Tout d'abord, les espèces présentes dans la partie méridionale du transect sont de plus grande taille que celles dans le nord, qu'elles soient benthiques ou planctoniques. Ensuite, les communautés du sud montrent un plus grand pourcentage d'espèces planctoniques que celles du nord. Les communautés benthiques au nord de la limite des arbres sont dominées par les espèces du genre *Fragilaria*, ce qui confère au lac une plus faible diversité. Ces tendances ont été remarquées dans plusieurs études qui se situent de part et d'autre de la limite des arbres (Pienitz, Smol & Birks, 1995; Rühland, 1996; Allaire, 1997; Laing, Pienitz & Smol, 1999). Une autre tendance remarquée, qui n'est pas nécessairement présente dans d'autres études, est de trouver des espèces surtout alcaliphiles au nord et acidiphiles au sud. Le nombre de frustules fragmentés diminue considérablement du sud vers le nord, ce qui explique que les comptages représentant les sites du sud contiennent un plus grand nombre d'espèces non identifiées. Une prédation accrue dans le sud (productivité plus élevée) pourrait être la cause de ce haut degré de fragmentation.

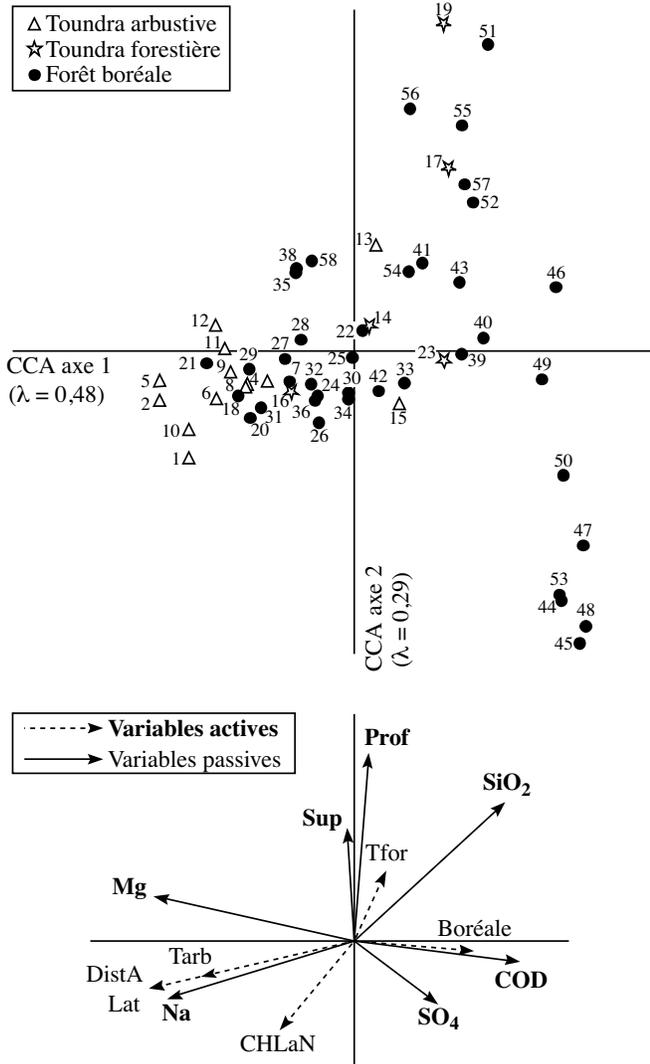


FIGURE 2. Ordination des sites pour la CCA incluant 57 lacs, 7 variables environnementales et 219 espèces.

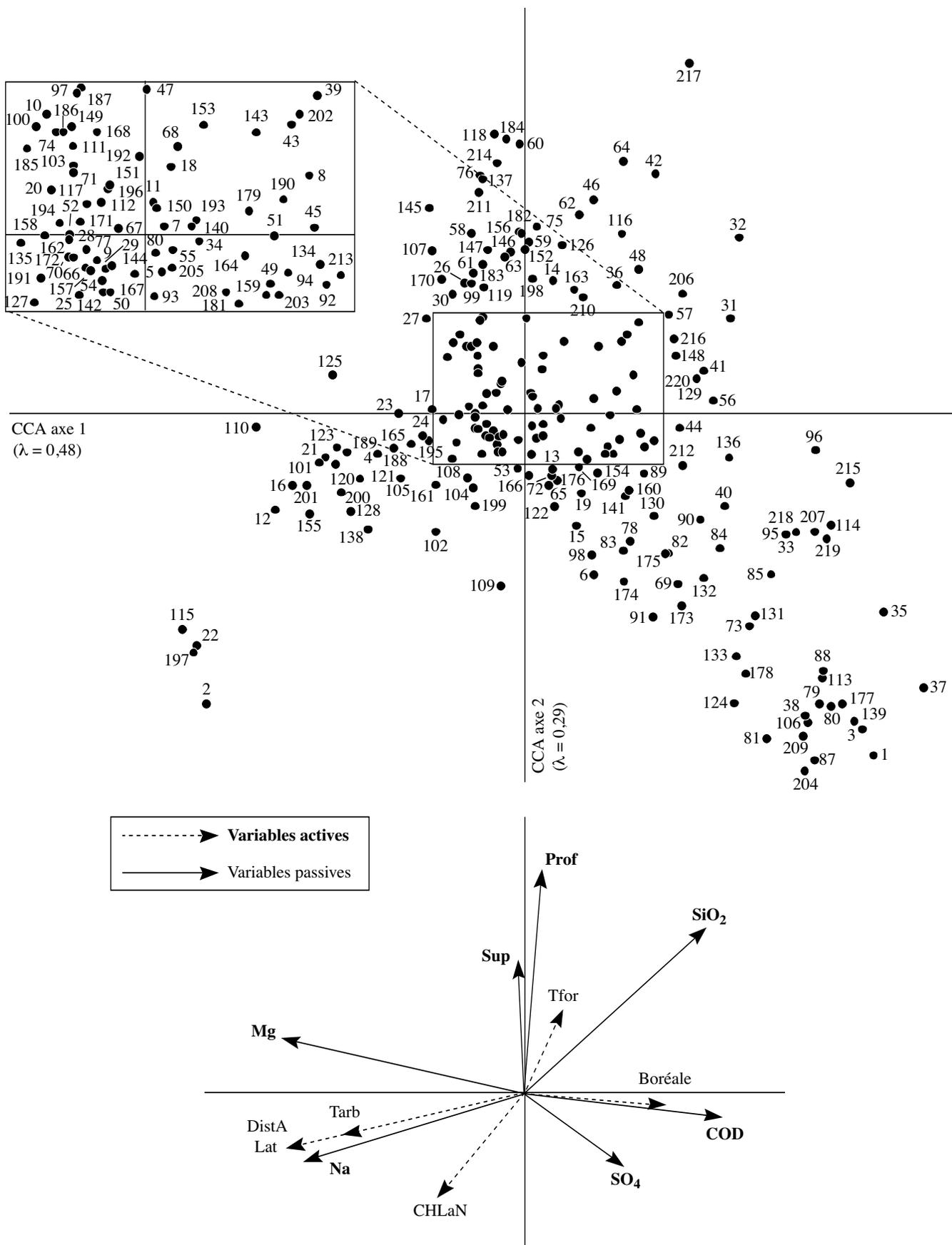


FIGURE 3. Ordination des espèces pour la CCA incluant 57 lacs, 7 variables environnementales et 219 espèces.

Des 49 variables environnementales initiales, 7 se sont avérées appropriées pour le développement de modèles d'inférence. Parmi ces variables, celles qui expliquent la plus grande partie de la variance dans une CCA où elles sont la seule variable environnementale sont Mg (9,2 %), Na (7,6 %), SiO₂ (7,6 %) et COD (7,0 %). Les variables avec un rapport λ_1/λ_2 élevé sont Mg (0,83), Na (0,68) et COD (0,58), ce qui signifie qu'on peut créer des modèles d'inférence à partir des variables Mg, Na et COD. Les autres pourraient aussi être utilisées pour le développement de modèles d'inférence (en particulier SiO₂, SO₄ et Prof), mais avec moins de rigueur statistique. Le COD a été choisi parce qu'il est d'un intérêt spécial quant à la reconstitution des conditions paléo-optiques des écosystèmes lacustres (Vincent & Pienitz, 1996; Pienitz & Vincent, 2000).

De tous les modèles testés, les trois composantes de la WA-PLS avec la racine carrée des espèces donnent les meilleurs résultats pour le COD (Tableau III). Puisque ce modèle prédisait une concentration en COD très différente de celle observée au site 18, ce dernier a été retiré. La Figure 4 illustre la régression et les résidus du meilleur modèle. Le modèle semble posséder une tendance à surestimer les faibles valeurs en COD et à sous-estimer les plus hautes valeurs (tel que discuté à la section «Analyse statistique»). Aucune tendance n'est, par contre, perçue dans les résidus (Figure 4).

Discussion

LE CARBONE ORGANIQUE DISSOUS

Le COD contenu dans les lacs a deux origines. Une partie du COD est autochtone et provient surtout de la production primaire dans le lac, alors que l'autre est allochtone et provient des eaux de ruissellement du bassin versant (Wetzel, 1992; Schindler *et al.*, 1996). La concentration du COD lacustre est déterminée par la végétation du bassin versant, les sols et l'hydrologie (Curtis & Schindler, 1997; Hinton, Schiff & English, 1997; Reinikaine & Hyvärinen, 1997), ainsi que par les réactions photochimiques et la dégradation microbienne dans la colonne d'eau (Miller & Moran, 1997).

TABLEAU III. Résultats des tests des différents modèles (les valeurs en caractères gras sont celles les plus élevées pour les r^2 et les plus faibles pour les RMSEP)

		Espèces non transformées		Racine carrée des espèces	
		Classique	Inverse	Classique	Inverse
WA	r^2	0,50	0,49	0,55	0,54
	RMSEP	0,17	0,14	0,16	0,14
WA(tol)	r^2	0,55	0,55	0,60	0,59
	RMSEP	0,14	0,14	0,13	0,13
PLS 2 composantes	r^2		0,52		
	RMSEP		0,17		
PLS 3 composantes	r^2				0,73
	RMSEP				0,11
WA-PLS 3 composantes	r^2		0,71		0,77
	RMSEP		0,11		0,10
WA-PLS 3 composantes (sans le site 18)	r^2				0,81
	RMSEP				0,09

Dans le cas de notre étude, la corrélation significative entre le COD et le bassin versant et tous les éléments qui en découlent (Tableaux I et II) suggère que les concentrations de COD dans ces lacs nordiques sont en grande partie contrôlées par les apports en provenance du bassin versant. Ceci correspond aux données obtenues d'autres lacs des régions de haute latitude en Amérique du Nord comme, par exemple, du Labrador (Engstrom, 1987), de l'Alaska (incluant le lac Toolik) (Kling *et al.*, 1991), du Yukon (Pienitz *et al.*, 1997a), des Territoires du Nord-Ouest (Pienitz *et al.*, 1997b) et du delta du Mackenzie (Ramlal *et al.*, 1994).

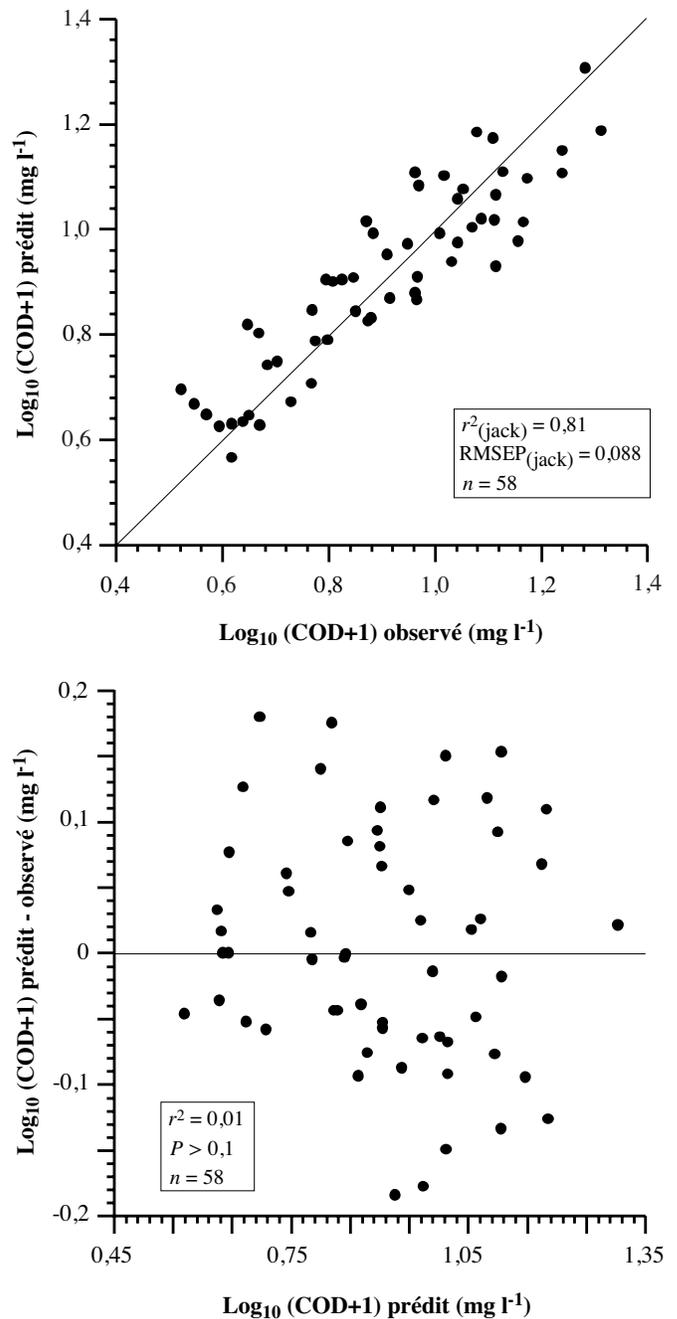


FIGURE 4. Régression et résidus des 3 composantes de la WA-PLS avec la racine carrée des espèces.

Le COD présent dans les lacs a une grande influence sur les communautés aquatiques des zones tempérées (Schindler *et al.*, 1996; Williamson *et al.*, 1996) et subarctiques (Vincent & Pienitz, 1996). Il contrôle la disponibilité de la lumière pour la photosynthèse de deux façons, l'une directe, en atténuant le rayonnement photosynthétiquement actif (Vincent & Roy, 1993; Morris *et al.*, 1995; Schindler *et al.*, 1996) et l'autre indirecte, en influençant le réchauffement et le régime de stratification des couches de surface (Vincent & Pienitz, 1996; Scully, 1998). Il a récemment été suggéré qu'une diminution des concentrations de COD dû à un réchauffement climatique, à une sécheresse et à l'acidification anthropique des eaux, aurait un effet plus important que les dommages causés par la diminution de la couche d'ozone (Schindler *et al.*, 1996; Yan *et al.*, 1996). La diminution des concentrations en COD (Schindler *et al.*, 1996) pourrait permettre une augmentation de la pénétration du rayonnement UV-B reconnu pour avoir un effet négatif direct et indirect sur les communautés aquatiques (Vincent & Roy, 1993). Un seuil de 4 mg l⁻¹ a été établi pour les concentrations en COD, seuil sous lequel une faible diminution en COD peut mener vers des changements d'exposition majeurs aux UV chez les organismes aquatiques (Vincent & Pienitz, 1996; Laurion, Vincent & Lean, 1997). La Figure 5 situe les lacs du présent transect, de part et d'autre de la limite des arbres, selon leur concentration en COD. Les lacs situés au sud de la limite des arbres (forêt boréale et toundra forestière) possèdent des concentrations de COD variant entre 2,7 et 19,4 mg l⁻¹ (moyenne : 9,2 mg l⁻¹), alors que ceux situés dans la toundra arbustive ont des concentrations inférieures à 5,6 mg l⁻¹ (moyenne : 3,7 mg l⁻¹) (Tableau I). Les concentrations en COD sont très fortement corrélées avec la latitude ($r = 0,80$) et inversement corrélées avec la transparence ($r = -0,79$) (Tableau II), démontrant ainsi que l'eau des lacs devient de plus en plus transparente vers le nord. D'autres transects montrent les mêmes tendances dans différentes régions nordiques comme, par exemple, dans le Nord-Ouest canadien (Pienitz, Smol & Lean, 1997a,b), en Sibérie (Laing, Pienitz & Smol, 1999) et en Europe (Kingston & Birks, 1990; Stevenson *et al.*, 1991). Ces résultats confirment la grande sensibilité des lacs des zones écotonales subarctiques aux changements du rayonnement UV et aux effets des variations climatiques sur l'hydrologie et la végétation de leur bassins versants (Vincent & Pienitz, 1996; Vincent, Laurion & Pienitz, 1998).

Dans le présent transect, le COD représente un groupe de variables composé de l'aluminium, du manganèse, du phosphore réactif soluble et de la température. Les concentrations élevées en Al et en Mn peuvent provenir des eaux de ruissellement acidifiées par des concentrations élevées en H₂SO₄. Les concentrations en PRS sont elles aussi influencées par les apports venants des eaux de ruissellement. La température est bien corrélée avec le COD, parce que les concentrations en COD sont plus élevées dans le sud, où les températures de l'eau et de l'air ambiant sont aussi plus élevées. Selon la CCA (Figure 3), un grand nombre d'espèces semblent être présentes dans les lacs possédant de fortes concentrations en COD. On y trouve, par exemple, *Aulacoseira* sp. 3, *A. distans* var. *nivalis*, *A. lirata* var. *perglabra* f. *floriniae*, *Eunotia* sp. 1, *E. naegelii*, *E. praeurupta*, *E. seminulum*, *Fragilaria lata*, *Navicula* sp. 20, *Pinnularia*

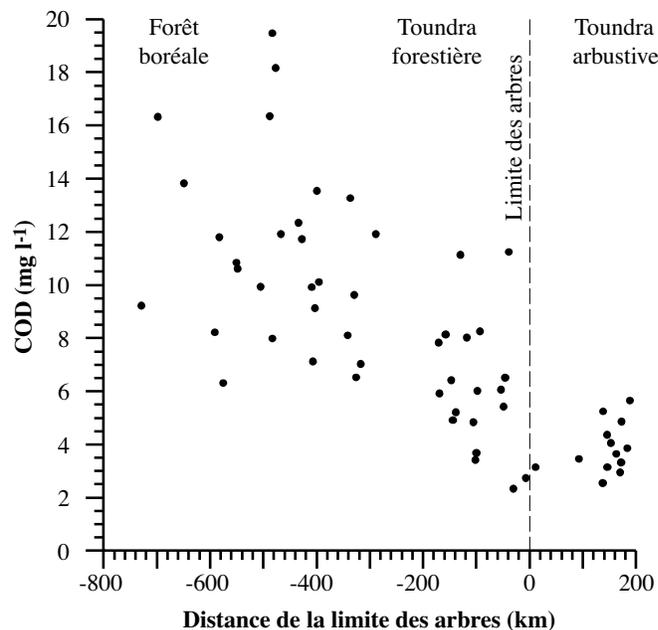


FIGURE 5. Concentrations en COD des 59 lacs en fonction de leur distance de la limite nord des arbres.

silvatica, *Stenopterobia delicatissima*, *S. densestriata* et *Tabellaria binalis* var. *elliptica*. L'emplacement de ces espèces dans l'ordination peut aussi être dû aux faibles concentrations de Mg, le Mg étant inversement corrélé au COD.

PATRONS FLORISTIQUES

Plusieurs espèces de la région d'étude ont aussi été identifiées dans d'autres régions subarctiques; au Labrador (Allaire, 1997), au Yukon (Pienitz, 1993), dans les Territoires du Nord-Ouest (Pienitz, 1993; Rühland, 1996) et en Fennoscandie (Weckström, Korhola & Blom, 1997a). En harmonisant les résultats taxinomiques de l'étude actuelle aux autres travaux, il a été possible de classer certaines espèces selon différentes catégories. Plusieurs espèces du transect actuel pourraient être classées caractéristiques des eaux colorées de la forêt boréale, telles *Eunotia exigua*, *E. praeurupta*, *Frustulia rhomboides* var. *crassinervia* et *Neidium ampliatum* (Pienitz, 1993). En plus d'avoir été recensée en eaux colorées (Pienitz, 1993), *Navicula subtilissima* a aussi été observée en eaux plus acides (Weckström, Korhola & Blom, 1997a). *Actinella punctata* (Weckström, Korhola & Blom, 1997a), ainsi que *Aulacoseira distans* var. *tenella*, *A. perglabra*, *A. perglabra* var. *floriniae*, *Eunotia hemicyclus*, *E. incisa*, *E. seminulum*, *Fragilaria lata* et *Navicula schmassmannii* (Allaire, 1997) sont toutes des espèces qui semblent surtout occuper les milieux plus acides. Pienitz (1993) a également recensé *Asterionella formosa* et *Tabellaria flocculosa* dans des eaux plus chaudes. À l'opposé, certaines espèces semblent être typiques des milieux nordiques, telles *Amphora inariensis* (Rühland, 1996), *Caloneis bacillum*, (Pienitz, 1993; Rühland, 1996), *Cyclotella rossii* (Pienitz, 1993), *Cymbella gaeumannii* (Allaire, 1997) et *Navicula seminulum* (Rühland, 1996; Allaire, 1997). De manière plus spécifique, plusieurs espèces vont surtout se trouver dans des eaux froides : *Achnanthes didyma* et *Fragilaria pinnata* (Weckström, Korhola & Blom, 1997a), ainsi que *Achnanthes levanderi*,

Fragilaria pseudoconstruens et *Pinnularia balfouriana* (Pienitz, 1993). Chez *Achnanthes laterostrata* (Weckström, Korhola & Blom, 1997a), *Fragilaria construens* var. *venter* et *F. pinnata* var. *intercedens* (Rühland, 1996), il semble que la présence de l'espèce soit plutôt influencée par une alcalinité élevée. La distance géographique qui sépare chacun des transects subarctiques ne semble pas toujours provoquer des différences dans la composition floristique. Il est intéressant de constater que la flore est grandement similaire d'une région à l'autre. De plus, on observe qu'un grand nombre de ces espèces possèdent les mêmes préférences écologiques.

POTENTIEL DU MODELE DU COD

Certaines espèces de diatomées peuvent avoir un potentiel indicateur élevé. Ces taxa deviennent utiles lorsqu'on veut qualifier rapidement un environnement dans lequel on les trouve en abondance. Le modèle a permis de déterminer l'optimum et la tolérance au COD de chacune de ces espèces. L'optimum le plus élevé est de 16,24 mg l⁻¹ (*Achnanthes sp.11*) et le plus faible est de 2,51 mg l⁻¹ (*Eunotia sp. 15*) (Annexe I). Leur position extrême ne leur permet pas nécessairement d'être de bons indicateurs. Les espèces peuvent être plus ou moins sensibles aux variations des concentrations de COD. C'est plutôt la tolérance qui permet de quantifier la sensibilité des espèces. L'espèce ayant une faible tolérance aux variations des concentrations de COD peut être utilisée pour estimer les concentrations de COD à l'endroit où on la trouve. Il faut toutefois être prudent, car une faible tolérance peut aussi être due au fait que l'espèce occupe peu de sites, alors qu'une espèce trouvée seulement dans deux lacs de concentration similaire en COD aura une faible tolérance apparente. Sur la base de toutes ces constatations, Stevenson *et al.* (1991) ont établi trois critères pour détecter les espèces indicatrices : (i) plus de 10 % de la variance du taxon doit être expliquée par la variable utilisée dans une CCA contrainte à cette variable; (ii) la tolérance du taxon doit être inférieure à la moyenne de la tolérance de tous les taxa (dans la WA la plus performante) et (iii), le taxon doit être présent dans un nombre minimum de 10 lacs. Plusieurs études ont été basées sur ces critères afin d'identifier des espèces indicatrices (Kingston & Birks, 1990; Pienitz, Smol & Birks, 1995; Weckström, Korhola & Blom, 1997b). Ces critères ont été appliqués sur la base de données déterminée par le meilleur modèle (log₁₀[COD + 1], racine carrée des espèces et 52 lacs). Une CCA avec seulement le COD a permis de déterminer le pourcentage de variance expliqué par le premier axe (ter Braak, 1990) et de choisir les taxa obéissant au premier critère. Le modèle déjà créé a fourni les valeurs nécessaires

pour sélectionner les espèces obéissant au deuxième et au troisième critères. Dix-sept taxa ont pu ainsi être qualifiés de taxa indicateurs qui sont présentés au tableau IV. Cinq espèces sont indicatrices de faibles concentrations en COD, alors que les autres sont indicatrices de valeurs en COD légèrement supérieures à la valeur moyenne des concentrations du transect à l'étude (7,2 mg l⁻¹).

D'autres modèles d'inférence ont été développés à partir du COD. Un des modèles est présenté par Kingston & Birks (1990) pour l'Amérique du Nord (projet PIRLA) et l'autre par Stevenson *et al.* (1991) pour l'Europe (projet SWAP). En ce qui concerne les régions subarctiques, le seul modèle (Pienitz & Smol, 1993) provient d'une région située près de Yellowknife, dans les Territoires du Nord-Ouest. Le tableau V montre que le modèle de la présente étude est celui qui possède les plus grands écarts de concentration en COD (2,3-19,4 mg l⁻¹). Le RMSEP est similaire à celui des autres études (même s'il n'a pas été calculé de la même façon), tandis que le degré de corrélation est considérablement plus élevé.

Les espèces indicatrices identifiées précédemment (Tableau IV) peuvent être comparées à celles de Stevenson *et al.* (1991), étant donné l'utilisation des mêmes critères. Deux espèces sont communes aux deux modèles, soit *Aulacoseira distans* var. *tenella* et *Achnanthes pusilla*. Les optima estimés par Stevenson *et al.* (1991) chez ces deux espèces sont respectivement 9,93 mg l⁻¹ (tolérance de 2,91 mg l⁻¹)

TABLEAU IV. Liste des 17 taxa indicateurs choisis selon les trois critères de Stevenson *et al.* (1991) avec leur optimum, leur tolérance, le nombre de sites où elles sont présentes et le pourcentage de leur variance expliquée par le COD

Espèces	Optimum	Tolérance	Nombre de sites avec l'espèce	% var. COD
<i>Pinnularia balfouriana</i>	4,17	1,44	13	12,8
<i>Fragilaria pseudoconstruens</i>	4,64	1,44	18	17,8
<i>Nitzschia fonticola</i>	5,13	1,41	31	20,1
<i>Navicula pseudoscutiformis</i>	5,29	1,43	34	21,3
<i>Achnanthes pusilla</i>	5,39	1,46	30	11,6
<i>Aulacoseira ambigua</i>	9,00	1,45	37	15,9
<i>Achnanthes impexiformis</i>	9,44	1,43	22	12,2
<i>Stenopterobia delicatissima</i>	9,61	1,44	25	18,0
<i>Eunotia iatricaensis</i>	9,95	1,46	17	16,6
<i>Aulacoseira distans</i> var. <i>tenella</i>	10,01	1,38	19	12,3
<i>Asterionella formosa</i>	10,07	1,31	25	11,6
<i>Frustulia rhomboides</i>	10,80	1,43	30	17,9
<i>Eunotia sp. 1</i>	11,73	1,26	10	12,9
<i>Melosira arentii</i>	12,34	1,33	11	12,6
<i>Pinnularia sp. 1</i>	12,44	1,36	11	11,3
<i>Eunotia microcephala</i>	13,07	1,30	11	16,8
<i>Eunotia bidentula</i>	13,10	1,29	11	13,4

TABLEAU V. Comparaison du modèle d'inférence actuel avec deux autres modèles déjà publiés

Études	Actuelle	Pienitz & Smol, 1993	Stevenson <i>et al.</i> , 1991
Nombre d'échantillons	58	22	123
Type de modèle	WA-PLS 3 comp.	WA	WA
Type de dé-rétrécissement	Inverse	Classique	Inverse
Minimum et maximum	2,3 - 19,4 mg l ⁻¹	1,6 - 9,1 mg l ⁻¹	0,1 - 11,6 mg l ⁻¹
Moyenne	7,4 mg l ⁻¹	4,3 mg l ⁻¹	3,2 mg l ⁻¹
RMSEP	1,23 mg l ⁻¹ (jack)	1,48 mg l ⁻¹ (boot)	1,58 mg l ⁻¹ (boot)
Coefficient de corrélation (r)	0,90	0,81	0,84

et 5,90 mg l⁻¹ (tolérance de 2,23 mg l⁻¹). Ces valeurs sont presque identiques à celles de la présente étude (Tableau IV). Kingston & Birks (1990) ont fait une révision des espèces considérées indicatrices de la présence d'acides humiques. Des 14 espèces énumérées, on trouve *Aulacoseira ambigua* et *Frustulia rhomboides* qui sont aussi indicatrices de la présence de COD dans le présent transect.

LIMITES DU MODELE

Pour obtenir de bons résultats, il serait préférable d'utiliser ce modèle dans la région de l'échantillonnage, c'est-à-dire dans le nord-ouest du Québec, en Jamésie-Hudsonie. Il pourra prédire des concentrations en COD situées à l'intérieur des extrêmes du modèle, soit entre 2,3 et 19,4 mg l⁻¹. Dans le cas où on voudrait appliquer le modèle sur des assemblages de diatomées fossiles préservées dans des carottes longues d'autres régions, il serait indiqué d'étudier des lacs reposant sur le même type de substrat rocheux, ce dernier étant en grande partie responsable des éléments lessivés et entraînés par les eaux de ruissellement. Il est aussi important que les échantillons fossiles renferment une flore similaire à celle utilisée pour créer le modèle. Des différences considérables au niveau floristique entraîneront une faible capacité du modèle à prédire les concentrations anciennes de COD.

La prochaine étape sera d'effectuer l'échantillonnage de carottes longues le long de ce transect et d'appliquer le modèle de reconstitution de la concentration en COD sur des assemblages de diatomées fossiles. Lorsque le modèle du COD sera utilisé, il faudra être conscient de la signification exacte de la variable COD. Tel que vu précédemment, le COD représente un groupe de variables corrélées entre elles. La variance expliquée de la répartition des espèces par les variables Al, Mn, PRS et Temp est captée à l'intérieur de la variance expliquée par le COD. Malgré que le COD explique la plus grande partie de la variance parmi ces variables, il est important de tenir compte des autres variables lors de l'interprétation des résultats d'une reconstitution. Les fluctuations de la concentration en COD coïncident donc avec celles des concentrations de Al, Mn et PRS, ainsi qu'avec la température de l'eau.

D'autres modèles pourraient être développés à partir des résultats de la présente étude. Le Mg, le Na, le SO₄, le SiO₂ et la Prof seraient probablement les variables les plus intéressantes à utiliser. Le Mg représenterait le CID (et l'alcalinité ou le pH de l'eau), et le Na la conductivité électrique de l'eau. Le SO₄ et le SiO₂ permettraient de reconstituer les apports en provenance du bassin versant, différents de ceux du COD. La profondeur du lac pourrait aussi être estimée et permettre de reconstituer les fluctuations du niveau de l'eau dans le passé. L'analyse d'autres fossiles présents dans les carottes longues serait intéressante afin de connaître les fluctuations de la température de l'eau (e.g., chironomides) et d'identifier le type de végétation présente dans le bassin versant du lac (e.g., macrorestes, pollen). En associant l'information obtenue par différents fossiles dans des carottes sédimentaires à différents modèles de reconstitution à partir des diatomées, il sera possible de reconstituer de façon directe et indirecte les fluctuations environnementales et climatiques du Québec subarctique.

Remerciements

Cette étude a été rendue possible grâce à la participation de plusieurs acteurs sur le plan logistique et financier, soit le Centre d'études nordiques, le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et le Fonds pour la formation des chercheurs et l'aide à la recherche (FCAR) par le biais de subventions attribuées à R. Pienitz, le ministère des Affaires indiennes et David Lean de l'Institut National de Recherche des Eaux Intérieures pour l'analyse chimique des échantillons d'eau. Nous remercions N. Allaire et P. Tremblay pour l'aide dans les travaux de terrain. Nous sommes très reconnaissant envers H. J. B. Birks pour ses précieux conseils statistiques. Nous remercions S. Juggins et C. J. F. ter Braak pour l'accessibilité d'une version non publiée de leur logiciel CALIBRATE. Des commentaires sur des versions antérieures de ce manuscrit faits par un évaluateur anonyme et Y. Prairie, ainsi que par S. Campeau, J.-M. Gagné et W. Vincent ont grandement été appréciés.

Références

- Allaire, N., 1997. Relation entre les assemblages de diatomées et les variables environnementales de 70 lacs du Labrador et résultats préliminaires d'une étude paléolimnologique du lac Hope Simpson. Thèse M. A., Université Laval, Québec.
- Birks, H. J. B., 1994. The importance of pollen and diatom taxonomic precision in quantitative palaeoenvironmental reconstructions. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 83: 107-117.
- Birks, H. J. B., S. Juggins & J. M. Line, 1990. Lake surface-water chemistry reconstruction from palaeoecological data. Pages 301-311 in B. J. Mason (ed.). *The Surface Waters Acidification Programme*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Birks, H. J. B., J. M. Line, S. Juggins, A. C. Stevenson & C. J. F. ter Braak, 1990. Diatoms and pH reconstruction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 327: 263-278.
- Curtis, P. J. & D. W. Schindler, 1997. Hydrologic control of dissolved organic matter in low-order Precambrian Shield lakes. *Biogeochemistry*, 36: 125-138.
- Engstrom, D. R., 1987. Influence of vegetation and hydrology on the humus budgets of Labrador lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44: 1306-1314.
- Environment Canada, 1979. *Analytical Methods Manual*. Inland Water Directorate, Water Quality Branch, Ottawa, Ontario.
- Environment Canada, 1989. *Ecoclimatic regions of Canada, first approximation*. *Ecological Land Classification Series*, no. 23, Ecoregions Working Group, Ottawa, Ontario.
- Environnement Canada, 1993. *Normales climatiques au Canada, Québec 1961-1990*. Service de l'environnement atmosphérique, Ottawa, Ontario.
- Fallu, M.-A., 1998. Distribution des diatomées d'eau douce en Jamésie-Hudsonie, Québec et développement d'un modèle de reconstitution paléoclimatique. Thèse M. A., Université Laval, Québec.
- Glew, J., 1991. Miniature gravity corer for recovering short sediment cores. *Journal of Paleolimnology*, 5: 285-287.
- Hall, R. I. & J. P. Smol, 1992. A weighted-averaging regression and calibration model for inferring total phosphorus concentration from diatoms in British Columbia (Canada) lakes. *Freshwater Biology*, 27: 417-434.
- Hay, M. B., J. P. Smol, K. J. Pipke & L. F. W. Lesack, 1997. A diatom-based paleohydrological model for the Mackenzie delta, Northwest Territories, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 29: 430-444.

- Hinton, M. J., S. L. Schiff & M. C. English, 1997. The significance of storms for the concentration and export of dissolved organic carbon from two Precambrian Shield catchments. *Biogeochemistry*, 36: 67-88.
- Juggins, S. & C. J. F. ter Braak, 1992. CALIBRATE – A program for species-environmental calibration by [weighted-averaging] partial least squares regression. Environmental Change Research Centre, University College London, London.
- Kingston, J. C. & H. J. B. Birks, 1990. Dissolved organic carbon reconstruction from diatom assemblages in PIRLA project lakes, North America. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 327: 279-288.
- Kling, G. W., G. W. Kipphut & M. C. Miller, 1991. Arctic lakes and streams as gas conduits to the atmosphere: Implications for tundra carbon budgets. *Science*, 251: 298-301.
- Korsman, T., I. Renberg & N. J. Anderson, 1994. A palaeolimnological test of the influence of Norway spruce (*Picea abies*) immigration on lake-water acidity. *The Holocene*, 4: 132-140.
- Laing, T. E., R. Pienitz & J. P. Smol, 1999. Freshwater diatom assemblages from 23 lakes located near Norilsk, Siberia: A comparison with assemblages from other circumpolar treeline regions. *Diatom Research*, 14: 285-305.
- Landry, B. & M. Mercier (ed.), 1992. *Notions de géologie*. 3^e édition, Modulo éditeur, Mont-Royal, Québec.
- Laurion, I., 1997. La pénétration de la radiation solaire ultraviolette dans la colonne d'eau et ses effets sur la communauté phytoplanctonique lacustre. Thèse Ph. D., Université Laval, Québec.
- Laurion, I., W. F. Vincent & D. R. Lean, 1997. Underwater ultraviolet radiation: Development of spectral models for northern high latitude lakes. *Photochemistry and Photobiology*, 65: 107-114.
- Lavoie, C. & S. Payette, 1994. Recent fluctuations of the lichen-spruce forest limit in subarctic Québec. *Journal of Ecology*, 82: 725-734.
- Line, J. M., C. J. F. ter Braak & H. J. B. Birks, 1994. WACALIB version 3.3: A computer program to reconstruct environmental variables from fossil assemblages by weighted averaging and to derive sample-specific errors of prediction. *Journal of Paleolimnology*, 10: 147-152.
- MacDonald, G. M., T. W. D. Edwards, K. A. Moser, R. Pienitz & J. P. Smol, 1993. Rapid response of treeline vegetation and lakes to past climate warming. *Nature*, 361: 243-246.
- Miller, W. L. & M. A. Moran, 1997. Interaction of photochemical and microbial processes in the degradation of refractory dissolved organic matter from a coastal marine environment. *Limnology & Oceanography*, 42: 1317-1324.
- Morris, D. P., H. Zagarese, C. E. Williamson, E. G. Balseiro, B. R. Hargreaves, B. Modernutti, R. Moeller & C. Queimalinos, 1995. The attenuation of solar UV radiation in lakes and the role of dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography*, 40: 1381-1391.
- Morisset, P., S. Payette & J. Deshayes, 1983. The vascular flora of the northern Québec-Labrador peninsula: Phytogeographical structure with respect to the tree-line. *In* Morisset, P. & S. Payette (ed.). *Tree-line Ecology*, Nordicana, 47: 141-151.
- Payette, S., 1983. The forest tundra and present tree-lines of the northern Québec-Labrador peninsula. *In* Morisset, P. & S. Payette (ed.). *Tree-line Ecology*, Nordicana, 47: 3-23.
- Payette, S. & L. Filion, 1993. Holocene water-level fluctuations of a subarctic lake at the tree-line in northern Québec. *Boreas*, 22: 7-14.
- Pienitz, R., 1993. Paleoclimate proxy data inferred from freshwater diatoms from the Yukon and the Northwest Territories. Thèse Ph.D., Queen's University, Kingston, Ontario.
- Pienitz, R. & J. P. Smol, 1993. Diatom assemblages and their relationship to environmental variables in lakes from the forest-tundra ecotone near Yellowknife, Northwest Territories, Canada. *Hydrobiologia*, 269/270: 391-404.
- Pienitz, R. & W. F. Vincent, 2000. Greater effects of climate change than ozone depletion on UV exposure in subarctic lakes. *Nature* (sous presse).
- Pienitz, R., J. P. Smol & H. J. B. Birks, 1995. Assessment of freshwater diatoms as quantitative indicators of past climatic change in the Yukon and Northwest Territories, Canada. *Journal of Paleolimnology*, 13: 21-49.
- Pienitz, R., J. P. Smol & D. R. S. Lean, 1997a. Physical and chemical limnology of 59 lakes located between the southern Yukon and the Tuktoyaktuk Peninsula, Northwest Territories (Canada). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 330-346.
- Pienitz, R., J. P. Smol & D. R. S. Lean, 1997b. Physical and chemical limnology of 24 lakes located between Yellowknife and Contwoyto Lake, Northwest Territories (Canada). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 347-358.
- Pienitz, R., J. P. Smol & G. M. MacDonald, 1999. Paleolimnological reconstruction of Holocene climatic trends from two boreal treeline lakes, Northwest Territories, Canada. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 31: 82-93.
- Ramlal, P. S., R. H. Hesslein, R. E. Hecky, E. J. Fee, J. W. M. Rudd & S. J. Guildford, 1994. The organic carbon budget of a shallow arctic tundra lake on the Tuktoyaktuk Peninsula, NWT, Canada: Arctic lake carbon budget. *Biogeochemistry*, 24: 145-172.
- Reinikaine, J. & H. Hyvärinen, 1997. Humic- and fulvic-acid stratigraphy of the holocene sediments from a small lake in Finnish Lapland. *The Holocene*, 7: 401-407.
- Richard, P. J. H., 1987. Le couvert végétal au Québec-Labrador et son histoire postglaciaire. Notes et documents, Université de Montréal, Département de géographie, no. 87-01, Montréal, Québec.
- Richard, P. J. H., A. Larouche & M. A. Bouchard, 1982. Âge de la déglaciation finale et histoire postglaciaire de la végétation dans la partie centrale du Nouveau-Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 36: 63-90.
- Rühland, K., 1996. Assessing the use of diatom assemblages as paleoenvironmental proxies in the Slave and Bear geological provinces, NWT, Canada. Thèse M. Sc., Queen's University, Kingston, Ontario.
- Schindler, D. W., 1998. A dim future for boreal waters and landscapes. *Bioscience*, 48: 157-164.
- Schindler, D. W., P. J. Curtis, B. R. Parker & M. P. Stainton, 1996. Consequence of climatic warming and lake acidification for UV-B penetration in North American boreal lakes. *Nature*, 379: 705-708.
- Scully, N. M., 1998. Les effets de la radiation ultraviolette et des facteurs hydrodynamiques sur les processus photobiochimiques des écosystèmes aquatiques. Thèse Ph. D., Université Laval, Québec.
- Stevenson, A. C., S. Juggins, H. J. B. Birks, D. S. Anderson, N. J. Anderson, R. W. Battarbee, F. Berge, R. B. Davis, R. J. Flower, E. Y. Haworth, V. J. Jones, J. C. Kingston, A. M. Kreiser, J. M. Line, M. A. R. Munro & I. Renberg, 1991. The Surface Water Acidification Project Paleolimnology Programme: Modern Diatom/Lake-Water Chemistry Data. ENSIS Publishing, London.
- ter Braak, C. J. F., 1988a. CANOCO – A Fortran program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Agricultural Mathematics Group, Report LWA-88-02, Wageningen.

- ter Braak, C. J. F., 1988b. Partial canonical correspondence analysis. Pages 551-558 *in* H. H. Bock (ed.). *Classification and Related Methods of Data Analysis*. Elsevier Science Publishers B.V., North-Holland, Amsterdam.
- ter Braak, C. J. F. (ed.), 1990. Update Notes: CANOCO version 3.10. Agricultural Mathematics Group, Wageningen.
- ter Braak, C. J. F., 1994. Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Écoscience*, 1: 127-140.
- ter Braak, C. J. F. & S. Juggins, 1993. Weighted averaging partial least squares regression (WA-PLS): An improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages. *Hydrobiologia*, 269/270: 485-502.
- Vincent, W. F. & S. Roy, 1993. Solar ultraviolet-B radiation and aquatic primary production: Damage, protection, and recovery. *Environmental Review*, 1: 1-12.
- Vincent W. F. & R. Pienitz, 1996. Sensitivity of high-latitude freshwater ecosystems to global change: Temperature and solar ultraviolet radiation. *Geoscience Canada*, 23: 231-236.
- Vincent, W.F., I. Laurion & R. Pienitz, 1998. Arctic and Antarctic lakes as optical indicators of global change. *Annals of Glaciology*, 27: 691-696.
- Wallach, D. & B. Goffinet, 1989. Mean squared error of prediction as a criterion for evaluating and comparing system models. *Ecological Modelling*, 44: 299-306.
- Williamson, C. E., R. S. Stemberger, D. P. Morris, T. M. Frost & S. G. Paulsen, 1996. Ultraviolet radiation in the North American lakes: Attenuation estimates from DOC measurements and implications for plankton communities. *Limnology & Oceanography*, 41: 1024-1034.
- Weckström, J., A. Korhola & T. Blom, 1997a. The relationship between diatoms and water temperature in thirty subarctic Fennoscandian lakes. *Arctic and Alpine Research*, 29: 75-92.
- Weckström, J., A. Korhola & T. Blom, 1997b. Diatoms as quantitative indicators of pH and water temperature in subarctic Fennoscandian lakes. *Hydrobiologia*, 347: 171-184.
- Wetzel, R. G., 1992. Gradient-dominated ecosystems: Sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwater ecosystems. *Hydrobiologia*, 229: 181-198.
- Yan, N. D., W. Keller, N. M. Scully, D. R. S. Lean & P. J. Dillon, 1996. Increased UV-B penetration in a lake owing to drought-induced acidification. *Nature*, 381: 141-143.

ANNEXE I. Optima et tolérances des espèces (219) par rapport aux concentrations du COD estimés à partir d'une WA, ainsi que le nombre de lacs où l'espèce a été trouvée et le N2 de Hill. Les espèces sont classées selon leur optima

N°	Code du taxon	Nom du taxon	WA Opt.	WA Tol.	Lacs	N2 de Hill
3	ACHSP11	<i>Achnanthes</i> sp. 11	16,24	1,32	2	1,6
37	AULCANA	<i>Aulacoseira canadensis</i>	16,16	1,29	6	4,1
177	NAVSUCH	<i>Navicula suchlandtii</i>	14,81	1,37	5	3,1
139	NAVSP03	<i>Navicula</i> sp. 3	14,70	1,37	6	4,3
1	ACTPUNC	<i>Actinella punctata</i>	14,24	1,30	4	3,6
134	MELNYGA	<i>Aulacoseira</i> sp. [aff. <i>nygaardii</i>]	14,11	1,26	6	5,6
34	AULSP05	<i>Aulacoseira</i> sp. 5	13,67	1,16	3	2,8
204	PINGIBI	<i>Pinnularia</i> sp. [aff. <i>gibbiformis</i>]	13,48	1,35	3	3,0
76	DIPSMDI	<i>Diploneis smithii</i> var. <i>dilatata</i>	13,41	1,26	3	2,3
211	STAMITH	<i>Stauroneis smithii</i>	13,34	1,25	3	2,8
113	FRAHUTU	<i>Fragilaria hungarica</i> var. <i>tumida</i>	13,21	1,34	7	5,6
106	FRACONS	<i>Fragilaria constricta</i>	13,20	1,34	7	5,6
38	AULCRAS	<i>Aulacoseira crassipunctata</i>	13,14	1,30	9	7,8
215	TABBINA	<i>Tabellaria binalis</i> var. <i>elliptica</i>	13,11	1,32	8	6,8
79	EUNBIDE	<i>Eunotia bidentula</i>	13,10	1,29	11	8,8
88	EUNMICR	<i>Eunotia microcephala</i>	13,07	1,30	11	9,2
80	EUNBIMU	<i>Eunotia bilunaris</i> var. <i>mucophila</i>	13,05	1,31	7	5,9
219	SP00002	<i>Fragilaria</i> sp. 11	12,75	1,38	4	3,8
209	PINSP01	<i>Pinnularia</i> sp. 1	12,44	1,36	11	8,2
114	FRALATA	<i>Fragilaria lata</i>	12,36	1,39	8	6,8
133	MELAREN	<i>Melosira arentii</i>	12,34	1,33	11	8,6
87	EUNMEIS	<i>Eunotia meisteri</i>	12,20	1,43	8	5,6
35	AULSP09	<i>Aulacoseira</i> sp. 9	11,93	1,54	4	3,3
95	EUNSEMI	<i>Eunotia seminulum</i>	11,76	1,60	12	10,0
96	EUNSP01	<i>Eunotia</i> sp. 1	11,73	1,26	10	8,4
124	FRAPSCA	<i>Fragilaria</i> sp. [aff. (?nov) spec. Nr. 4 Julma Ölkky]	11,58	1,43	3	2,4
207	PINSILV	<i>Pinnularia silvatica</i>	10,94	1,98	5	4,0
81	EUNEXIG	<i>Eunotia exigua</i>	10,89	1,42	5	3,8
73	CYMSHUB	<i>Cymbella</i> sp. [aff. <i>shubartii</i>]	10,81	1,47	19	15,8
131	FRURHOM	<i>Frustulia rhomboides</i>	10,80	1,43	30	19,2
184	NITACIC	<i>Nitzschia acicularis</i>	10,64	1,17	4	3,1
32	ASTSP01	<i>Asterionella</i> sp. 1	10,60	1,46	1	1,0
85	EUNINCI	<i>Eunotia incisa</i>	10,50	1,57	15	13,6
83	EUNHEMI	<i>Eunotia hemicyclus</i>	10,36	1,44	6	4,7
57	CALBRAN	<i>Caloneis</i> sp. [aff. <i>branderii</i>]	10,23	1,12	5	4,2
137	NAVSP28	<i>Navicula</i> sp. 28	10,20	1,43	3	2,6
152	NAVEGRE	<i>Navicula</i> sp. [aff. <i>egregia</i>]	10,20	1,55	3	2,8
48	AULSP02	<i>Aulacoseira</i> sp. 2	10,15	1,27	7	6,1
129	FRUSP01	<i>Frustulia</i> sp. 1	10,10	1,46	1	1,0
220	SP00004	<i>Navicula</i> sp. 36	10,10	1,46	1	1,0
31	ASTFORM	<i>Asterionella formosa</i>	10,07	1,31	25	17,7
42	AULDITE	<i>Aulacoseira distans</i> var. <i>tenella</i>	10,01	1,38	19	14,0
84	EUNIATR	<i>Eunotia iatriaensis</i>	9,95	1,46	17	15,9
90	EUNNYMA	<i>Eunotia nymanniana</i>	9,91	1,53	7	6,4
136	NAVSP20	<i>Navicula</i> sp. 20	9,81	1,30	2	2,0
40	AULDINI	<i>Aulacoseira distans</i> var. <i>nivalis</i>	9,77	1,60	6	5,1
140	NAVSP04	<i>Navicula</i> sp. 4	9,75	1,58	12	10,8
118	FRAPARA	<i>Fragilaria parasitica</i>	9,72	1,55	3	2,9
163	NAVNANA	<i>Naviculadicta nana</i>	9,70	1,39	12	10,9
122	FRAPILA	<i>Fragilaria pinnata</i> var. <i>lancettula</i>	9,67	1,52	18	16,6
107	FRACOBI	<i>Fragilaria construens</i> var. <i>binodis</i>	9,62	1,79	6	3,9
212	STEDELI	<i>Stenopterobia delicatissima</i>	9,61	1,44	25	22,3
98	FRABINO	<i>Fragilaria</i> sp. 9	9,60	1,46	1	1,0
148	NAVDIFF	<i>Navicula difficillima</i>	9,56	1,21	14	11,1
206	PINPULV	<i>Pinnularia pluviana</i>	9,53	1,18	5	3,4
72	CYMNAVI	<i>Cymbella naviculiformis</i>	9,52	1,13	6	5,3
14	ACHIMPX	<i>Achnanthes impexiformis</i>	9,44	1,43	22	16,6
75	DIPOCUL	<i>Diploneis</i> sp. [aff. <i>oculata</i>]	9,35	1,56	11	9,8
145	NAVCRYC	<i>Navicula cryptocephala</i>	9,34	1,57	6	5,0
178	NAVTEMU	<i>Navicula tenuicephala</i>	9,30	1,68	3	2,6
174	NAVSOMU	<i>Navicula soehrensensis</i> var. <i>muscolola</i>	9,30	1,46	7	6,1
56	CALBACI	<i>Caloneis bacillum</i>	9,08	1,46	6	5,5
173	NAVSOHA	<i>Navicula soehrensensis</i> sp. [aff. var. <i>hassiacia</i>]	9,05	1,70	6	5,5
36	AULAMBI	<i>Aulacoseira ambigua</i>	9,00	1,45	37	29,0
92	EUNPRAE	<i>Eunotia praeurpta</i>	8,97	1,58	17	15,5
166	NAVPSVE	<i>Navicula pseudoventralis</i>	8,96	1,39	8	7,2
198	NITSP01	<i>Nitzschia</i> sp. 1	8,95	1,37	8	6,5
109	FRADELI	<i>Fragilaria delicatissima</i>	8,94	1,08	2	1,6
39	AULDIST	<i>Aulacoseira distans</i>	8,91	1,58	34	26,5

ANNEXE I. (suite)

N°	Code du taxon	Nom du taxon	WA Opt.	WA Tol.	Lacs	N2 de Hill
44	AULPEFL	<i>Aulacoseira lirata</i> var. <i>perglabra</i> f. <i>floriniae</i>	8,84	1,65	39	28,6
78	EUNARCL	<i>Eunotia arculus</i>	8,74	1,49	19	16,8
91	EUNPAUN	<i>Eunotia pectinalis</i> var. <i>undulata</i>	8,73	1,38	5	4,2
11	ACHFLEX	<i>Achnanthes flexella</i>	8,72	1,39	8	7,1
168	NAVPU5	<i>Sellaphora pupula</i> Morphotype Nr. 5 Mittersee	8,69	1,43	12	11,0
182	NITSP05	<i>Nitzschia</i> sp. 5	8,64	1,37	3	2,8
213	STEDENS	<i>Stenopterobia densestriata</i>	8,62	1,52	14	12,5
116	FRANANA	<i>Fragilaria nanana</i>	8,54	1,28	5	3,0
193	NITPALE	<i>Nitzschia palea</i>	8,42	1,41	30	25,8
105	FRACAVA	<i>Fragilaria capucina</i> var. <i>vaucheriae</i>	8,37	1,08	3	3,0
217	UROERIE	<i>Urosolenia eriensis</i>	8,31	1,37	5	3,9
154	NAVINDI	<i>Navicula</i> sp. [aff. <i>indifferens</i>]	8,31	1,57	28	23,2
47	AULSP01	<i>Aulacoseira</i> sp. 1	8,30	1,62	6	5,4
210	STANEOH	<i>Stauroneis neohyalina</i>	8,29	1,45	27	23,0
132	FRURHSA	<i>Frustulia rhomboides</i> var. <i>saxonica</i>	8,27	1,79	21	17,1
190	NITGRAC	<i>Nitzschia gracilis</i>	8,27	1,44	31	24,6
102	FRACAAU	<i>Fragilaria capucina</i> sp. [aff. var. <i>austriaca</i>]	8,21	1,32	2	1,6
69	CYMHEBR	<i>Cymbella hebridica</i>	8,15	1,74	20	17,1
89	EUNNAEG	<i>Eunotia naegelii</i>	8,13	1,62	21	19,0
94	EUNRHYN	<i>Eunotia rhynchocephala</i>	8,08	1,36	14	12,8
119	FRAPIBI	<i>Fragilaria</i> sp. [aff. <i>pinnata</i>]	8,05	1,15	4	3,5
60	CYCMICH	<i>Cyclotella michiganiana</i>	8,01	1,29	3	2,8
82	EUNFABA	<i>Eunotia faba</i>	8,01	1,71	15	13,2
33	AULSP03	<i>Aulacoseira</i> sp. 3	8,00	1,46	1	1,0
218	SP00001	<i>Fragilaria</i> sp. 10	8,00	1,46	1	1,0
175	NAVSUBT	<i>Navicula parasubtilissima</i>	7,99	1,70	28	23,2
111	FRAFAME	<i>Fragilaria famelica</i>	7,98	1,32	15	12,9
58	CALMOLA	<i>Caloneis</i> sp. [aff. <i>molaris</i>]	7,96	1,49	2	1,9
49	BRABREB	<i>Brachysira brebissonii</i>	7,94	1,55	29	21,1
143	NAVCOCC	<i>Navicula cocconeiformis</i>	7,94	1,45	24	21,5
216	TABFLOC	<i>Tabellaria flocculosa</i>	7,94	1,55	54	38,5
183	NITSP06	<i>Nitzschia</i> sp. 6	7,93	1,71	3	2,6
130	FRURHCR	<i>Frustulia rhomboides</i> var. <i>crassinervia</i>	7,86	1,64	36	28,8
46	AULSUBA	<i>Aulacoseira subarctica</i>	7,81	1,36	14	12,2
126	FRATENE	<i>Fragilaria tenera</i>	7,72	1,34	7	5,8
147	NAVDETE	<i>Navicula detenta</i>	7,62	1,63	10	8,6
43	AULLIRA	<i>Aulacoseira lirata</i>	7,61	1,57	20	17,2
214	SURBOHE	<i>Surirella bohemia</i>	7,61	2,24	2	1,8
160	NAVMEDE	<i>Navicula mediocris</i>	7,61	1,67	35	31,3
159	NAVLEPT	<i>Navicula leptostriata</i>	7,61	1,53	39	32,8
181	NEIAMPL	<i>Neidium ampliatum</i>	7,61	1,50	24	22,9
117	FRANEOP	<i>Fragilaria</i> sp. [aff. <i>neoproducta</i>]	7,60	1,36	11	10,2
30	AMPINAR	<i>Amphora inariensis</i>	7,55	1,62	7	6,4
146	NAVCRYT	<i>Navicula cryptotenella</i>	7,51	1,36	5	3,6
202	PINBRAA	<i>Pinnularia brauniana</i>	7,41	1,44	6	5,1
41	AULDINO	<i>Aulacoseira distans</i> var. <i>nivaloides</i>	7,40	1,61	16	12,0
5	ACHALTA	<i>Achnanthes altaica</i>	7,38	1,43	9	7,9
7	ACHCARI	<i>Achnanthes carissima</i>	7,28	1,33	12	10,4
6	ACHBIAS	<i>Achnanthes</i> sp. [aff. <i>biasolettiana</i>]	7,26	1,42	6	4,5
161	NAVMINI	<i>Navicula minima</i>	7,25	1,38	19	15,9
151	NAVDISJ	<i>Navicula disjuncta</i>	7,23	1,58	18	16,3
164	NAVOBSO	<i>Navicula obsoleta</i>	7,16	1,70	9	7,2
153	NAVHALO	<i>Navicula</i> sp. [aff. <i>halophiloides</i>]	7,14	1,44	6	4,8
208	PINSUBG	<i>Pinnularia subgibba</i>	7,12	1,68	12	10,7
50	BRAFOLL	<i>Brachysira follis</i>	7,10	1,46	1	1,0
104	FRACAPE	<i>Fragilaria capucina</i> var. <i>perminuta</i>	7,09	1,35	13	10,7
203	PINDIMA	<i>Pinnularia divergentissima</i> var. <i>martinii</i>	7,07	1,86	4	3,9
187	NITDISS	<i>Nitzschia dissipata</i>	7,03	1,54	8	6,7
15	ACHKUEL	<i>Achnanthes kuelbsii</i>	7,03	1,45	6	5,5
51	BRAGARR	<i>Brachysira garrensis</i>	7,01	1,69	15	12,5
64	CYCSTEL	<i>Cyclotella stelligera</i>	7,01	1,55	28	17,2
13	ACHHELV	<i>Achnanthes helvetica</i>	6,97	1,20	4	3,7
8	ACHCHLI	<i>Achnanthes chlidanos</i>	6,96	1,55	18	15,9
45	AULPERG	<i>Aulacoseira lirata</i> var. <i>perglabra</i>	6,96	1,75	27	22,0
196	NITRECT	<i>Nitzschia recta</i>	6,95	1,39	19	16,5
199	NITSP03	<i>Nitzschia</i> sp. 3	6,91	1,31	5	4,1
65	CYMSP04	<i>Cymbella</i> sp. 4	6,86	1,48	3	2,8
99	FRABREV	<i>Fragilaria brevistriata</i>	6,82	1,59	29	19,7
205	PINMES3	<i>Pinnularia mesolepta</i> morphotype 3	6,80	1,64	38	33,3
112	FRAFASC	<i>Fragilaria</i> sp. [aff. <i>fasciculata</i>]	6,79	1,58	10	8,3

ANNEXE I. (suite)

N°	Code du taxon	Nom du taxon	WA Opt.	WA Tol.	Lacs	N2 de Hill
141	NAVAGRE	<i>Navicula agrestis</i>	6,77	1,83	13	10,5
179	NAVVENT	<i>Navicula</i> sp. [aff. <i>ventralis</i>]	6,74	1,64	13	12,1
74	CYMSILE	<i>Cymbella silesiaca</i>	6,73	1,50	10	8,8
93	EUNRHOM	<i>Eunotia</i> sp. [aff. <i>rhomboidea</i>]	6,63	1,53	8	7,2
19	ACHMAN3	<i>Achnanthes</i> sp. [aff. spec. Nr. 3 Julma Ölkky cf. <i>marginulata</i>]	6,62	1,93	6	5,1
100	FRABRPA	<i>Fragilaria brevistriata</i> sp. [aff. var. <i>papillosa</i>]	6,62	1,58	20	17,6
62	CYCPSEU	<i>Cyclotella pseudostelligera</i>	6,58	1,52	36	22,9
158	NAVLAEV	<i>Navicula laevis</i>	6,54	1,57	15	14,0
108	FRACOVE	<i>Fragilaria construens</i> var. <i>venter</i>	6,51	1,50	30	23,1
144	NAVCOEL	<i>Navicula cocconeiformis</i> fo. <i>elliptica</i>	6,45	1,55	26	23,5
22	ACHPERG	<i>Achnanthes peragalli</i>	6,41	1,43	2	1,6
128	FRASPO1	<i>Fragilaria</i> sp. 1	6,40	1,29	5	4,5
194	NITPERC	<i>Nitzschia perminuta</i> f. 1	6,39	1,52	32	27,6
29	AMPKIEG	<i>Amphipleura kriegiana</i>	6,32	1,53	9	7,8
191	NITINCO	<i>Nitzschia</i> sp. [aff. <i>inconspicua</i>]	6,32	1,32	8	6,3
167	NAVPUPI	<i>Sellaphora pupula</i> Morphotyp Nr. 7 Mittersee	6,31	1,60	22	19,2
25	ACHSUBA	<i>Achnanthes subatomoides</i>	6,30	1,45	30	24,8
54	BRANEO2	<i>Brachysira neoexilis</i> Morphotype II	6,29	1,53	29	21,1
142	NAVBRYO	<i>Navicula bryophila</i>	6,29	1,58	26	22,5
138	NAVSP01	<i>Navicula</i> sp. 1	6,26	1,24	9	8,2
192	NITLIEB	<i>Nitzschia liebetruthii</i>	6,25	1,47	11	8,8
24	ACHROSS	<i>Achnanthes rossii</i>	6,23	1,49	16	14,8
170	NAVSEMO	<i>Navicula seminuloides</i>	6,22	1,58	12	9,4
10	ACHDYDI	<i>Achnanthes didyma</i>	6,11	1,56	12	10,8
70	CYMINCE	<i>Cymbella incerta</i>	6,11	1,44	10	9,4
157	NAVKUEL	<i>Navicula kuelbsii</i>	6,10	1,55	24	19,2
127	FRAVIEX	<i>Fragilaria virescens</i> var. <i>exigua</i>	6,10	1,54	53	40,7
71	CYMMINU	<i>Cymbella minuta</i>	6,03	1,59	17	15,7
162	NAVMINU	<i>Navicula</i> sp. [aff. <i>minuscula</i>]	5,98	1,50	10	9,2
68	CYMGRAC	<i>Cymbella gracilis</i>	5,92	1,50	31	27,5
180	NAVVITI	<i>Navicula vitiosa</i>	5,87	1,56	18	14,0
59	CYBOLE	<i>Cyclotella bodanica</i> var. aff. <i>lemanica</i>	5,84	1,57	24	19,5
150	NAVDIGU	<i>Navicula digitulus</i>	5,83	1,47	10	8,8
103	FRACAGR	<i>Fragilaria capucina</i> var. <i>gracilis</i>	5,80	1,37	4	3,5
20	ACHMINU	<i>Achnanthes minutissima</i>	5,80	1,50	49	42,7
12	ACHGRAN	<i>Achnanthes</i> sp. [aff. <i>grana</i>]	5,77	1,26	4	3,6
18	ACHMARG	<i>Achnanthes marginulata</i>	5,76	1,55	37	30,9
101	FRACAPU	<i>Fragilaria capucina</i>	5,75	1,47	7	6,4
2	ACHSP07	<i>Achnanthes</i> sp. 7	5,73	1,15	3	2,3
169	NAVSCHM	<i>Navicula schmassmannii</i>	5,73	1,68	19	15,6
171	NAVSEMU	<i>Navicula seminulum</i>	5,72	1,51	32	25,7
172	NAVSUBM	<i>Navicula</i> sp. [aff. <i>submuralis</i>]	5,71	1,55	24	19,8
9	ACHCURT	<i>Achnanthes</i> sp. [aff. <i>curtissima</i>]	5,68	1,55	39	32,9
16	ACHLATE	<i>Achnanthes laterostrata</i>	5,53	1,35	4	3,8
123	FRAPINN	<i>Fragilaria pinnata</i>	5,46	1,49	42	28,2
186	NITBRYO	<i>Nitzschia bryophila</i>	5,44	1,37	7	6,1
23	ACHPUSI	<i>Achnanthes pusilla</i>	5,39	1,46	30	25,7
121	FRAPIIN	<i>Fragilaria pinnata</i> var. <i>intercedens</i>	5,35	1,36	18	12,2
21	ACHOEST	<i>Achnanthes oestrupii</i>	5,31	1,37	8	7,1
165	NAVSSC	<i>Navicula pseudoscutiformis</i>	5,29	1,43	34	29,9
185	NITBACI	<i>Nitzschia bacillum</i>	5,17	1,62	9	8,5
188	NITFONT	<i>Nitzschia fonticola</i>	5,13	1,41	31	25,3
28	ACHSP02	<i>Achnanthes</i> sp. 2	5,13	1,44	9	8,4
155	NAVJAER	<i>Navicula jaernefeltii</i>	5,07	1,39	17	13,0
26	ACHSUCH	<i>Achnanthes suchlandtii</i>	5,07	1,41	12	10,8
67	CYMGAEU	<i>Cymbella gaeumannii</i>	5,06	1,54	32	23,2
195	NITPERN	<i>Nitzschia perminuta</i> f. 2	5,05	1,53	28	23,8
197	NITVALD	<i>Nitzschia valdestriata</i>	4,97	1,28	7	4,8
200	NITSP04	<i>Nitzschia</i> sp. 4	4,95	1,60	3	2,4
97	FRASPO5	<i>Fragilaria</i> sp. 5	4,90	1,46	1	1,0
17	ACHLEVA	<i>Achnanthes levanderi</i>	4,89	1,52	26	22,7
115	FRALEPT	<i>Fragilaria leptostauron</i>	4,78	1,19	3	2,5
4	ACHACAR	<i>Achnanthes</i> sp. [aff. <i>acares</i>]	4,77	1,36	3	2,7
55	BRASP01	<i>Brachysira</i> sp. 1	4,69	1,79	10	7,0
52	BRAINTE	<i>Brachysira intermedia</i>	4,66	1,74	4	3,0
125	FRAPSCO	<i>Fragilaria pseudoconstruens</i>	4,64	1,44	18	13,3
189	NITFRU2	<i>Nitzschia frustulum</i> fo. 1 PISCES	4,59	1,35	4	3,0
53	BRANEO1	<i>Brachysira neoexilis</i> Morphotype 1	4,52	1,70	5	3,7
135	NAVNR01	<i>Naviculadicta</i> sp. [aff. Nr. 1 Weinfelder Maar]	4,44	1,41	9	8,1
120	FRAPIAC	<i>Fragilaria pinnata</i> var. <i>acuminata</i>	4,31	1,28	10	6,2

ANNEXE I. (conclusion)

N°	Code du taxon	Nom du taxon	WA Opt.	WA Tol.	Lacs	N2 de Hill
156	NAVKRAS	<i>Navicula krasskei</i>	4,18	2,21	3	2,4
201	PINBALF	<i>Pinnularia balfouriana</i>	4,17	1,44	13	10,8
176	NAVSUB2	<i>Navicula subtilissima</i>	4,14	1,96	3	2,4
149	NAVDIGO	<i>Navicula</i> sp. [aff. <i>digituloides</i>]	3,80	1,25	4	3,4
63	CYCROSS	<i>Cyclotella rossii</i>	3,56	1,33	12	8,9
110	FRAELLI	<i>Fragilaria elliptica</i>	3,42	1,12	4	3,7
27	ACHSP01	<i>Achnanthes</i> sp. 1	3,24	1,12	7	6,0
66	CYMCESA	<i>Cymbella cesatii</i>	3,20	1,58	4	3,5
61	CYCOCEL	<i>Cyclotella ocellata</i>	2,99	1,11	7	5,3
77	EUNSP15	<i>Eunotia</i> sp. 15	2,51	1,08	2	2,0