



HAL
open science

Contribution à l'étude hydrobiologique du lac Studer : écologie du phytoplancton et production primaire îles Kerguelen, Terres australes et antarctiques françaises

Philippe Maire

► **To cite this version:**

Philippe Maire. Contribution à l'étude hydrobiologique du lac Studer : écologie du phytoplancton et production primaire îles Kerguelen, Terres australes et antarctiques françaises. Ecologie, Environnement. Université Paul Verlaine - Metz, 1985. Français. NNT : 1985METZ011S . tel-01775685

HAL Id: tel-01775685

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01775685v1>

Submitted on 24 Apr 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

THESE

présentée à

L'UNIVERSITE DE METZ

en vue d'obtenir le titre de

DOCTEUR DE 3^o CYCLE D'ECOLOGIE

par

Philippe MAIRE



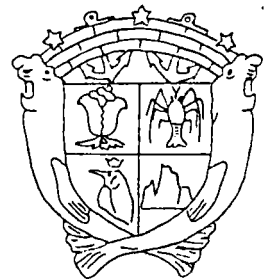
CONTRIBUTION A L'ETUDE
HYDROBIOLOGIQUE
DU LAC STUDER

écologie du phytoplancton et production primaire

ILES KERGUELEN

TERRES AUSTRALES ET
ANTARCTIQUES FRANCAISES

soutenue publiquement devant la commission d'examen
le



MEMBRES DU JURY

Président
Examineurs

M. M. NOURISSON
M. J. C. PIHAN
M. G. BERTRU
M. J. F. PIERRE
M. B. MORLET

Professeur, Université de METZ
Professeur, Université de METZ
Maitre de conférence, Université de RENNES I
Maitre de conférence, Université de NANCY I
Chef de la mission de recherches des T.A.A.F.

Invité

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE - METZ	
N° inv	19850225
Cote	S1M3 85/11
Loc	Magasin

AVANT PROPOS

Le présent travail a été préparé et réalisé dans le cadre du laboratoire de physiologie végétale - hydrobiologie de l'Université de RENNES, dirigé par le Professeur VILLERET.

Le travail de terrain a été conduit, de décembre 1974 à février 1976, comme une mission scientifique accomplie au titre de mon service national comme volontaire à l'aide technique, assumé par l'Administration de TERRES AUSTRALES et ANTARCTIQUES FRANCAISES.

Les aléas et obligations professionnelles ont mis pour un temps ce travail en sommeil. L'information objective qu'il contient méritait cependant de sortir des archives à l'usage de ceux qui se pencheront ultérieurement sur le même objet.

Il me serait difficile de remercier nominativement chacun de ceux qui ont concouru à ce travail, ainsi que tous ceux qui ont promu et encadré ce projet, participé à sa réalisation scientifique, logistique et humaine, supporté dans tous les sens du terme son accomplissement.

Qu'ils trouvent ici l'expression de ma fidèle et très profonde gratitude.

SOMMAIRE

1 - INTRODUCTION

1-1 Présentation du territoire

- 1-1-1 Historique et mission actuelle
- 1-1-2 Situation de l'Archipel
- 1-1-3 Le domaine subantarctique
- 1-1-4 Le climat
- 1-1-5 La faune
- 1-1-6 La flore
- 1-1-7 Géologie
- 1-1-8 Géographie de l'Archipel
- 1-1-9 Hydrographie

1-2 Recherches hydrobiologiques

- 1-2-1 Travaux antérieurs
- 1-2-2 But de l'étude
- 1-2-3 Choix des stations

2 - LE MILIEU

2-1 Situation géographique et environnement du lac

2-2 Matériel et méthode d'étude

- 2-2-1 Morphométrie
- 2-2-2 Radiations incidents et qualités optiques
- 2-2-3 Qualité physico-chimique de l'eau
 - 2-2-3-1 Prélèvements et opérations de terrain
 - 2-2-3-2 Dosages et techniques de laboratoire

2-3 Résultats

2-3-1 Morphométrie

- 2-3-1-1 Surface et ligne de cote
- 2-3-1-2 Carte bathymétrique
- 2-3-1-3 Bilan hydrologique
- 2-3-1-4 Origine de la cuvette

2-3-2 Thermique du lac

2-3-3 Qualité optiques

- 2-3-3-1 Couleur
- 2-3-3-2 Turbidité
- 2-3-3-3 Coefficient d'extinction
- 2-3-3-4 Profondeur de compensation
- 2-3-3-5 Pénétration des radiations rouges et bleues

- 3-3-3-1 Choix de l'unité
- 3-3-3-2 Indice de diversité
- 3-3-3-3 Résultats interprétation
- 3-3-3-4 Diagramme de FRONTIER
- 3-3-3-5 Successions écologiques

3-4 Pigments photosynthétiques

3-4-1 Principe de la mesure

- 3-4-1-1 Matériel et méthode
- 3-4-1-2 Remarques méthodologiques

3-4-2 Résultats

3-4-3 Biomasse et pigments

3-4-4 Du Biome à la production

4 - PRODUCTION PRIMAIRE

4-1 Définition et principe

4-2 Matériel et méthode

- 4-2-1 La solution radioactive
- 4-2-2 Incubation
- 4-2-3 Filtration
- 4-2-4 Les comptages - Mesure de la radioactivité
- 4-2-5 Calcul

4-3 Discussion

- 4-3-1 Traitement des filtres
- 4-3-2 Conservation des filtres
- 4-3-3 Technique de comptage
- 4-3-4 Signification des résultats

4-4 Résultats

4-5 Lumière et production

4-6 Expression de la production de la journée

- 4-6-1 Production quotidienne " P "
- 4-6-2 Production quotidienne " Pk "
- 4-6-3 Comparaison des valeurs Pk et P
- 4-6-4 Discussion

4-7 Biomasse et production

- 4-7-1 Biomasse produite, production nette
- 4-7-2 Indice de production
 - 4-7-2-1 Relation Biomasse - productivité
 - 4-7-2-2 Production et diversité spécifique
 - 4-7-2-3 Temps de renouvellement de la Biomasse

1 - I N T R O D U C T I O N

1-1 Présentation du territoire

1.1.1. Historique et missions actuelles

En 1771, Yves-Joseph TREMAREC de KERGUELEN, Lieutenant des vaisseaux du Roi, part à la recherche d'une " Terra Australis incognita ", symétrique austral possible des riches continents de nos latitudes. Il atteint les Iles, qui portent désormais son nom, au début de l'année 1772 et retourne en France sans pouvoir y débarquer lui-même. Un deuxième voyage l'année suivante restera un espoir déçu quant à l'abondance qu'on pensait y trouver : si les Iles ne sont pas à la hauteur des performances que constituent leur approche et leur découverte, elles consacrent au moins la qualité de notre marine de l'époque, en lutte serrée avec celle des Anglais. Quelques mois après KERGUELEN, COOK atteint ces Iles qu'il aurait voulu nommer " DESOLATED ISLANDS " mais leur reconnaît la souveraineté française en les nommant TERRES DE KERGUELEN.

Dans un ouvrage captivant, l'Amiral de BROISSARD (1970) a raconté le destin des Terres Françaises de la zone subantarctique (NOUVELLE AMSTERDAM, SAINT PAUL, KERGUELEN, l'Archipel des CROZET, MARION et PRINCE EDWARD) qui ont en commun leur solitude, leur isolement et leur histoire.

Les Phoquières et baleiniers viennent très vite, après la découverte, prospecter ces Archipels, renfermant des quantités innombrables (croyait-on) de proies faciles et lucratives. Leur histoire reste liée à celles de ces immenses massacres d'éléphants de mer, otaries et oiseaux de toute sorte, mais aussi à celles d'équipées hasardeuses et courageuses dans ces territoires inhospitaliers.

Non moins courageuses et périlleuses, les aventures de ces pionniers qui ont essayé d'ouvrir (sans grand succès) quelque perspective économique à ces Iles (Raymond et Henri RALLIER du BATY, René et Henry BOSSIERE) ou celles des découvreurs, géophysiciens ou naturalistes, qui ont vu dans ce site un point d'observation privilégié (expédition transocéanique relachant quelque temps à KERGUELEN, station plus ou moins permanente d'observation).

Le nom de AUBERT de la RUE reste sans doute un des plus prestigieux de l'un puis de l'autre des groupes de pionniers ainsi décrits; le récit de ses nombreuses campagnes, les résultats de ses travaux et observations constituent les premiers chapitres de l'histoire de la recherche scientifique moderne aux Iles KERGUELEN. (AUBERT DE LA RUE, 1967)

Antérieurement aux années 50, la présence française aux KERGUELEN était réduite au hasard des croisières scientifiques ou militaires, prospection, chasse, qui laissaient le territoire dans un état d'impropriété notoire. Il a fallu quelques prétentions étrangères, une amélioration certaine des conditions de transport et aussi sans doute quelque curiosité scientifique pour réveiller en FRANCE le souvenir de ces territoires, sans autre intérêt que politique, négligés jusqu'alors.

En 1949, s'installe, à PORT AUX FRANCAIS, la première mission gouvernementale française. Cette mission de pionniers avait comme raison première de maintenir la souveraineté française, en même temps que de jeter les premiers jalons d'une prospection plus efficace. (E. AUBERT de la RUE fut de cette première mission). Depuis cette date, les missions annuelles se sont succédées pour, petit à petit, amener la base à un niveau d'équipement conséquent, tant par l'amélioration des conditions de vie des " hivernants " que par des moyens de prospection à but maintenant exclusivement scientifique.

En 1975, la 25ème mission comptait une centaine de volontaires qui partageaient les différentes tâches relatives à la vie de cette communauté isolée et à sa mission scientifique. Les disciplines aussi diverses que la météorologie, la géologie, la géophysique et la biologie sous toutes ses formes, trouvent sur place un potentiel d'observation et des moyens techniques et logistiques qui n'ont rien à envier à certaines installations métropolitaines. On est bien loin alors de l'idée proposée avant la Grande Guerre de faire des Iles KERGUELEN une " résidence d'exil " (La Revue des deux Mondes, 1911).

1.1.2. Situation de L'Archipel

Les Iles KERGUELEN se situent par 49° 15' de latitude sud (soit sensiblement une latitude équivalente à celle de PARIS dans l'Hémisphère Nord) et 69° 30' de longitude Est (au sud de BOMBAY en INDE). Cette longitude met PORT AUX FRANCAIS à l'heure T.U. + 5 .

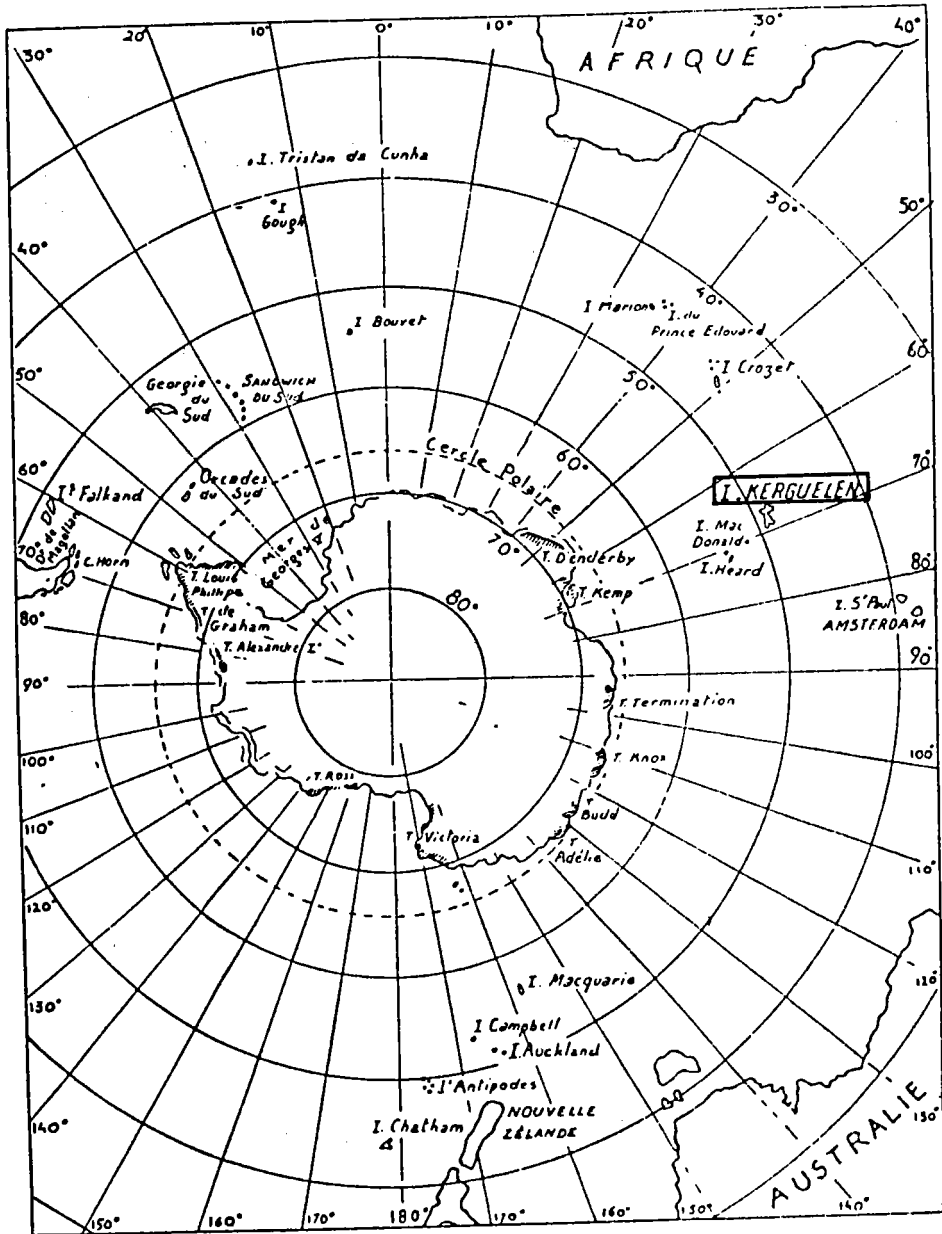


FIG. 1 Situation des Iles KERGUELEN dans l'hémisphère Austral

Aucune carte de l'Hémisphère sud ne peut représenter l'Archipel autrement que par un point perdu au milieu de l'Océan Austral (limite de l'Océan Indien) au même titre d'ailleurs que toutes les îles de ces latitudes, celles du domaine Subantarctique. (Fig. 1)

1.1.3. Le Domaine Subantarctique

IL a donné son nom à ces îles qui, sous toutes les longitudes, retrouvent une certaine identité. KNOX (1960 in NOUGIER, 1970) définit cette zone comme la région de l'Océan comprise entre les convergences subtropicales au nord et antarctiques au sud.

- LA CONVERGENCE SUBTROPICALE (DEACON 1964) correspond à une brusque chute de la température des eaux superficielles de l'Océan ($18 - 10^{\circ}\text{C}$) due à l'affrontement et à l'enfoncement des masses d'eaux tempérées froides sous les eaux chaudes de la zone tropicale; elle se situe entre les 40° et 42° de latitude sud.

- LA CONVERGENCE ANTARCTIQUE (OSTAPOFF 1965) se manifeste elle aussi par une variation brutale (2° à 7° selon les saisons) de la température de l'eau : les masses d'eau en jeu sont ici les eaux antarctiques superficielles froides qui s'enfoncent sous les eaux tempérées de la zone subantarctique.

L'Archipel des KERGUELEN se situe à proximité de cette convergence qui, selon les années, fluctue autour du 49° parallèle. Au même titre que les autres îles du domaine subantarctique, son appartenance à cette zone déterminera la spécificité de son climat, de sa faune et de sa flore.

1.1.4. Le Climat

Les données météorologiques enregistrées en continu depuis 25 ans (l'antenne de la météorologie nationale installée à PORT AUX FRANCAIS fut la préoccupation des premières missions) indiquent depuis cette date un sensible réchauffement, et c'est aussi ce que constate AUBERT de LA RUE (1967) en appréciant le recul des glaciers sur une période d'une trentaine d'années seulement.

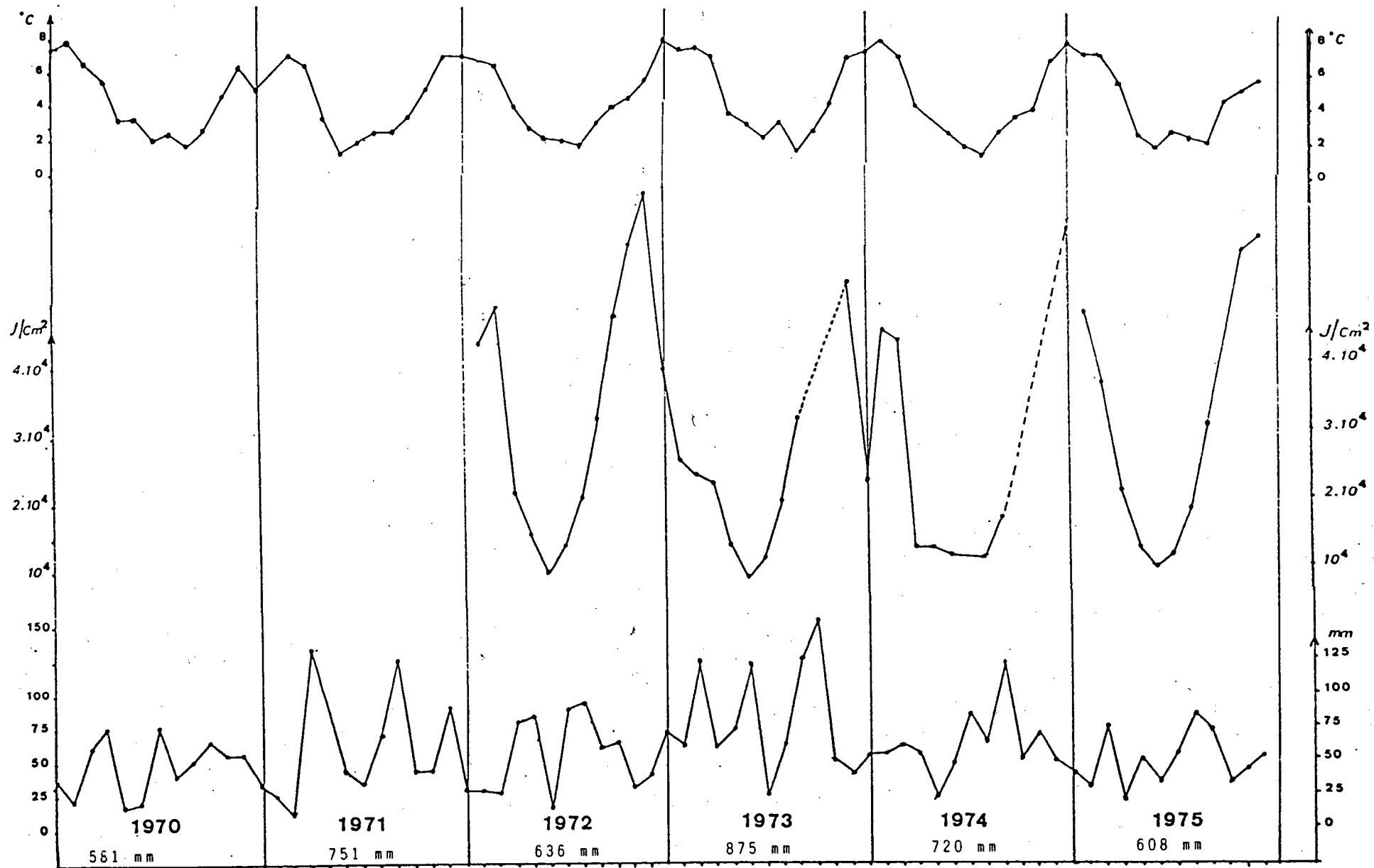


FIG. 2 Quelques données météorologique mesurées à PORT-AUX-FRANCAIS ces 5 dernières années : Température (°C), moyennes mensuelles ; Rayonnement (Joule/cm²), total mensuel ; Précipitations (mm) mensuelles (neige et pluies).

- Le climat des KERGUELEN est la définition même du climat sub-antarctique (AUBERT de la RUE 1967) : étés froids, hivers peu rigoureux, des saisons en somme peu marquées, soumises à l'influence océanique.

(Fig. 2)

- Les vents sont un des traits dominants constants du climat. Ce sont les " 40è rugissants " et les " 50è furieux " des navigateurs, vents dominants d'ouest issus des fréquentes dépressions nées au contact des masses d'air froid de l'Antarctique passant au sud de l'Archipel (au rythme de 4 ou 5 parfois dans une même journée). Les vents atteignent fréquemment les 150 km/h pour une moyenne annuelle de 30 km/h.

- Les températures sont comparables à celles de la côte sud de l'ISLANDE, avec une amplitude très faible (2° en hiver, 6° en été) autour d'une moyenne annuelle de 4° environ.

- Les gelées sont peu importantes au niveau de la mer mais peuvent être quotidiennes au-dessus de 800 m d'altitude.

- Les précipitations sont réparties à peu près également toute l'année en 230 jours de pluie avec peut-être un léger maximum au début du printemps. Une moyenne annuelle de 610 mm a été calculée d'après les mesures de ces cinq dernières années.

- Les brouillards sont fréquents quand le vent les laisse s'installer et les belles journées ne sont pas exceptionnelles. On peut comparer l'ensoleillement des îles KERGUELEN à celui de BIARRITZ, le nycthémère étant à PORT-AUX-FRANCAIS identique à celui de BEAUVAIS.

Notons enfin la soudaineté des changements de temps qui peut en quelques heures passer du grand beau temps à la plus furieuse tempête.

Cette description sommaire ne peut donner une représentation fidèle du climat qui règne sur l'ensemble de l'Archipel. PORT AUX FRANCAIS se situe en effet sur les plaines basses de la péninsule COURBET soit une région privilégiée et sans identité géographique avec le reste montagneux de l'Ile. C'est ainsi que PORT AUX FRANCAIS bénéficie d'un climat de foehn très prononcé, tandis que le reste de l'Archipel n'est qu'une mosaïque de microclimats orographiques.

Le climat doublé du facteur d'isolement participe indirectement à la sauvegarde du territoire, à la qualité de sa flore et de sa faune.

1.1.5. La Faune

Elle est caractéristique de la zone subantarctique, celle des grands mammifères marins (le basculement des eaux, définissant la convergence antarctique, induit ici une des productions les plus importantes du globe) qui sont encore chassés dans les parages immédiats de l'Archipel ; les éléphants de mer, otaries (ce qu'il en reste après les massacres des siècles derniers) et les léopards de mer... sont les hôtes saisonniers des côtes de l'Archipel, avec les colonies innombrables et spectaculaires des manchots. Les KERGUELEN présentent une avifaune remarquable composée presque exclusivement d'oiseaux marins (une quarantaine de palmipèdes : Manchots, Albatros, Pétrels, Cormorans ... pour un seul passereau Chionis minor.)

Tous les mammifères terrestres sont des espèces introduites, sans qu'il soit possible de maîtriser maintenant leur démographie galopante et souvent désastreuse (souris, rat, lapin, chat, mouflon, mouton, renne) et sont autant de fléaux pour la flore ou la faune, particulièrement vulnérable comme n'importe quel système écologique brutalement ouvert.

Seule l'introduction des salmonidés dans les lacs et cours d'eau (truites et ombles, saumons plus récemment) n'ont pas eu à ce jour de répercussions malheureuses sur les populations en place : il n'existait aucun poisson d'eau douce et la modification des populations planctoniques peut ne pas être interprétée comme une catastrophe. (Cladocères, Crustacés, Ostracodes). Les travaux relatifs à ces peuplements pisciaires sont évoqués en 1.2.1.

En matière de faune terrestre, quelques groupes inférieurs sont représentés : un seul mollusque Helix Hookerij, des vers, acariens et insectes, aptères ou subaptères, exemple de convergence et d'adaptation.

La fréquence des rotations maritimes allant en augmentant amènera un jour ou l'autre dans ces groupes des espèces étrangères de plus en plus nombreuses (le moustique est maintenant un hôte commun des marécages quand le vent ne l'entraîne pas) sans qu'il soit vraiment possible d'en prévoir les conséquences.

1.1.6. La Flore

Nous avons entrevu au paragraphe précédent l'effet dévastateur du lapin, il suffit de se rendre dans les îles, celles du golfe du MORBIHAN où le lapin n'a pas été introduit, pour constater, par comparaison,

Les profondes modifications que peuvent, en une centaine d'années, provoquer les descendants de quelques couples de lapins lâchés sur la GRANDE TERRE : de leur aire de répartition ont disparu la plupart des endémiques (le chou de KERGUÉLEN entre autre) au bénéfice d'une seule, semble-t-il *Acaena ascandens*; cette rosacée aurait au contraire profité de la dynamique des populations de lapins pour s'étendre jusqu'à devenir résolument dominante sur l'ensemble du territoire; elle participe à la fixation des tourbières flottantes dans les milieux inondés ; elle forme soit de vastes et denses prairies sur les sols bruns qu'elle élabore et protège de l'érosion, soit une lande médiocre sur les éboulis et champs de cailloux (landmoor).

Parmi la quarantaine d'espèces locales de plantes vasculaires, 25 sont des espèces originelles (6 endémiques, 9 magellanicques, 2 néo-zélandaises, 8 cosmopolites) les autres ayant été introduites; on retrouve devant le dynamisme du pissenlit et des graminées introduites, le même phénomène qu'avec le lapin : expansion foudroyante au détriment des associations originelles.

Les espèces locales présentent un polymorphisme spectaculaire; CHASTAIN (1958) compte en effet, pour les 25 espèces originelles, quelques 120 formes stationnelles qui pratiquent ainsi une colonisation optimum de milieux différents: C'est l'absence de pression interspécifique qui a conduit ces espèces à une expression maximale de leur potentiel d'adaptation. Mais le résultat de l'introduction accidentelle de nouvelles espèces montre bien la fragilité de tels équilibres restés longtemps protégés par leur isolement.

Dans les milieux les plus humides, voire immergées le long des collections d'eau, les différentes espèces et formes de renoncules parsèment les tapis de mousses; les muscinées, une soixantaine d'espèces au moins (HEBRARD 1970) colonisent la majorité des stations. Dans les milieux aquatiques, le genre Breutelia (BARTRAMIACEAE) voisine avec Ranunculus biternatus aux formes multiples; une Fontinalis peut former, au fond des lacs, de véritables tapis jusqu'à des profondeurs de 20 mètres.

Les marécages, ou, au degré supérieur, les tourbières plates, dites " à Hypnacées ", forment de vastes " prairies " jaune-vert ou rouges gorgées d'eau ; on y trouve parmi les bryophytes des représentants des genres Drepanocladus et Bryum associés à une graminée Deschampsia Magellanica et à une petite joncacée, Juncus pusillus.

Dans les éboulis et milieux plus secs, les mousses sont représentées par une espèce du genre Rhacomitrium qui forme quelquefois des petites balles indépendantes que roule le vent.

On ne peut ignorer enfin l'importance de la flore lichenologique qui présente elle aussi une grande amplitude de variation et qui fait depuis trois ans l'objet d'une étude approfondie (MASSE, U. de RENNES).

Remarquons, en conclusion de cet aperçu de la flore des Iles KERGUELEN, l'absence spectaculaire de forme arborescente et même arbustive. On peut supposer qu'avec des arbres " la face de ces îles eut été changée ", si l'on pense que les arbres, la forêt, le bois enfin, sont les éléments qui déterminent avant tout les possibilités d'installation d'une communauté humaine autonome. Les derniers essais d'implantation de quelques résineux ornementaux à PORT AUX FRANCAIS en 1975 se sont soldés, comme auparavant, par un échec : d'une part, le vent, dont l'effet mécanique se conjugue sans doute à l'effet desséchant (remarquons ici la succulence des feuilles du chou et la forme en coussinet d'Azorella qui sont deux adaptations caractéristiques pour lutter contre l'évapotranspiration) d'autre part, les températures trop basses de la belle saison seraient les deux facteurs déterminants de cette inhibition.

Nous envisageons, bien sûr, plus en détail, ultérieurement, la flore algologique d'eau douce.

1.1.7 Géologie

Nous nous contenterons pour évoquer la géologie de KERGUELEN d'un aperçu des travaux entrepris dès 1928 par AUBERT de La RUE (1932) dans un but de prospection minière et des travaux conséquents de NOUGIER (1970) qui ont conduit à l'établissement de la carte géologique.

Si quelques points restent encore dans l'ombre (tels que l'origine exacte de l'Archipel) il n'en reste pas moins que ce document constitue un véritable monument de travail, en regard des conditions de prospection.

L'Archipel serait constitué des sommets (vallées devenues fjords, pics devenus des îlots dispersés) d'un continent beaucoup plus vaste inondé par suite des mouvements eustatiques.

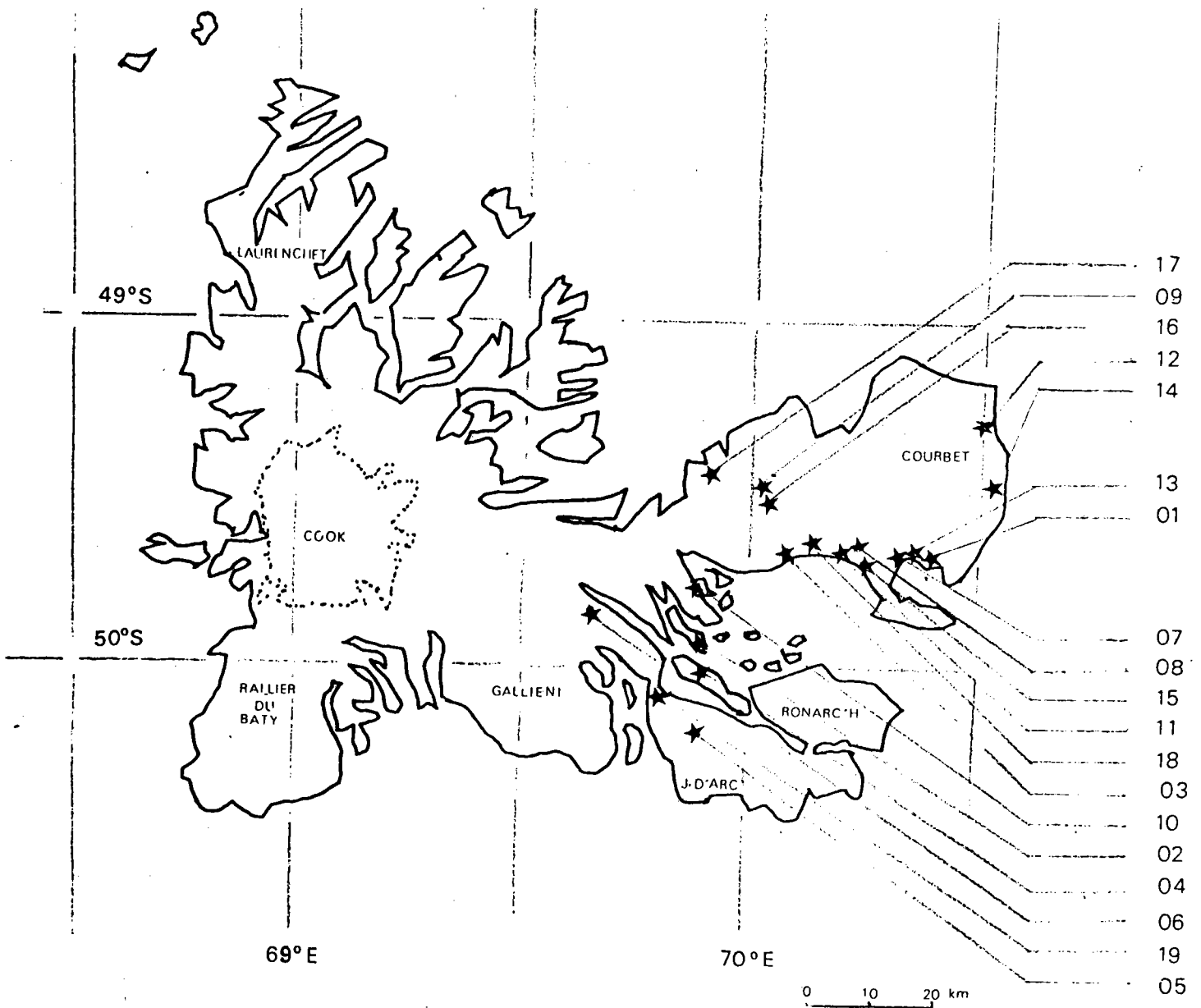


FIG. 3.

Carte de l'archipel des îles KERGUELEN ; les n° correspondent aux stations de prélèvement

01 - ALBATROS	08 - FERME	15 - STERNES
02 - ALICIA	09 - FROID	16 - STUDER (lac)
03 - AMERICAINS	10 - KORRIGANS	17 - STUDER (riv.)
04 - "BIZET"	11 - MAGNETISME	18 - SUD
05 - BLEU	12 - MARVILLE	19 - "SWAINS"
06 - BOSSIERE	13 - NORVEGIENNE	
07 - CHATEAU	14 - RATMANOFF	

L'origine volcanique de l'Archipel (avec des manifestations encore actuelles dans les provinces du Sud-Ouest, Péninsule RALLIER du BATY) est manifeste sur la majorité du territoire : les coulées successives des basaltes des plateaux ont alterné avec des phases tectoniques (surrection, basculement, failles et fossés d'effondrement). Quelques niveaux fossilifères (charbon et lignite, sédiments marins) témoignent de la chronologie de ces périodes d'activité et de repos.

La glaciation a fini de modeler ce paysage, lui imprimant son caractère définitif; érosion différentielle des plateaux, roches moutonnées, blocs erratiques, moraines et vallées glaciaires, sols polygonaux, sont les témoins omniprésents d'une glaciation autrefois généralisée qui intéresse encore pratiquement 1/10^e de la surface de l'Archipel (calotte glaciaire COOK et glaciers déférents).

1.1.8. Géographie de l'Archipel

L'Archipel est constitué d'une centaine d'îles, dont la GRANDE TERRE à elle seule constitue les 9/10^e de la superficie totale soit 7 215 km² (superficie de la CORSE: 8 722 km²). Les contours déchiquetés de l'Archipel (3 000 km de côte soit presque autant que le littoral français) ne sont que suite de caps et de baies, Isthmes et péninsules qui font dire à AUBERT de la RUE (1932) "qu'aucun des points des îles ne se trouve à plus de 10 km de la côte". (Fig. 3)

Cet aspect déchiqueté du littoral découle naturellement des reliefs sus-jacents : 82% de la surface du territoire sont constitués de montagnes où les reliefs tabulaires des plateaux basaltiques alternent avec les sommets plus jeunes issus des dernières manifestations volcaniques (Mont ROSS, point culminant à 1 850 m). L'altitude moyenne de 200 à 300 m de l'ensemble de l'Archipel traduit mal ce relief accidenté et le faciès de haute montagne.

PORT AUX FRANCAIS " capitale administrative " et lieu exclusif de résidence de la mission est installé dans le sud de la péninsule COURBET, le seul paysage de plaine de l'Archipel; ISTHME BAS, TERRE FROIDE, CAMARGUE, DOMBES, la toponymie évoque bien les environs de PORT AUX FRANCAIS, péninsule glaciaire en contact permanent avec la nappe phréatique, suite d'étangs, de mares et de tourbières que la terminologie locale regroupe sous le vocable éloquent de " Souille " .

1.1.9. Hydrographie

L'eau est un élément omniprésent de l'Archipel. Dans les régions Est de la péninsule COURBET, les fluctuations de la nappe phréatique engendrent mares, étangs, tourbières et marécages; dans le Nord-Est de la péninsule le lac MARVILLE (25 km²) est une ancienne baie marine fermée par un mince cordon littoral qui reçoit les eaux du plus important des bassins versants.

D'une toute autre nature sont les collections d'eau du reste de l'Archipel où les régions montagneuses dominent largement. Une grande quantité de l'eau se trouve immobilisée sous forme de neige et glace, sur les sommets même les plus modestes et par les glaciers; beaucoup plus que les précipitations, la température règlera donc les débits des torrents et cascades, des rivières qu'ils alimentent, ainsi soumises au régime montagnard des crues et décrues subites; la moindre dépression, la moindre faille recueilleront les eaux de ruissellement, diffus dans les sédiments glaciaires ou en de spectaculaires cascades. Les lacs d'altitude occupent d'anciens cratères (mont ROSS), plus fréquemment des vallées glaciaires perchées (lac FROID, lac des JASPES); les lacs glaciaires typiques sont rares (lac BOUCHET, de CHAMONIX) relativement au nombre de ceux qui occupent le fond des vallées, fossés et failles remaniés secondairement par la glaciation (lacs STUDER et en général les lacs du PLATEAU CENTRAL) : ils sont dans la majorité des cas disposés en chapelets de deux à cinq plans d'eau, alimentés des eaux de ruissellement de bassins versants abrupts; on dénombre sur l'ensemble de l'Archipel une soixantaine environ de lacs de ce type d'une surface supérieure à 50 ha.

Les cours d'eau ont des faciès très variables : directement sur la roche-mère ils sautent de cascades en cascades que constituent les différentes strates de basaltes (cours inférieur de la rivière du SUD, cours supérieur de la rivière du CHATEAU) ou forment au contraire de larges méandres, quand ce ne sont pas des lacs dans les sédiments fluvio-glaciaires des vallées.

On ne peut enfin ne pas citer l'hydrographie marine. Les côtes, pour un développement de quelques 2300 km sont en général rocheuses et escarpées et dominant parfois l'océan de quelque 600 m (côte sud de la péninsule RONARC'H); si l'on peut observer quelques plages dans les criques ou au fond des baies (PORT-ELIZABETH), les plus belles plages restent celles de la côte Est, côte sous le vent, où s'accumule le sable gris (sables basaltiques) sur des dizaines de kilomètres, lieu du rendez-vous saisonnier des spectaculaires colonies d'éléphants de mer.

1.2. RECHERCHES HYDROBIOLOGIQUES

1.2.1 Travaux antérieurs

Les études hydrobiologiques font l'objet, depuis un certain nombre d'années, de programmes plus ou moins permanents axés sur le développement et l'écologie des populations de salmonidés. Deux espèces de truites (Salmo trutta M. fario L et Salmo gairdneri rideus GIBBON) et deux espèces d'omble (Saumon de fontaine : Salvelinus fontinalis (HITCHILL) et Cristivomer : Salvelinus namaycush) ont été introduites (avec succès) entre les années 54 et 61; si seuls ont survécu la truite fario et le saumon de fontaine, ils ont assez heureusement colonisé la plupart des lacs et rivières où ils ont été implantés, plus récemment (1975, 76, 77) des alevins de saumon atlantique ont été déversés dans le système des KORRIGANS. Sous le patronage de la station I.N.R.A. de BIARRITZ, ces populations sont assez régulièrement suivies (écologie, physiologie, dynamique des populations), tandis que sont relevés certains paramètres caractéristiques de leur environnement.

Mais les recherches hydrobiologiques aux îles KERGUELEN ne datent pas de ces récentes introductions, puisque déjà en 1845, HOOKER publiait les résultats de ses premières observations du phytoplancton d'eau douce. Cet auteur ouvre ainsi la liste d'un certain nombre de travaux d'algologie qui se sont échelonnés jusqu'à nos jours; THEREZIEN (1976) a fait de ces études un inventaire soigneux, prélude à un travail plus exhaustif sur les populations algales des îles Subantarctiques.

Les résultats d'études physico-chimiques de ces milieux apparaissent comme des retombées de programmes plutôt axés sur les populations, algales ou piscicoles. Ce sont en fait les premières observations qui définissent dans les grandes lignes la qualité de l'eau : froide et limpide (AUBERT DE LA RUE 1932) faiblement minéralisée (COUR 1964, PIERRE 1968) riche en chlorures et pauvre en calcium (PIERRE 1968, TYLER 1972) pauvre en sels trophiques (LESEL et COLL 1971).

1.2.2 But de l'étude

Dans le cadre des travaux entrepris, notre étude se situe comme un approfondissement de la connaissance de ces systèmes, notre but étant d'étudier plus particulièrement les populations algales en relation avec leur environnement; cette étude écologique nous conduit naturellement

à suivre au cours de l'année, et dans différents milieux aquatiques accessibles de la base, l'évolution de la physico-chimie et des populations algales.

1.2.3 Choix des stations

Le lac STUDER a été choisi dans ce sens pour plusieurs raisons : les truites et ombles qui y ont été introduits ont donné des populations florissantes et équilibrées, très précisément étudiées, la connaissance de la nature et du " fonctionnement " de ces populations algales, " producteurs primaires " se situe dans le contexte d'une étude exhaustive du milieu aquatique que constitue ce système.

La situation géographique du lac fait de lui le plus accessible à partir de la base des lacs de ce type qui sont nombreux sur l'Archipel. Les résultats qu'on peut en tirer ont toute chance de présenter des points communs avec ceux de l'ensemble des lacs du territoire. Si le lac STUDER est resté le principal objet de notre campagne, nous avons par ailleurs multiplié les prélèvements à seule fin d'élargir les connaissances hydro-biologiques déjà acquises.

C'est ainsi que nous avons effectué des prélèvements plus ou moins réguliers dans les rivières ou lacs où sont également suivies les populations de salmonidés : rivières NORVEGIENNE, DU CHATEAU, DU SUD, déversoir des KORRIGANS, ainsi que dans l'étang du MAGNETISME, le lac des STERNES, la rivière de la FERME, proches de la base. Par ailleurs, nous avons profité de toutes les excursions pour effectuer des prélèvements aussi lointains, nombreux et diversifiés que possible (lac BLEU, cascade BOSSIERE, lac MARVILLE, lac FROID...) Les résultats que nous avons pu, pour le moment, tirer de ces prélèvements concernent la physico-chimie de ces milieux qui permettent de situer le STUDER par rapport à l'ensemble des collections d'eau voisines, il ne sera fait mention de ces stations qu'à ce titre. (Fig. 3)

Il s'agira donc d'appréhender l'écosystème lacustre sous ses 3 aspects fondamentaux abiotiques, biotiques (pour les seuls taxons phyto-planctonique) et fonctionnels (production primaire. La prospection d'autres stations ne servant qu'à donner une image aussi large que possible de l'hydrobiologie de l'Archipel, prospection essentiellement opportuniste.

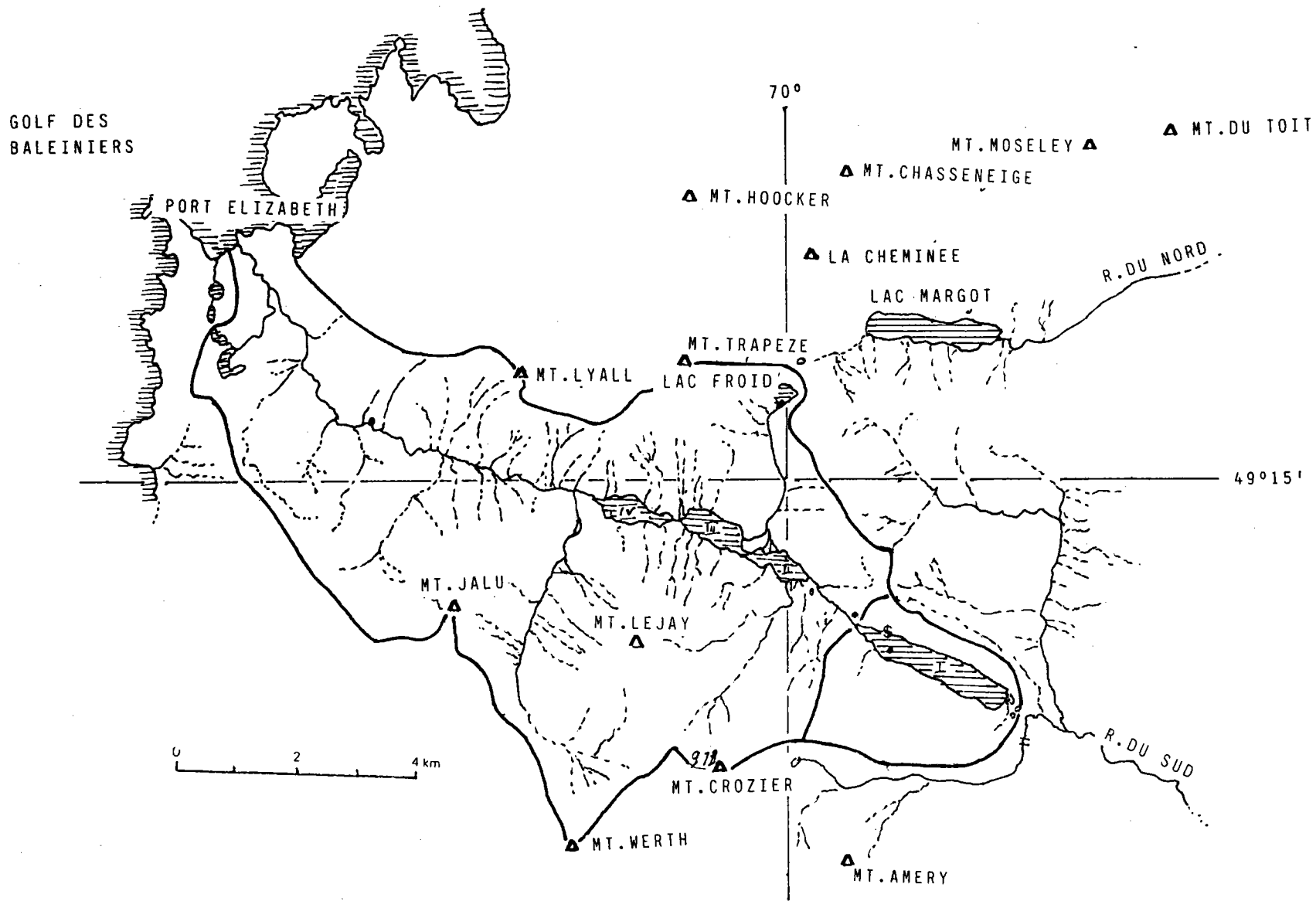


Fig. 4: Le Val STUDER: Géographie ,bassin versant ,réseau hydrographique

2 LE MILIEU

2.1 Situation géographique et environnement du lac (Fig. 4)

Le lac STUDER se trouve à une quinzaine de kilomètres par W N W de PORT AUX FRANCAIS, dans la région Ouest de la péninsule COURBET. Il est le premier et le plus grand d'une série de 4 lacs qui se déversent l'un dans l'autre d'Est en Ouest; la rivière STUDER, émissaire du quatrième lac se jette dans le golfe des BALEINIERS, à PORT ELIZABETH, après un cours placide d'une vingtaine de kilomètres entrecoupé de cascades. Ce système est alimenté par une multitude de torrents, cascades ou ruissellements plus ou moins permanents qui dévalent à partir des pentes abruptes du bassin versant; les plus importants de ces affluents sont le déversoir du lac FROID (dont les alluvions ont déterminé la constriction entre les lacs II et III) et la rivière du VAL SINISTRE, en aval du lac IV.

Le VAL STUDER est un très ancien fossé d'effondrement qui traverse de part en part, selon l'orientation WNW-ESE, l'unité volcanique montagneuse de COURBET; il coupe ainsi deux " calderas " d'effondrement concentriques dont les sommets encadrent les quatre lacs. La glaciation a conféré ultérieurement à ce fossé son faciès définitif et actuel de vallée en auge.

Les flancs de la vallée, abrupts et élevés, révèlent les différentes strates constitutives des basaltes des plateaux, dont les fractures et failles sont devenues autant de torrents et cascades, et que la glaciation a puissamment érodé. Le fond de la vallée est une étroite pénéplaine de sédiments glaciaires largement imbibés d'eau, dans lesquels se sont creusées les cuvettes des quatre lacs.

Le bassin versant de l'ensemble du système couvre une surface de 45 km², dont 740 ha constituent le bassin versant du seul lac I; ce dernier se trouve donc profondément encaissé entre les rives sud, flancs du CROZIER avec une pente de 30%, et la rive nord, où une falaise de 200 m plonge pratiquement verticalement dans le lac. Vers l'Ouest, le bassin est ouvert sur le VAL STUDER, vers l'Est, sur la vallée de la rivière du SUD, à la confluence de la vallée des TOURBIERES.

La végétation qui entoure le lac est assez limitée, elle est pratiquement inexistante sur les falaises ou éboulis des rives nord et sud, tandis que sur les sédiments glaciaires des rives Est et Ouest, gorgés d'eau, se sont développées des tourbières à hypnacées.

Coordonnées	49° 16' 06" S; 70° 32' 45" E
Altitude moyenne	68 m
Superficie du bassin versant	740 ha
Superficie du lac : A	86,8700 ha
A/bassin versant	11,8 %
Ligne de côte	5400 m
Developpement ligne de côte	1,63
Longueur	2400 m
Largeur moyenne l_m	360 m
Profondeur maximum Z_m	43 m
Profondeur moyenne \bar{Z}	23 m
Volume	19 625 000 m ³
\bar{Z}/Z_m	0,55

Tableau 1

Quelques données concernant la situation
et la morphométrie du lac STUDER.

On remarque d'ailleurs assez nettement la zonation de la végétation des alentours : en s'élevant au-dessus des tourbières la végétation devient une prairie dense, acaenatum sur sol brun, puis une lande maigre sur cailloutis; plus haut enfin, sur les éboulis et dans les failles s'accrochent quelques mousses et lichens, les rares représentants de Pringlea antiscorbutica, Azorella selago, Colobanthus Kerguelensis. L'environnement du lac est donc dans son ensemble très minéral, et la seule plante immergée très localisée est une mousse du genre Fontinalis.

Le Val STUDER jouit d'un climat qui se distingue sensiblement de celui de PORT AUX FRANCAIS. Nous n'avons malheureusement effectué aucune mesure qui puisse le définir précisément, mais les quelques observations que nous avons pu faire sur place révèlent bien un climat orographique, différent donc du climat de plaine de PORT AUX FRANCAIS : les vents dominants de tempête s'engouffrent dans la vallée où ils sont amplifiés et arrivent par bourrasques au-dessus des lacs; par temps plus calme, les nuages sont arrêtés par les sommets voisins et descendent d'une façon spectaculaire dans la vallée : il se crée dans la vallée, au-dessus des lacs, entre sa confluence avec le Val SINISTRE et la vallée des TOURBIERES, un véritable piège qui maintient les nuages à quelques mètres au-dessus des lacs. Ce phénomène induit une nébulosité importante, et une température nettement plus basse qu'à PORT AUX FRANCAIS. Les précipitations y sont également plus importantes : un pluviographe installé pendant quelques mois de l'année 1961 à proximité du lac I enregistrait des précipitations de 35% supérieures à celles mesurées à la base pendant le même temps (Anonyme, 1961). Cette importante nébulosité et la nature encaissée de la vallée réduisent également le rayonnement disponible par rapport à celui qui peut être mesuré à PORT AUX FRANCAIS.

2.2 Matériel et Méthodes d'étude

2.2.1 Morphométrie

Nous avons mesuré la profondeur du lac le long d'une trentaine de transects, à l'aide d'un écho-sondeur enregistreur (JMF 707 A, TOKIO) installé sur l'embarcation pneumatique. Les transects, alignements virtuels perpendiculaires au grand axe du lac, ont été déterminés par deux points matérialisés sur la rive sud du lac par des piquets de géomètre; le déplacement à vitesse constante de l'embarcation pendant les mesures était vérifié par triangulation au " cercle hydro "; Les conditions favorables (d'ordre météorologique notamment) à la réalisation de ces mesures n'ont été

réunies qu " in extremis " à la fin de notre séjour. L'exploitation des données ainsi enregistrées a permis la construction de la carte bathymétrique.

2.2.2. Radiations incidences et qualités optiques

Les seules données concernant le rayonnement global incident sont celles de la station météorologique de PORT AUX FRANCAIS, nous avons pu apprécier précédemment les différences auxquelles il fallait s'attendre à ce sujet entre ces deux stations. Nous ne disposons malheureusement d'aucune donnée plus précise.

La pénétration de la lumière dans le lac est mesurée :

- à l'aide du disque de SECCHI (profondeur de disparition)
- à l'aide d'un limnophotomètre (HYDRO-BIOS) : Les valeurs mesurées à des profondeurs discrètes de 0 à 25 m sont exprimées en % de la radiation totale incidente. L'emploi de filtres de fortune nous a permis d'apprécier l'absorption différentielle des radiations rouges et bleues. Ces mesures ont été effectuées au milieu de la journée.

2.2.3. Qualité physico-chimique de l'eau

2.2.3. 1 Prélèvements et opérations sur le terrain

Les prélèvements ont été effectués à la station matérialisée par une bouée (Fig. 5) à laquelle était amarré le bateau pendant la durée des opérations. Les prélèvements d'eau étaient effectués aux profondeurs 0,1 2, 3, 5, 7, 10, 15, 20, 25 m à l'aide d'une bouteille à renversement de 2 l. Pour chaque profondeur, nous avons procédé aux opérations chronologiques suivantes :

- mesure de la température immédiatement après la remontée de l'échantillon avec un thermomètre au 1/10
- distribution dans différents contenants pour :
 - dosage de la chlorophylle
 - estimation de la biomasse (" pilulier quantitatif ")
 - analyses physico-chimiques
 - mesure de la teneur en oxygène (fixation immédiate de l'échantillon; cf. méthode).

Production primaire (flacon sombre, flacon clair).

Ces opérations nécessitent le prélèvement de 2 fois 2 l d'eau.

Après les derniers prélèvements, nous avons procédé aux différentes manipulations pour les mesures de production primaire :

- enrichissement de chacun des flacons " production primaire " avec la solution radioactive
- fixation des flacons sur une corde suspendue à une bouée et immersion du système tel que les flacons se retrouvent à leur profondeur d'origine.

Après avoir effectué les mesures de pénétration de la lumière (disque de Secchi, limnophotomètre), un trait de filet à plancton est effectué sur le trajet de retour à la rive.

Là, les pH sont mesurés, les pigments chlorophylliens sont extraits des filtrats algaux

Après 3 heures d'incubation "in situ", les flacons "production primaire" sont récupérés, leurs contenus filtrés et les filtres conditionnés individuellement

Le retour à la base de Port-aux-Français avait lieu systématiquement le lendemain

Le protocole global de départ prévoyait la mise en oeuvre de cette procédure type une quinzaine de fois dans l'année, selon un rythme mensuel, "accélééré" pendant la période du printemps ; des contingences d'ordre matériel, mais surtout d'ordre météorologique ont conduit à une distortion et à une adaptation par allègement du programme primitif: c'est ainsi que les prélèvements des 16.VI, 7.X et 2.XII ont été faits de la rive, et que pour les mêmes raisons de sécurité de navigation, des opérations sur le lac ont été écourtées. Ces considérations expliquent les "blancs" apparaissant dans les tableaux de résultats qui suivent.

2.2.3. 2 Dosages et techniques de laboratoire

Nous ne décrivons ici que les techniques et méthodes permettant de définir le biotope; celles qui concernent le biome seront évoquées ultérieurement.

Certains paramètres ont été mesurés sur le terrain : la température évidemment, immédiatement après le prélèvement, mais aussi le pH, aussi rapidement que possible. Les gaz dissous, dont la teneur est susceptible d'être modifiée par une simple agitation de l'échantillon, sont fixés aussitôt après le prélèvement (oxygène), ou calculés à partir du pH (CO_2), le dosage des sels à caractère trophique (P-PO_4^{3-}) et les différentes formes de l'azote est effectué dans un délai de 48 h au-delà duquel l'effet de confinement peut entraîner certaines modifications; d'autres sels au contraire sont suffisamment stables pour que les échantillons soient conservés et les analyses effectuées en série, les conditions de température favorisant la conservation des échantillons.

L'oxygène est dosé par la méthode de WINCKLER (in GOLTERMAN 1971); l'échantillon est fixé immédiatement après le prélèvement, et le dosage iodométrique effectué au laboratoire.

La teneur en gaz carbonique est estimée à partir du pH et de la conductivité, en fonction du titre alcalimétrique (GOLTERMAN, 1971)

$$[\text{CO}_2] \text{ mMole/l} = (\text{TA} - 0,01) \times 5$$

L'alcalinité totale est déterminée par neutralisation des carbonates et bicarbonates solubles par de l'acide chlorhydrique N/1000, en présence d'un mélange d'indicateurs colorés, rouge de méthyle-vert de bromocrézol (GOLTERMAN, 1971).

La conductivité est mesurée directement avec un conductimètre et les résultats rapportés à une température standard de 25 C.

Les trois formes de l'azote, nitreux, nitrique et ammoniacal sont dosées par les méthodes rapportées par BERTRU (1968) :

- l'ion nitreux, NO_2^- , diazoté par l'acide sulfanilique forme avec l'alpha-naphtyléthylènediamine un complexe rouge pourpre estimé colorimétriquement à 545 nm.
- l'ion nitrique NO_3^- est difficile à mettre en évidence sous cette forme du fait de sa faible réactivité; on procède donc à sa réduction quantitative par percolation de l'échantillon sur une colonne de cadmium amalgamé au chlorure mercurique; on dose ensuite la totalité de l'azote nitreux comme précédemment dont on soustrait les NO_2^- d'origine.
- l'ion ammonium NH_4^+ , réagit avec le phénol en présence d'hypochlorite pour donner une coloration d'indophénol mesurée colorimétriquement à 620 nm.

Nous avons dosé l'ion o-phosphate, PO_4^{3-} , par extraction dans l'isobutanol d'un complexe phosphomolybdique qui est ensuite réduit par le chlorure stanneux en un composé bleu. Pour doser le phosphore total, nous avons auparavant hydrolysé à $130^\circ C$ pendant 3 h (autoclave) en milieu acide l'échantillon (PROCTOR et HOOD 1954, in GOLTERMAN 1971).

Le soufre n'a été dosé que sous sa forme $S-SO_4^-$ soluble; nous avons employé la méthode néphélométrique (mesure du trouble proportionnel à la quantité de sulfate de baryum formé, stabilisé par l'amidon proposée par BERTRU(1968).

On ne trouve en principe pas de fer soluble dans les milieux normalement oxygénés, et le fer que l'on y met en évidence est sous forme sestonique ou particulaire. Nous avons, pour le doser, employé la méthode proposée par GOLTERMAN 1971: Après hydrolyse de l'échantillon, le fer est réduit à l'état ferreux et forme avec la bathophénanthroline un composé rouge estimé colorimétriquement à 533 nm.

La silice : l'anhydride silicique donne avec le molybdate d'ammonium une coloration jaune qui peut être réduite ensuite en un composé bleu estimé colorimétriquement. Par cette réaction proposée dans PEARSONS et STRICKLAND 1968, on dose la silice dite " réactive " sans que soit parfaitement définie sa forme chimique ni son rôle biologique.

Le calcium est dosé par complexométrie à l'EDTA et le magnésium selon la méthode proposée par RODIER(1966) : le magnésium en solution développe avec le jaune de thiazol, en présence d'amidon, une coloration rouge mesurée colorimétriquement.

Sodium et potassium sont dosés par spectrophotométrie de flamme; les dosages ont été effectués sur les seuls échantillons d'eau rapatriés en métropole.

Les chlorures enfin sont mesurés par argentimétrie (méthode de CHARPENTIER-VOLHARD; in RODIER 1966); quelques résultats ont été confirmés par la méthode potentiométrique.

2.3 RESULTATS

2.3.1 Morphométrie (Tableau 1)

2.3.1.1 Surface et ligne de côte

Le lac SUPERIEUR ou lac STUDER est le plus grand des quatre lacs dont les surfaces respectives sont de 84.6, 16.0, 35.4, 27.5 ha. Les quatre lacs constitueraient en fait une seule nappe phréatique rétrécie épisodiquement (déversoirs) par comblement latéral. Le lac I apparaît comme le mieux individualisé puisque le déversoir qui le relie au lac II a un développement d'un kilomètre environ. C'est un lac 6 fois plus long que large et la forme de la surface se rapproche de celle d'un trapèze rectangle.

Pour un périmètre de 5500 m, le développement de ligne de côte est de 1,65. cet indice, qui est le rapport de la longueur de côte à la circonférence d'un cercle de même surface, révèle le déterminisme du relief sur la forme du périmètre; c'est l' " effet de côte " de HUTCHINSON(1957); ainsi le lac IV aura pour le même indice la valeur 1,17 qui reflète pour ce dernier une extension de la surface moins fortement déterminée par le relief : le quatrième lac est situé dans une partie élargie de la vallée, et la majorité des rives est constituée de sédiments meubles et mobiles.

Pour un bassin versant de 740 ha, le lac en occupe à lui seul 12% (TABLEAU I)

2.3.1.2 La carte bathymétrique (Fig. 5)

La carte bathymétrique que nous avons pu établir révèle une cuvette régulière, telle qu'on pouvait l'imaginer à priori : elle reflète en effet assez précisément les reliefs sus-jacents totalement différents selon la longueur ou la largeur. Les transects mesurés dans la largeur révèlent la forme en " U " de la cuvette; les rives nord et sud sont les côtes d'érosion : à un talus plus ou moins important (de 0 à 10 m) fait suite une beine abrupte; au-dessus d'une plateforme sous-lacustre, la pente vers la rive n'est pas sans similitude avec celle des falaises sus-jacentes (30 - 50% environ).

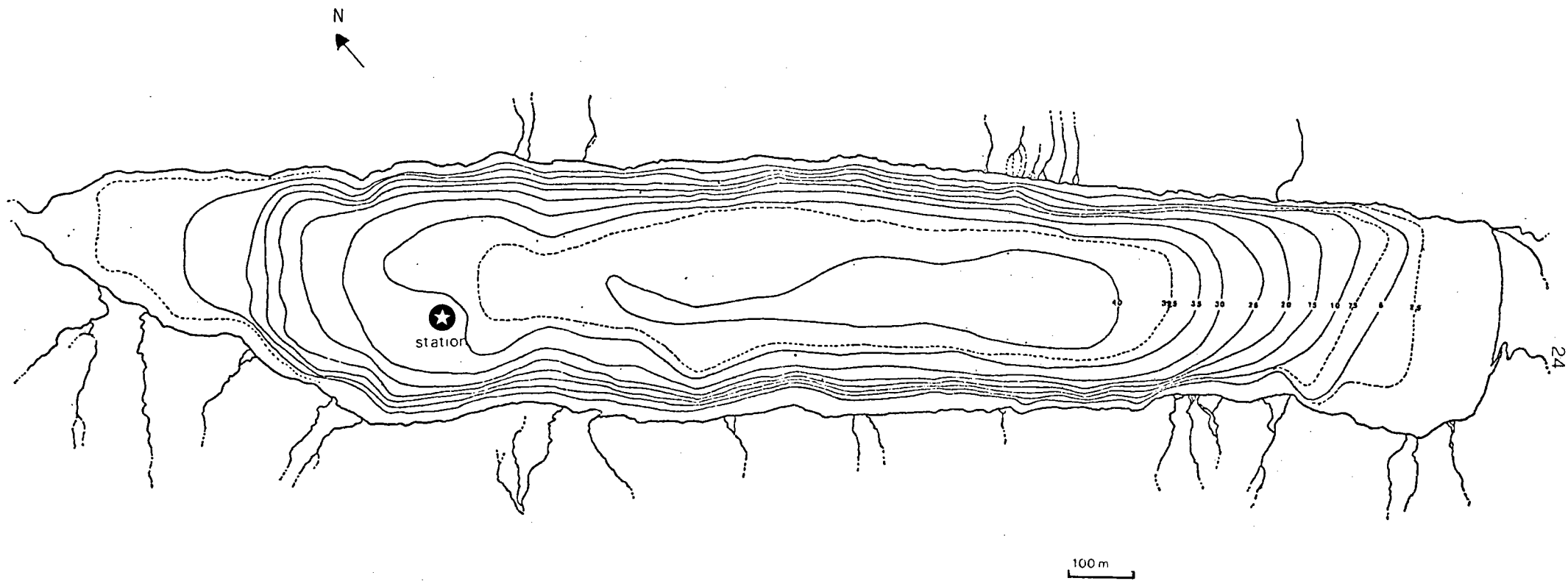
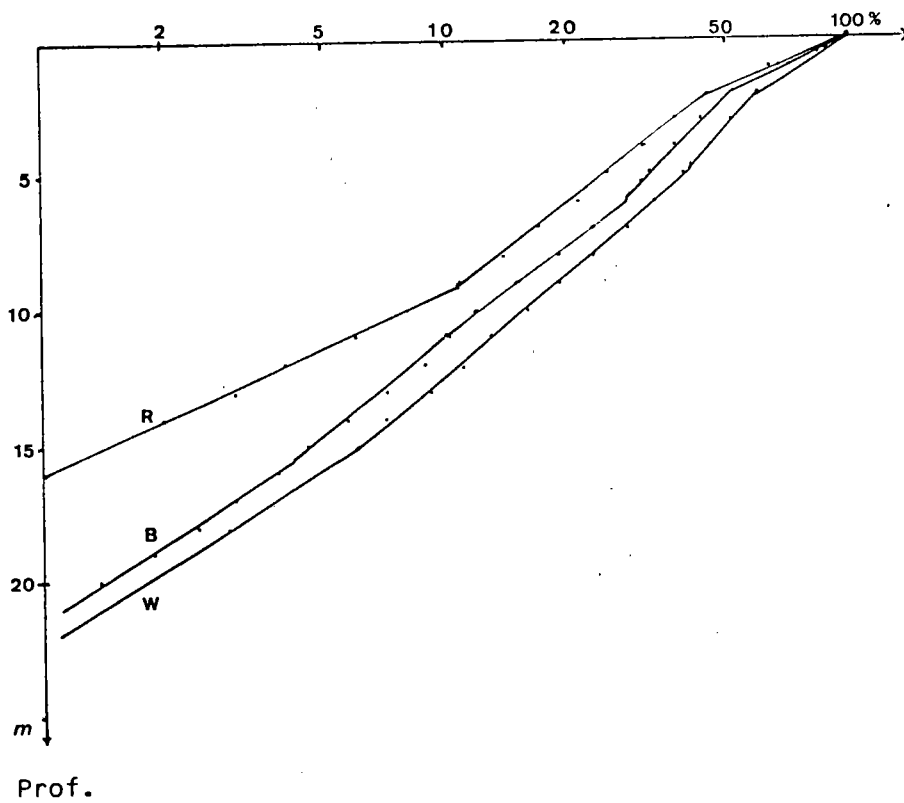
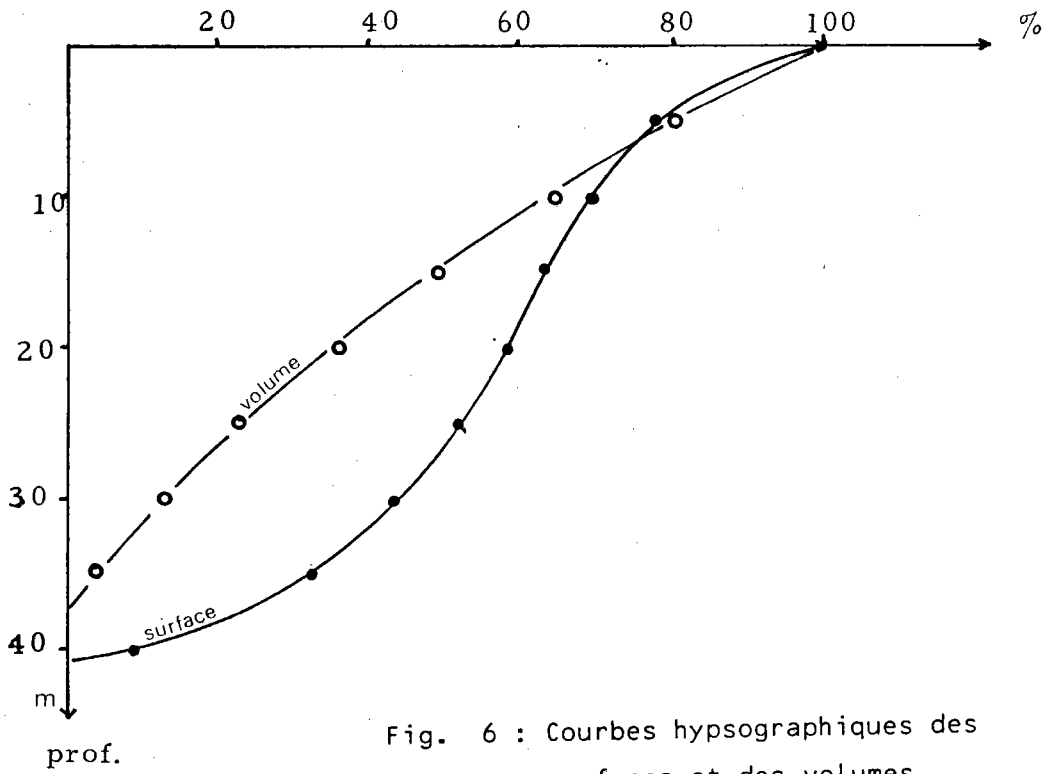


Fig 5 :

Carte bathymétrique du Lac SUPERIEUR :Lac STUDER
St. :station-bouée où sont effectués les prélèvements



Selon la longueur le transect révèle une forme également en parfaite continuité avec les rives; c'est sur les rives Est et Ouest que se fait l'alluvionnement qui tend à uniformiser la pente (0,15%). On remarque cependant à quelques centaines de mètres du déversoir un tassement des courbes de niveau qui coïncide à peu près avec le début de rétrécissement de la largeur; il s'agit sans doute d'une accumulation de sédiments dans la zone plus calme proche du déversoir.

La profondeur maximale que nous avons pu mesurer est de 42 m (Zm). Pour une profondeur moyenne de 23 m (Volume/surf) le creux du lac ($Z/Zm = 0,55$) permet de le classer parmi les lacs profonds (DUSSARD, 1966). C'est aussi ce que révèlent les courbes hypsographiques (Fig.6), puisque sous 60 % de la surface, les profondeurs sont supérieures à 20m.

2.3.1. 3 Bilan hydrologique

Le volume du lac, calculé à partir de la carte bathymétrique est voisin de 20 millions de m³. Nous avons calculé (à partir des précipitations enregistrées ces cinq dernières années à PORT AUX FRANCAIS, majorées en fonction de l'appréciation du climat stationnel évoqué plus haut) que le bassin versant recevait environ 1,6 million de m³ d'eau par an; si l'on considère à juste titre que l'intégralité de ce volume parvient rapidement au lac, et sans tenir compte des phénomènes d'évaporation sans doute non négligeables. Le temps de renouvellement des eaux du lac serait d'une trentaine d'années. Ce chiffre indicatif est sans doute le seul qui puisse caractériser le bilan hydrologique du lac : il est impossible de mesurer précisément les entrées d'eau dans le lac qui se font par une multitude de petits torrents plus ou moins réguliers; le débit que l'on pourrait mesurer dans le déversoir serait également peu significatif : la plupart des entrées et sorties d'eau sont sans doute le fait d'échange cryptiques horizontaux : l'eau percole à travers les sédiments glaciaires voisins dans un équilibre constant de la nappe alluviale. Le volume d'eau temporairement et modestement soustrait de ce bilan par le gel de surface n'affectera pas ce bilan déjà approximatif.

2.3.1. 4 Origine de la cuvette

Elle apparaît clairement à l'étude de sa forme, les deux transects perpendiculaires que nous avons analysé révèlent la dualité de cette origine : lac tectonique profondément marqué par le relief, c'est aussi un lac glaciaire dont la cuvette est née d'un surcreusement des sédiments du même nom.

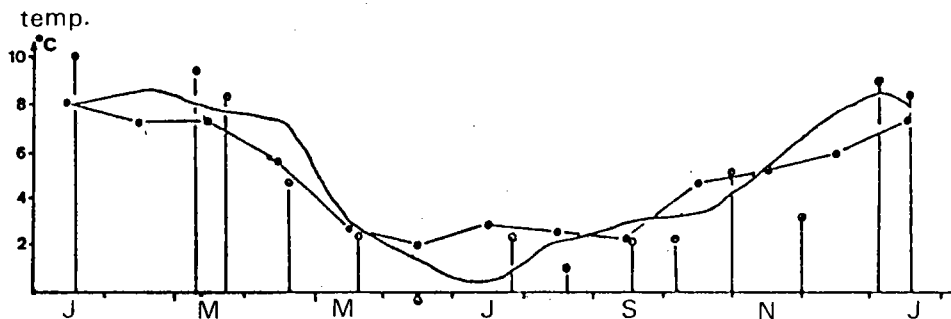


Fig. 8

Evolution des températures

de l'air : température moyenne mensuelle mesurée à P. A. F. (•—•—•—) et mesurée à 1 m au dessus du lac lors de chaque prélèvement; (○) température de l'eau enregistrée en continu à 50 cm de profondeur (—)

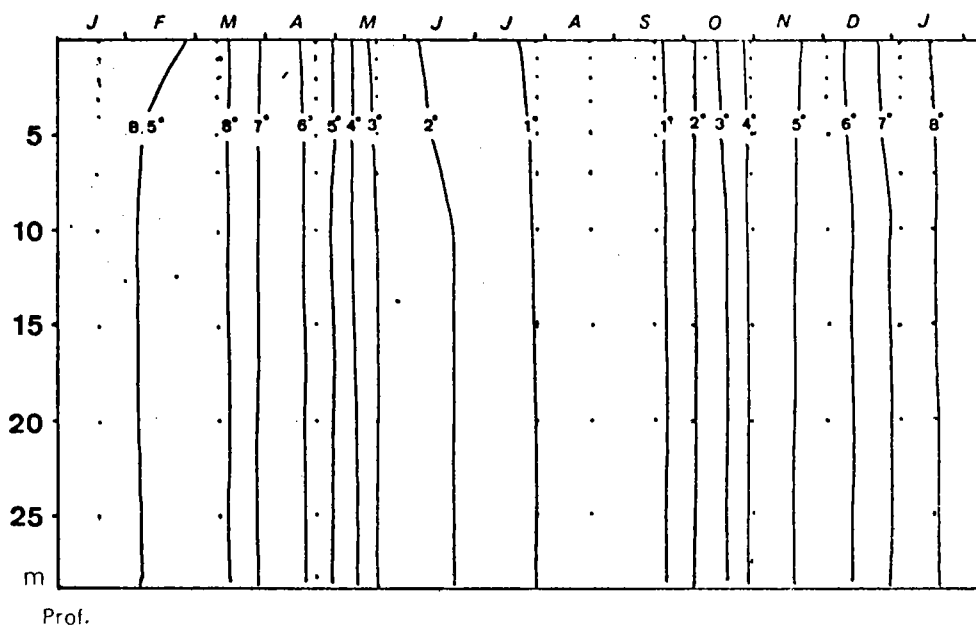


Fig. 9

Diagramme d'évolution de la température de l'ensemble de la masse d'eau au cours de l'année obtenu à partir de mesures ponctuelles (.)

On ne fait finalement que retrouver la double origine de la vallée elle-même.

La forme de la cuvette, découverte postérieurement à l'étude n'est donc pas surprenante ; on verra par la suite que la plupart des caractéristiques du lac ne peuvent en être dissociées.

2.3.2 Thermique du lac

A aucun moment de l'année, le lac ne nous a semblé présenter la moindre stratification thermique : la température est donc uniforme, de la surface au fond quelle que soit la saison, ainsi que le traduit le diagramme Fig. 9. La température de l'ensemble de la masse d'eau évolue comme celle qui a été enregistrée pendant la durée de notre étude à 50 cm sous la surface et à 1 m du bord (Fig. 8). Il faut donc conclure à un brassage permanent de la masse d'eau qui nous est apparue comme la résultante des deux facteurs suivants :

- le vent d'abord, dont l'action permanente à la surface du lac induit des oscillations, courants et vagues qui s'opposent à l'installation de la moindre thermocline. La forme de la cuvette est une résultante de ces mouvements de l'eau en même temps qu'elle favorise son basculement permanent; ces mouvements se manifestent de plusieurs façons : le débit dans le déversoir peut varier en une seule journée de façon surprenante : les fortes rafales de vent d'Ouest sont capables de l'assécher presque complètement en troussant la masse d'eau vers la rive Est, l'onde secondaire successive entraînant alors un débordement du déversoir; nous avons également noté l'importance des courants de dérive en surface (dérive de l'embarcation) et en profondeur (déplacement du disque de SECCHI pendant les mesures de transparence).
- la faible amplitude de température au cours de l'année ne permet pas l'installation d'une stratification thermique prononcée; on sait que la densité de l'eau variant avec sa température plus le gradient thermique sera élevé, plus stable sera la stratification contre l'effet mécanique du vent. (HUTCHINSON 1957).

Le résultat, cette isothermie permanente sera déterminant de la qualité du lac, avec notamment une homogénéité à peu près totale des caractères physico-chimiques et biologiques de haut en bas du profil. Nous l'aurions classé parmi les lacs polymictiques de 3ème ordre si HUTCHINSON n'avait réservé cette appellation aux lacs dont la température est en permanence supérieure à 4 C. Avec MILLERIOUX (1976) on pourrait parler plus justement de Plurimicticité.

Bilan thermique

La provision annuelle de chaleur est définie par HUTCHINSON (1957) comme la quantité d'énergie calorifique pénétrant dans le système au cours de l'année (différence des moyennes pondérées des températures les plus froides et les plus chaudes); nous l'avons évaluée à 17 500 cal/cm²/an. Cette valeur apparaît assez modeste en regard de la masse d'eau considérée : d'une part la provision estivale de chaleur est limitée comme la température de l'été et d'autre part le brassage continu s'oppose à la conservation de cette chaleur; les échanges thermiques avec l'atmosphère sont extrêmement rapides comme en témoigne l'évolution parallèle des températures de l'air et du lac (Fig. 8). Rappelons enfin que la glaciation reste un phénomène marginal, eu égard au rapport des volumes d'eaux impliqués

2.3.3 Qualités optiques

2.3.3.1 Couleur

Nous ne disposons d'aucun système de référence pour apprécier la couleur de l'eau autre que l'observation.

Le fait que le lac apparaisse gris pendant les mois d'hiver est sans doute lié à la présence de neige sur les rives; il est ordinairement de couleur bleue, même si cette couleur est quelquefois atténuée par la présence de matières minérales en suspension.

2.3.3.2 Turbidité

Les mesures de profondeur de disparition du disque de SECCHI sont assez homogènes au cours de l'année (tableau 7), varient peu autour d'une moyenne de 7 m et ne présentent apparemment aucune relation avec la densité de biomasse phytoplanctonique.

Cette importante turbidité est à rapprocher plus vraisemblablement de l'importance des matières en suspension telles que nous avons pu les apprécier subjectivement (colmatage des filtres lors de la récupération du phytoplancton pour le dosage de la chlorophylle, abondance des éléments figurés organiques et minéraux observés lors des dénombrements d'algues).

Nous avons de plus peut-être sous-estimé la valeur Z_s (profondeur de disparition du disque de SECCHI) en n'employant pas de lunette d'eau pour la mesure (TRAVERS, 1971).

2.3.3. 3 Coefficient d'extinction

Le coefficient d'extinction d'une radiation est donné par la loi de BEER-LAMBERT :

$$\log I_0/I_z = KZ$$

où I_0 = Rayonnement incident (voir Tableau 7 et Fig. 22)
 I_z = Rayonnement à la profondeur Z

Ce coefficient, K , de dimension m^{-1} est la somme des coefficients d'extinction propre de l'eau (K_e), de celui des particules en suspension (K_s) et des substances dissoutes (K_1). (ABERG et RODHE, 1942 in DUSSART 1966). Nous trouvons au STUDER, à partir des moyennes mesurées au limnophotomètre $K = 0,19$.

Selon VOLLENWEIDER (1969, in DEVAUX, 1973) le produit KZ_s varie d'un milieu à l'autre entre les valeurs 1,4 et 3 et la valeur $KZ_s=1,33$ obtenue au STUDER serait encore possible selon ce même auteur, surtout si l'on admet que la valeur Z_s^* est peut-être ici sous-estimée; nous sommes cependant très loin de la valeur proposée par HUTCHINSON (1957) telle que

$$I_{Z_s} = 5\% \text{ de } I_0$$

qui indique des valeurs de Z_s voisines de 20 m.

* Z_s = profondeur de disparition du disque de SECCHI.

2.3.3. 4 Profondeur de compensation

Elle est définie comme la limite inférieure de la zone trophogène, soit la profondeur où la production par photoassimilation équilibre juste la respiration. PETERSON et Coll (1929 in DEVAUX, 1973) calculent qu'elle correspond à la profondeur où n'arrive que 1% de l'énergie de surface, ce qui donne, en fonction de Z_s :

$$Z_{1\%} = 3,2 Z_s \text{ quand elle est mesurée photométriquement}$$

$$Z_{1\%} = 3,4 Z_s \text{ quand elle est calculée par l'équation } I_z = I_0 \text{ et } KZ$$

La différence est peu significative, mais, si l'on rapporte ces valeurs à celle de la production mesurée, on remarque que la photoassimilation à ces profondeurs n'est pas toujours négligeable. Cette discordance, maintenant communément admise (MINAS 1968, in DEVAUX 1973, TRAVERS 1971, DEVAUX 1973) peut s'expliquer ainsi :

- d'abord l'affirmation de PETERSON signifie que la photoassimilation est proportionnelle à une valeur relative (ici exprimée en %) du rayonnement incident, donc qu'elle ne varie pas quand la valeur absolue du rayonnement disponible varie; cette théorie va à l'encontre de ce que peut démontrer l'expérience.
- ensuite, s'il est possible de quantifier la respiration par la méthode à l'oxygène (la profondeur de compensation étant alors celle du flacon où le bilan d'oxygène est nul) elle ne peut être estimée par la méthode au $C-14$; à la radio-activité retenue par les algues peut correspondre une quantité au moins aussi importante de ^{14}C respirée ou secrétée. La profondeur de compensation se situe donc théoriquement au-dessus de celle où l'on enregistre une fixation photosynthétique nulle par la méthode au ^{14}C
- enfin, signalons un artefact expérimental éventuel : lors de l'enrichissement en ^{14}C et des différentes manipulations consécutives des flacons (mise en incubation, récupération ...) les flacons des zones profondes peuvent être soumis à un rayonnement représentant une énergie quelquefois supérieure à celle qu'ils sont susceptibles de recevoir pendant tout le temps d'incubation à leur profondeur d'origine (BERTRU, comm. pers.)

Ces différentes observations expliquent peut-être partiellement les discordances qui peuvent exister entre la théorie et la pratique, surtout pour les résultats de mesures de production primaire par la méthode de STEEMAN-NIELSEN.

2.3.3. 5 Pénétration des radiations rouges et bleues

Le coefficient d'extinction de la lumière que nous avons mesuré au limnophotomètre n'est en fait que la somme de ceux des différentes longueurs d'onde du spectre; chacune a son coefficient propre qui dépend de la qualité et de la quantité des matières en suspension. Nous avons effectué des mesures d'absorption des radiations rouges et bleues, en utilisant des filtres de fortune qui se sont révélés ne pas être parfaitement monochromatiques. Les résultats moyens obtenus ont été portés à titre indicatif (Fig.7).

Les moyennes reflètent bien l'absorption différentielle qui dans tous les cas est telle que :

$$K_W < K_B < K_R$$

où

$$K_W, K_B \text{ et } K_R$$

sont respectivement les coefficients d'extinction des lumières blanches, bleues et rouges.

Les radiations bleues sont dans les eaux très claires celles qui sont le moins absorbées (et donnent ainsi la teinte bleue des eaux pures). Dans la revue faite par MILLERIOUX (1976), des inéquations de ce type mises en évidence par certains auteurs (MORGAN, 1970 - TALLING, 1971 - RHODE 1972 LE MOALLE 1973), il apparaît que le coefficient d'extinction de la lumière bleue augmente de l'oligotrophie vers l'eutrophie.

FINDENEG (1964) en étudiant les lacs alpins de caractéristiques trophiques différentes, avait pour chacun trouvé les inéquations telles que :

(1) - oligotrophie	$K_R > K_W > K_B$
(2) - mésotrophie	$K_R > K_B > K_W$
(3) - eutrophie	$K_B > K_R > K_W$

MILLERIOUX (1976) cite une inéquation du type (3) pour le lac d'AYDAT à tendance eutrophe et trouve une corrélation significative entre l'absorption des radiations bleues et la densité du phytoplancton.

Le lac STUDER qui se rattache à l'inéquation (2) serait de type mésotrophe(?) Nous verrons ultérieurement ce qu'il en est, en étudiant la relation lumière-production.

2.3.4. Composition chimique

Les résultats des différentes mesures et analyses physico-chimiques que nous avons effectués figurent dans le tableau 2. Nous avons, pour les premiers prélèvements, effectué les analyses sur les échantillons de toutes les profondeurs; devant l'uniformité quasi totale et permanente de toutes les caractéristiques chimiques, nous n'avons par la suite analysé que les échantillons des 0, 10 et 20 m. (Les différences entre eux sont peu significatives et de l'ordre de grandeur de la précision des méthodes employées), dont les moyennes sont figurées ici. Ce premier résultat est une conséquence directe du mélange permanent et total qu'avait déjà révélé l'étude de la température. Cette distribution homogène des sels et matières dissoutes serait d'un effet capital sur la biologie du système. (RICHARDSON, 1975).

2.3.4. 1 Gaz Dissous

Oxygène et gaz carbonique sont dans des teneurs voisines de la saturation, en équilibre avec la pression atmosphérique. Cet équilibre permanent avec le milieu ambiant masque complètement les effets normalement sensibles du métabolisme sur la teneur en gaz dissous; tout au plus remarque-t-on un léger déficit en oxygène à proximité du fond.

2.3.4. 2 Alcalinité - pH - Pouvoir tampon

Le pouvoir tampon d'une eau naturelle sera d'autant plus important que l'acide carbonique (H_2CO_3 issu de la réaction du CO_2 sur l'eau) pourra former une quantité importante de bicarbonates et carbonates avec les ions alcalins et alcalino-terreux présents.

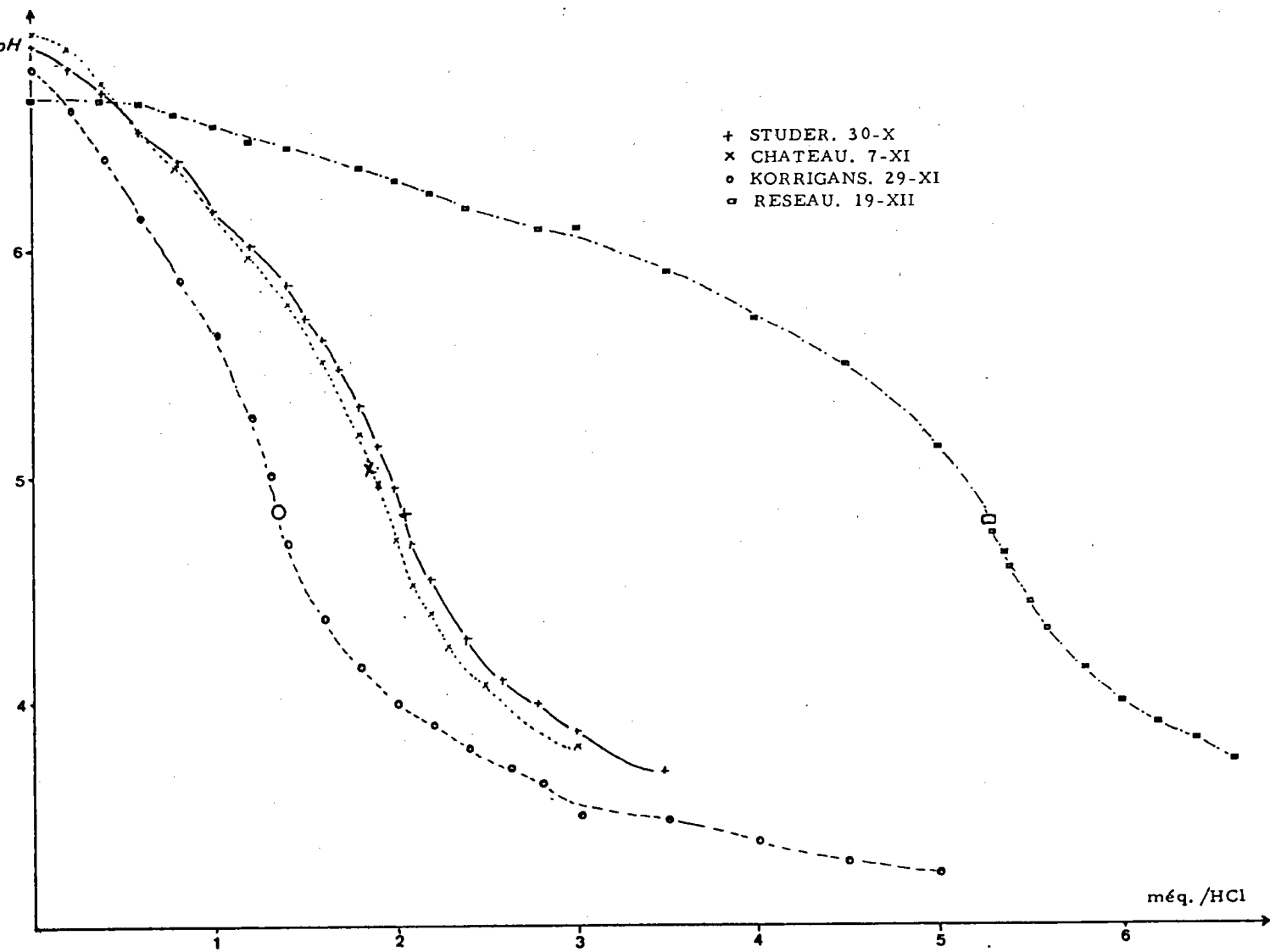


Fig. 10 : Courbes de neutralisation de l'alcalinité totale
 de 50 ml d'eau provenant des stations
 STUDER, CHATEAU, KORRIGANS, FERME, par HCL 0,005N.

Le pouvoir tampon est donc le résultat d'équilibres multiples dont les déplacements sont régis par les variations de la teneur en CO_2 , et qui se traduisent par des variations plus ou moins importantes du pH.

L'alcalinité totale des eaux du STUDER, de l'ordre de 0,20 à 0,22 meq/l, pour un pH de neutre à légèrement alcalin, est due essentiellement aux bicarbonates; le pouvoir tampon est faible, ce qui explique les difficultés que nous avons eu pour mesurer le pH sur le terrain : le moindre mouvement de l'échantillon pendant la mesure susceptible de modifier quelque peu la teneur en CO_2 se traduisait par des variations importantes du pH.

Nous avons porté sur le graphique (Fig. 10) les courbes de neutralisation de l'alcalinité de différents échantillons par l'acide chlorhydrique. Pour tous ces essais l'alcalinité est donc essentiellement due à l'ion HCO_3^- . L'addition d'un méq. (soit 1 millimôle) de HCL est équivalente à la libération par respiration d'un mM de CO_2 (VERDUIN 1964). Dans le cas du STUDER elle entraîne une variation de 0,7 unité pH pour seulement 0,1 unité sur un même volume d'eau du réseau; or les alcalinités respectives sont de 0,21 et 0,52 méq/l; l'alcalinité supérieure de l'eau du réseau n'est sans doute pas indépendante de son séjour au contact avec les ouvrages en maçonnerie : les teneurs en calcium y sont 2 ou 3 fois plus élevées qu'au STUDER. Ces courbes traduisent bien l'aptitude des eaux du STUDER entre autres à répercuter directement toute modification de la teneur en CO_2 (métabolisme) sur le pH, et aussi leur incapacité à l'immobiliser sous formes de sels.

2.3.4. 3 L'Azote

Les teneurs des trois formes de l'azote soluble que nous avons mesurées sont en général très faibles, voisines souvent du seuil de détection des méthodes employées.

L'azote nitreux est toute l'année absent ou mis en évidence à l'état de traces; c'est un phénomène normal dans un milieu bien oxygéné où il ne représente qu'une étape rapide dans les transformations métaboliques en azote nitrique ou ammoniacal.

L'azote nitrique est peu abondant; dans la mesure où l'on peut lui accorder une signification d'indice trophique, les teneurs relevées ici permettent de conclure à l'ultra-oligotrophie du milieu.

Son évolution au cours de l'année est difficile à interpréter : tout au plus peut-on observer un léger maximum à l'automne qui correspondrait pour cette période à une minéralisation accrue des décomposeurs et (ou) à une moindre activité par les organismes autotrophes (algues).

L'azote ammoniacal, $N-NH_4^+$ apparaît à des teneurs anormalement élevées; on en trouve habituellement dans les milieux mal oxygénés, à potentiel redox bas; la plupart des milieux que nous avons suivi présentent de la même façon des teneurs quelquefois surprenantes. Nous pensons que l'on peut relier ces fortes teneurs à une faible activité des décomposeurs : les excréments et sécrétions de matières organiques azotées des populations sont " bloquées " au " stade ammoniacal " dans la chaîne d'oxydation qui devrait normalement les conduire aux nitrates; il y aurait un défaut de minéralisation que l'on peut attribuer au dysfonctionnement des décomposeurs éventuels aux basses températures.

2.3.4. 4 Le Phosphore

Comme l'azote, c'est un élément trophique que l'on ne retrouve qu'à l'état de traces; malgré la sensibilité de la méthode, les teneurs en phosphore mesurées sont à peine significatives; l'importance des variations que l'on peut enregistrer est sans doute imputable à la méthode qui, dans le cas de mesures liminaires donne un pourcentage d'erreur élevé (CAPLANC 1974).

Notons la teneur particulièrement élevée ($P-PO_4=200 \mu g/l$) mesurée dans le déversoir le 2/12. Cette valeur n'est pas sans rappeler les $150 \mu g/l$ que nous avons trouvé dans l'eau interstitielle des sédiments par -28 m; les sédiments joueraient bien le rôle de piège à phosphore, qui serait relâché dans le milieu au fur et à mesure de sa consommation par les autotrophes (PETTERSON et Coll, 1974, GERHART et Coll. 1975).

2.3.4 5 Le Soufre

Le $S-SO_4$ que nous avons dosé représente sans doute la plus grande fraction du soufre assimilable en solution dans le milieu; les teneurs en sulfates sont assez variables, indépendantes apparemment de la biologie du système; elles peuvent être d'origine édaphique, mais plus probablement liées à une influence océanique (cf. 2.3.4.11).

2.3.4. 6 Le Fer

C'est un élément abondant du sol aux îles KERGUELEN (AUBERT de la RUE 1967) comme en témoigne la couleur rouge brique des dépôts qu'il peut former dans le fond des cours d'eau, sur les rochers suintants. Dans un lac bien oxygéné comme le STUDER, les sels de fer sont insolubles; on dosera donc ici le fer sestonique ou particulaire, impliqué dans la constitution de particules colloïdales, ou chélaté par des molécules organiques en solution, qui n'aura à notre niveau pas grande signification.

Remarque : nous avons effectué des dosages de fer sur des échantillons d'eau conservés 6 à 8 mois dans des flacons de polyéthylène, au retour en FRANCE métropolitaine, pour trouver des résultats nuls à chaque fois (alors que des dosages sur les mêmes échantillons effectués dans la semaine qui suivait le prélèvement révélaient des teneurs notables en fer total). Nous avons lors de travaux précédents (MAIRE, 1974) constaté cette diminution du fer en fonction du temps de conservation dans de tels flacons.

2.3.4 7 La Silice

On dose, par la méthode que nous avons employé, la silice dite réactive; cette expression signifie bien la parfaite ignorance que l'on a de la nature de la silice en solution; comme le fer, elle intervient dans l'équilibre chimique des sels dissous, et sa réactivité dépendra de sa forme en solution donc de différents paramètres tels que le pH, la température, le potentiel redox de la solution.

Les teneurs moyennes que nous mesurons au STUDER apparaissent relativement faibles, compte tenu de l'environnement minéral essentiellement siliceux; il faut donc admettre que dans les conditions physiques qui président, la silice est peu réactive, sinon peu soluble; signalons aussi que les échantillons toujours prélevés à une température inférieure à 10 C sont analysés à la température du laboratoire (16 à 18); la silice dans ces conditions pourrait polymériser et voir ainsi sa réactivité diminuer (BERTRU, comm. pers.) Nous ne pouvons en tout cas nullement mettre en évidence la moindre relation entre la teneur en silice et les populations de diatomées, relation couramment évoquée pour expliquer les fluctuations de la teneur en Si-SiO₂ (GARDINER, 1941 - LUND, 1950 - MILLERIOUX, 1976).

2.3.4.8 Calcium et Magnésium

Les formes minéralogiques du calcium sont assez rares aux KERGUELEN, réduites à quelques filons bien localisés d'aragonite entre autre, d'où les teneurs régulièrement faibles en solution. Le magnésium est un peu plus abondant (de l'ordre du double si l'on exprime Ca^{++} et Mg^{++} en még) qui provient peut-être de la dégradation des argiles du bassin versant. Calcium et magnésium ont un rôle réduit sur la biologie du milieu, dans la mesure où ils interviennent rarement comme facteurs limitants de la croissance, mais ils déterminent le degré de dureté de l'eau (ici douce et agressive) et surtout son pouvoir tampon.

2.3.4.9 Sodium, Potassium, Chlorure

Leurs teneurs élevées évoquent sans conteste la proximité immédiate de l'océan et ils dominent largement la minéralisation de l'eau.

2.3.4.10 Conductivité, Minéralisation

Avec une conductivité voisine de 70 $\mu\text{mho/cm}$ les eaux du STUDER entrent dans la catégorie des "eaux très faiblement minéralisées" (de 350 à 50 $\mu\text{mho/cm}$; en-deçà les eaux sont dites de qualité météoriques), selon la classification établie par RICHARD et VAN CU (1961, in DUSSART 1966). Selon l'équation définie empiriquement par ces auteurs, on peut calculer qu'elles contiennent en moyenne 60 mg/l de sels dissous environ. Les fluctuations saisonnières sont difficiles à interpréter : tout au plus une variation de 4% sans grande signification statistique ni chimique

2.3.4.11 Conclusion

Rappelons ici quelques uns des grands traits qui caractérisent la physico-chimie du lac.

Turbidité élevée qui ne semble pas liée à la densité du phyto-plancton, mais à un taux important de matières en suspension relatif au brassage permanent du lac. L'atténuation importante de la lumière apparaîtra nettement à l'étude des profils de production primaire.

Isothermie permanente de l'ensemble de la masse d'eau qui se traduit par une homogénéisation des sels dissous sur tout le profil et le maintien des gaz dissous à des teneurs toujours voisines de la saturation.

La qualité chimique des eaux du STUDER se situe dans la moyenne de celle que nous avons pu mesurer par ailleurs pendant notre campagne.

2.3.5. Physico-chimie des " Autres Stations "

Ces " autres stations " sont celles que nous avons définies précédemment et qui sont situées géographiquement sur la carte de la Fig.2. Les prélèvements ont été effectués depuis la rive, dans le courant des rivières ou des déversoirs des lacs ou étangs (c'est ainsi qu'ont été effectués également les prélèvements au STUDER quand nous n'avons pu rejoindre la station en bateau). Les prélèvements simultanés d'algues (planctoniques, épiphytiques et épilithiques) effectués ont été confiés à des spécialistes (LE COHU, Université de RENNES; Laboratoire d'algologie du Museum d'Histoire Naturelle). Ces analyses, qui s'écartent de l'objet propre de cette étude, celle du lac STUDER, enrichissent opportunément la connaissance générale des eaux de l'archipel et permettent d'en aborder le déterminisme

La qualité des eaux présente une " désespérante " uniformité dans l'espace (qui finalement ne représente qu'une assez faible fraction de l'Archipel), et au cours de l'année comme en témoigne l'étude itérative de certaines stations; c'est le résultat d'abord d'une certaine homogénéité de l'environnement et ensuite de la monotonie du climat tout au long de l'année. Les caractères dominants seront donc :

- une température régulièrement basse puisqu'elle dépasse rarement 10° dans les eaux courantes; signalons toutefois que les petites mares et étangs peuvent, en période de beau temps, se réchauffer considérablement : nous avons mesuré le 25 décembre 1975 des températures de 19° en surface de la retenue d'eau de la rivière de la FERME. Les rivières ne gèlent pas en raison du courant, mais la plupart des lacs et étangs abrités sont complètement recouverts de glace une bonne partie de l'hiver (NOUGIER, en hiver 1964 aurait observé le lac STUDER entièrement recouvert de glace, en août 1975, nous avons seulement observé une ceinture de glace de quelques mètres de large le long des rives les mieux abritées).

- les teneurs en sels trophiques (sels de l'azote et du phosphore notamment) sont toujours très basses, caractéristiques d'une oligotrophie prononcée; les quantités relativement importantes d'azote ammoniacal sont communes à un certain nombre de milieux; nous avons conclu à un très faible taux de minéralisation, le métabolisme des décomposeurs devant être limité par les faibles températures : ainsi la quantité surprenante (et vérifiée) d'azote ammoniacal mesurée à BOSSIERE ne nous paraît pas étrangère à l'importante densité des goélands attirés dans le secteur par le gigantesque banc de moule du fjord BOSSIERE. Cette oligotrophie généralisée de tous les milieux est donc issue d'un "turn over" des éléments trophiques ralenti au niveau des décomposeurs, l'auto-épuration des eaux étant diminuée comme le métabolisme des organismes qui en sont habituellement responsables.
- les pH sont voisins de la neutralité, et mesurés sur le terrain, révèlent un pouvoir tampon des plus modestes; les concentrations en bicarbonates sont faibles, dans un rapport normal avec la quantité des alcalino-terreux ; le calcium est peu abondant; les teneurs que nous avons mesurées à la rivière du CHATEAU (qui sont légèrement inférieures à celles que rapporte BERTHOIS 1969), à la rivière NORVEGIENNE et à l'étang du MAGNETISME, légèrement supérieures à la moyenne des autres stations, pourraient être reliées à la dissolution de quelques minéraux calco-magnésiens favorisée par le temps de résidence prolongé des eaux sur les bassins versants importants et peu pentus (BERTHOIS, 1969).
- le lac FROID présente également une teneur en calcium relativement élevée; la présence, au flanc de MONTAGNES VERTES qui le domine d'une strate calcaire fossile (NOUGIER 1970), pourrait ne pas y être étrangère. L'eau du réseau enfin et celle de la rivière de la FERME ont une teneur en calcium qui pourrait être liée au contact qu'elles ont avec des ouvrages en maçonnerie; LESEL et COLL 1971 rapportent les valeurs de 6,5 et 3,0 mg/l de calcium respectivement pour la rivière de la FERME et du CHATEAU qui confirme cette hypothèse.
- GORHAM (1961, in TYLER, 1971,) démontre que la composition chimique des eaux naturelles est sous la dépendance de cinq facteurs principaux, dont seulement un à la fois serait déterminant, les autres secondaires.

Comme le met en évidence TYLER (1971) celui qui domine au KERGUELEN est sans conteste le facteur océanique (O.O.F. : Oceanic Origin Factor) puisqu'il intervient, selon lui, pour des taux de 64 à 82% calculés d'après la formule d'ANDERSON, à partir de résultats d'analyses de 4 échantillons différents, dont un du lac BLEU et probablement de l'étang du MAGNETISME ; l'influence géochimique serait ici le premier des facteurs secondaires.

- les teneurs en chlorure et en sodium apparaissent de toute évidence liées à la proximité de l'Océan; DRISHE (1940, in DUSSART, 1966) et BERTRU (1976) constatent que les teneurs en chlorure des eaux de précipitation et par conséquent d'un certain nombre de collections d'eau sont directement et significativement corrélées avec l'exposition et la distance qui les séparent de l'Océan; si l'on évoque l'aspect déchiqueté de l'Archipel (qui met, comme le soulignait AUBERT de la RUE en 1932, tous les points de l'île à proximité immédiate de l'Océan), la force et la constance des vents, on comprend pourquoi cette influence marine est si importante, tant par le biais des précipitations que par les embruns sensibles lors des tempêtes à des distances considérables de la côte; ainsi peut-on mesurer des teneurs de 76 mg/l de Cl^- dans le lac des STERNES qui se situe à quelques dizaines de mètres du littoral, sous les vents dominants; ainsi s'expliquent également les fluctuations de ces teneurs en Cl^- , soumises à quelque coup de vent porteur d'embruns ou à quelque précipitation plus ou moins abondante.
- les teneurs en sodium et potassium (qui n'ont été mesurées qu'au STUDER) vont dans le sens de cette explication. On trouve cependant deux fois plus de sodium que de potassium (les deux étant exprimés en méq/l); ce fait est confirmé par les analyses de TYLER (1971) qui conclut à une influence géochimique fréquemment rencontrée sur les substrats volcaniques (BAYLY 1964, GORHAM 1957, in TYLER 1971).
- le rapport Na^+/K^+ voisin de 20 est à peu près le double de ce qui est proposé dans la littérature pour les eaux douces. Si dans les eaux océaniques limitrophes le rapport moyen est de 30 environ, la teneur de ces cations serait un compromis entre les deux influences géochimique et océanique (HARVEY 1945 in DUSSART 1966).

Les résultats de ces études physico-chimiques confirment le caractère des eaux de l'Archipel tel qu'il est rapporté dans la littérature. Il manque évidemment à nos tableaux un certain nombre de données telles que les teneurs en oligoéléments.

STATION		(lac)	ALBATROS (riv. des)				AMERICAINS (riv. des)		(lac)	BLEU (lac)	BOSSIERE (cascade)		CHATEAU (riv. du)				FERME (riv. de la)				FROID (lac)
		ALICIA	26.6/14h	7.11/12h	6.1/11h	27.4/11h	7.12/14h	2.10/13h	7.9/13h	9.5/15h	23.11/	29.1/	23.5/	31.7/15h	7.11/15h	11.3/	1.8/11h	9.10/10h	15.12/15h	7.10/16h	
Date / Heure		8.2/13h																			
pH		8.7	6		8.4											7.3	7.0	7.3			
Température	°C	8.9	0.2	10.3	10.1		9.2				5.1			0.2	9.6		2.4	5.5	14.1	0.9	
Alcalinité	még/l	0.26	0.16			0.11	0.15	0.22	0.28	0.18	0.13	0.12	0.15	0.20	0.18	0.35	0.15	0.24	0.25	0.13	
Conductivité	µmho/cm	216	89	95.5		59	58	301	129	66	73.7	80	69	91	77	139	145	120	129	57	
Sels dissous	mg/l	207	76.6	86.8		50.8	53	210	111	57	67	69	59.4	78.3	70	120	125	103	117	49	
N-NO ₂ ⁻	mg/l			ε	ε			0	0	0	0			ε	0	ε		0	ε	0	
N-NO ₃ ⁻	mg/l			ε	ε			ε	0.01	ε	ε			0.008	ε	ε		ε	0.002	ε	
N-NH ₄ ⁺	mg/l							0		0.07	0.15	0.07		0.09		0.17					
P-PO ₄ ³⁻ sol/tot	mg/m ³		-/3		3.3/-	-/7.3	4.6/-		-/11.8	2.8/13.2	4.3/-									0	
S-SO ₄ ²⁻	mg/l			3.70			3.05	3.80	3.40	10	1.35				3.25					2.75	
Si-SiO ₂	mg/l	0.35	2.1			2.9	2.81	2.94	2.71	1.8	2.03	3.0		2.50	2.43	1.40	1.90	1.39	1.14	1.53	
Fer total	mg/l		0.15			0.06				4.3			0.27	0.31			0.11				
Calcium	mg/l		1.48	1.93		1.52	1.92	2.84	2.60	2.40	1.79	4.40	1.68	2.37	2.57	4.40		1.68	3.52	3.04	
Magnésium	mg/l	6.85		2.95		2.95	1.65	3.30	3.37	1.90	1.80	3.45	2.80	4.65	2.15	5.35	4.65	3.60	3.95	1.85	
Chlorure	mg/l			16.68	17.60	17.90		36.50	19.70	14.75			18.15	21.40	14.91		31.91	24.14		10.65	
Sodium	Mg/l																				
Potassium	mg/l																				

Tableau 2 : Résultats des analyses physico chimiques

STATION	MARVILLE (lac)			NORVEGIENNE (riv.)			RATMAI. (riv.)	STERNES (lac des)			KORRIGANS (déversoir des)						MAGNETISME (étang du)				
	Date / Heure	19.10/13h	26.6/13h	31.7/12h	7.11/14h	6.1/17h	20.10/11h	7.7/11h	2.10/16h	15.12/11h	2.4/	9.5/	24.7/	13.8/13h	10.9/	23.10	29.11/	6.1/	7.7/15h	2.10/16h	16.12/11h
pH		7	6.5			8.6		7.8	7.0	7.2									7.3	7.0	7.3
Température	°C	3.1	0.2	0.0	10.6	8.9	7.2	0.0	4.6	12.6	6.0	3.5	1.2	0.6	2.8	6.7	9.0	13.2	0.0	4.4	9.3
Alcalinité	méq/l	0.19	0.19	0.35	0.25		0.29	0.18	0.19	0.12	0.12	0.15	0.12	0.13	0.12		0.13				0.23
Conductivité	µmho/cm	141	78	111	82		198	353	293	328	95	94	103	77	93	95	84		165	113	142
Sels dissous	mg/l	121	67	86	74		170	229	205	230	82	81	89	66	80	82	85		142	97	129
N-NO ₂ ⁻	mg/l				0	0	ε		0.010	0.012			ε	0	0	0					
N-NO ₃ ⁻	mg/l			0.028		ε	0.042		0.35	0.038			0.013	0.017	0.025		ε				0.022
N-NH ₄ ⁺	mg/l			0.10					0.06	ε				0.03			0.04				
P-PO ₄ ³⁻ sol/tot	mg/m ³		0/15			3.3/-		ε/12.3		4.1/-	4/-	3.6/9.7		3.1/-	3.5/-		0		7.2/11.8		4.3
S-SO ₄ ²⁻	mg/l	3.95					2.60			6.4						3.25	2.9				3.2
Si-SiO ₂	mg/l	1.16	2.52	3.00			1.43	1.75	1.79	0.84	1.37	1.20	1.30	1.53	1.54	1.39	1.28		2.25	1.43	0.41
Fer total	mg/l		0.39	0.09				0.24			0.11	0.06	0.11						0.12		
Calcium	mg/l	1.92	2.84						3.64	5.29	2.41	1.96		1.68	1.52		1.77			2.20	3.52
Magnésium	mg/l	2.30		5.35	2.35		7.35	9.75	6.25	6.35	3.50	3.70	2.80	1.80		1.25	2.65		5.10	2.60	3.95
Chlorure	mg/l	29.80		26.92	14.91		45.44	53.6	76.30	60.35			22.92			19.88			39.40	23.43	
Sodium	mg/l																				
Potassium	mg/l																				

Tableau 2 : Suite

STATION		STUDER (lac 1)															* DEVERSOLR					STUDER (riv.)	SUD (riv. du)			"SWAINS" (lac)
		19.1	9.3	23.3	19.4	20.5	*16.6	26.7	21.8	18.9	*7.10	30.10	*2.12	3.1	17.1	22.7/10h	3.8	19.9	14.12	6.9/13h						
Date /		7.6	7.1	7.0	7.6	7.7	7.6	7.6	7.2	7.5		8.3	8.5	8.4	8.0											
pH		8.7	8.3	8.3	5.6	2.8	0.7	0.9	0.8	0.9	1.6	4.2	5.7	7.6	8.0	0.4(-)										
Température	°C	0.21	0.22	0.20	0.21	0.21	0.22	0.20	0.20	0.20	0.22	0.21	0.26	0.21	0.22	0.20	0.15	0.18	0.18	0.12						
Alcalinité	méc/l	70	71	68	70	69	70	70	69	72	72	67	92	69	70	79	80	65	62	193						
Conductivité	µmho/cm	60	61	58	60	60	60	60	59	62	62	61	84	59	60	68	70	56	56	135						
Sels dissous	mg/l		ε	ε	0	0.001	ε	ε	0	0	0	0	0	0		ε			ε	0						
N-NO ₂ ⁻	mg/l		0.012	0.04	0.02	0.06	0.004		0.015	0.002		0	0.001	ε		0.017			ε	0.002						
N-NO ₃ ⁻	mg/l			ε	0.05		0.02	0.09	0.01			0	0.10			0.10			0							
N-NH ₄ ⁺	mg/l				4/-	3/10	6.4		10.7	10		0	2.00	3.3				8.2/-	6.5	0						
P-PO ₄ ³⁻ sol/tot	mg/m ³								2.60			1.35	1.50							2.54						
S-SO ₄ ²⁻	mg/l		0.2			5.0														2.54						
Si-SiO ₂	mg/l			1.81	1.75	1.66		1.42		1.79	1.99		1.84			1.92	1.92	2.66	2.21	1.61						
Fer total	mg/l					0.07	0.06		1.80							0.39	0.11									
Calcium	mg/l	5?			2.85	1.88	2.44		2.68	1.64	1.68							1.88	2.40	3.12						
Magnésium	mg/l	3.50	3.50	3.35			3.70	3.45	2.30	2.50	1.00		2.30			3.50	3.35	2.55	2.00	4.35						
Chlorure	mg/l			12.25			19.43	15.35	12.07		11.36	12.07		12.25		15.30	16.60	12.42		44.37						
Sodium	mg/l			19.0			18.2	18.0				20.5	18	17												
Potassium	mg/l			1.08			0.80	0.79				1.08	0.75	0.91	1.											

Tableau 2 : Suite

Les échantillons que nous avons commencés à traiter en vue de ces analyses ont dû être abandonnés . La connaissance de la physico-chimie du STUDER mériterait aussi quelques approfondissements : ainsi n'avons nous étudié d'aucune façon les sédiments qui auraient pu nous apporter une précieuse information quant au dynamisme des sels trophiques.

Ces résultats cependant permettent d'entrevoir ce que sera la biologie du système, telle que l'on puisse à priori prévoir :

- une sélection rigoureuse des organismes par un environnement sévère
- un métabolisme ralenti notamment par les basses températures

Ces résultats traduisent déjà les relations étroites et réciproques organisme-milieu. C'est seulement après l'étude de ces organismes, la fraction du biome représentée par les algues, que nous pourrons juger de ces relations.

3 - PEUPELEMENTS PHYTOPLANCTONIQUES

3-1 Etudes qualitatives

3-1-1 Connaissances antérieures

THEREZIEN (1976) avant d'entreprendre l'étude systématique des récoltes effectuées par lui-même de 1971 à 1974 dans les îles du domaine subantarctique (COUTE et THEREZIEN 1977) a fait une utile et critique revue de la bibliographie existante en la matière. Cette exploitation met en évidence une grande dispersion des travaux, souvent anciens, rendus la plupart du temps inaccessibles, faute de dessins ou de diagnoses précises (ARCHER 1812, REINSCH 1876, 1878, GAIN 1812, in COUTE et Coll.1977).

Les travaux de WILLE (1924) puis de MANGUIN et BOURRELLY (1954) constituent les premières approches modernes de ces populations algales et auront servi de références essentielles dans notre approche systématique, ceux de COUTE et THEREZIEN (1977) n'ayant été publiés qu'après nos propres observations.

3-1-2 Matériel et méthodes

Les récoltes ont été effectuées :

- au filet à plancton type WISCONZIN à maille de 40 μ , en pleine eau

dans les lacs, et dans le courant des cours d'eau. Des traits de filet plus ou moins longs ont permis une concentration des échantillons sans dimension quantitative.

- par grattage du substrat ou l'expression des végétaux (mousses) immergés pour les espèces épilithiques et épiphytiques.

De telles récoltes ont été systématiquement effectuées à chaque prélèvement d'eau pour analyse et même quelquefois au hasard des déplacements quand une station est apparue à priori particulièrement riche ou caractéristique.

Les premières observations, photos ou dessins ont été faits sur le matériel vivant au laboratoire, dans les 48 heures qui ont suivi le prélèvement, les échantillons étant ensuite fixés (LUGOL + Formol) et stockés en vue d'un éventuel examen ultérieur.

3-1-3 - Résultats

Dans le cadre de notre travail, nous n'avions ni le but ni les moyens de procéder à un travail de systématicien, soit à la détermination des différentes espèces récoltées lors des quelques 200 prélèvements effectués, pour les raisons suivantes :

- nous n'étions d'abord pas qualifiés pour le faire : la systématique est une affaire de spécialiste que nous ne prétendons pas être et fait appel à de solides bases de connaissances; ceci est d'autant plus justifié face à la nécessité de faire des diagnoses de peuplements pratiquement inconnus et qui ont toute chance d'être originaux (milieu géographiquement isolé, environnement particulier et caractéristique). Nous avons donc préféré nous abstenir de formuler des déterminations contestables.

- L'étude systématique en algologie implique également une somme de travail considérable (observations multiples et minutieuses, recherches bibliographiques) incompatible avec les délais relativement courts dont nous pouvions disposer.

Enfin, ce même travail systématique avait été entrepris avant nous par des spécialistes sur des échantillons issus de stations identiques ou voisines des nôtres et sur d'autres encore. Nous courrions donc le risque d'un double emploi inutile, au pire nuisible dans la confusion qui aurait pu en découler.

Afin cependant de ne pas perdre totalement le bénéfice de ces nombreuses récoltes dont il nous est apparu opportun d'effectuer les prélèvements sans préjuger du dépouillement éventuel, nous les avons confiés à des spécialistes et notamment à LE COHU qui a entrepris en collaboration avec d'autres algologues l'étude systématique du groupe des diatomées susceptibles de compléter l'étude de COUTE et THEREZIEN (1977).

Pour ces raisons, l'étude qualitative de nos échantillons d'algues pourra paraître sommaire. A partir de l'examen rapide de l'ensemble de nos récoltes, elles nous auront permis de déterminer les grands traits caractéristiques des peuplements, d'apprécier globalement la répartition des taxons principaux sur l'ensemble de nos stations. L'étude des seuls échantillons en provenance du Lac STUDER aura été un peu plus approfondie dans la mesure où elle constitue un élément de l'étude écophysiological que nous nous sommes proposés de réaliser. Si l'on est loin encore d'un travail de systématicien, les résultats obtenus n'en constituent pas moins un outil utile à la poursuite de notre étude.

3-1-3-1 - Caractères généraux de la flore algale

L'observation de nos échantillons nous a permis de déterminer les caractères généraux de cette microflore définis par les auteurs cités plus haut.

Quelque 12 à 15 espèces d'algues filamenteuses (Conjugales, Chaetophorales) constituent 99% de la biomasse algale. Ces espèces essentiellement benthiques se développent en véritables fleurs d'eau, en été, dans les collections d'eau peu profondes. A ces quelques espèces dominantes et ubiquistes s'ajoutent d'autres espèces nombreuses représentées par de très rares individus dont la présence pourrait être considérée comme accidentelle. (MANGUIN et BOURRELLY, 1964).

Les formes sexuées de reproduction n'ont jamais pu être observées dans nos prélèvements. L'apparition de telles formes, quel que soit le milieu, n'est jamais facilement observable, (phénomène fugace contrôlé par des conditions d'environnement sans doute précises) mais aux KERGUELEN, malgré quelques séries de prélèvements itératifs moins qu'ailleurs encore. HOOKER (1845) notait déjà l'absence dans ses récoltes de spécimens en phase de reproduction sexuée qui sont en général (et pour les Zygnematacées particulièrement) indispensables à la détermination spécifique. HIRANO (1965) met en évidence la même absence qu'il juge significative et l'attribue à des paramètres environnementaux extrêmes (il est vrai que son étude porte sur des peuplements Antarctiques donc soumis à un climat plus rigoureux encore). Les espèces les mieux adaptées, donc les plus abondantes seraient capables de s'affranchir des formes sexuées de reproduction (qui se décomposent souvent en stades longs et vulnérables) les remplaçant par les formes de multiplication végétative.

Une autre hypothèse vient à l'esprit qui peut compléter la précédente : quels que soient les facteurs environnementaux (où la température doit jouer un rôle prépondérant) la faible amplitude de leurs variations au cours du cycle annuel serait ici responsable de cet état de fait. Il manquerait le " déclancheur " au phénomène de reproduction sexuée, qui pourrait être une température périodiquement plus élevée, mais surtout une variation de température dans le temps assez sensible pour jouer ce rôle; la fructification peut être considérée comme une réponse à une variation d'un ou plusieurs paramètres de l'environnement, avec génération d'une forme de résistance que constitue l'oeuf au cas où le milieu deviendrait hostile, ou au contraire épanouissement et expression optimale des potentialités du végétal dans un environnement favorable.

Nous avons mis en culture dans leur milieu d'origine et à température du laboratoire un certain nombre de colonies algales et avons obtenu la fructification d'au moins deux espèces de Zygnema de deux Spyrogyra , d'un Oedogonium d'une Draparnaldia et sans doute de quelques chlororoccales.

Ce résultat n'est opposable ni à l'une ni à l'autre des hypothèses et, à moins d'attribuer aux effets secondaires du confinement (environnement défavorable) une action rapide, le facteur déterminant de ce phénomène peut être aussi bien une température supérieure que la variation de température provoquée.

La répartition des espèces traduit par son homogénéité celle de la qualité des eaux, dans l'espace et dans le temps. Nous verrons ultérieurement dans l'analyse plus fine des peuplements du Lac STUDER ce qu'il faut penser des successions de populations au cours du cycle annuel. C'est donc essentiellement la typologie des milieux qui déterminera la diversité des peuplements observés d'une station à l'autre.

Les algues filamenteuses des genres Spirogyra, Mougeotia, Oedogonium, Draparnaldia sont dominantes dans tous les milieux lotiques et ubiquistes.

L'espèce Staurastrum Sebaldi (Nordst.) n'a été observée qu'au Lac des STERNES. Cette représentation significative et exclusive n'est sans doute pas indépendante du caractère original de la qualité chimique de ces eaux (voir plus haut, teneur en azote et en chlorure).

Le genre Pediastrum est particulièrement bien représenté au Lac MARVILLE dont Pediastrum Boryanum, var. campanulatum (WILLE) recensé par MANGUIN et BOURRELLY (1954) et Pediastrum Marvillensis que COUTE et THEREZIEN (1977) décriront comme une nouvelle espèce.

3-1-3-2 - Peuplement phytoplanctonique du Lac STUDER

3-1-3-2 1 - Détermination systématique

Nous avons donc essayé d'approfondir un peu plus avant la détermination des algues récoltées périodiquement au Lac STUDER ce qui nous a permis de dresser ci-après la liste des espèces ou taxons rencontrés dans nos prélèvements.

EUCHLOROPHYCEES

0. Volvocales	F. Chlamydomonadacées	<u>Chlamydomonas</u> sp. stade <u>palmella</u>
0. Tetrasporales	F. Tetrasporacées	<u>Tetraspora</u> ssp. (=chloro 10u)
0. Chlorococcales	F. Oocystacées	<u>Ankistrodesmus</u> <u>Braunīī</u> ; Næg. <u>Falcatus</u> ; Corda <u>Chlorella</u> sp. (chloro < 10 μ) <u>Oocystis</u> <u>crassa</u> var. <u>Marsonīī</u> ; Lemer
	F. Radiococcacées	<u>Eutetramorus</u> <u>globosus</u> ; Walt <u>planctonica</u> ; Korch (chloro < 10 u) <u>Radiococcus</u> sp.
	F. Dictyosphaeriacées	<u>Botryococcus</u> <u>Braunīī</u> ; Kutz
	Scenedesmacées	<u>Crucigeniella</u> <u>rectangularis</u> ; Næg. <u>Scenedesmus</u> <u>quadricauda</u> ; Turp. sp.
	F. Hydrodictyacées	<u>Pediastrum</u> <u>Boryanum</u> ; Turp. var <u>longicorne</u> Reinsch Fo. <u>mamillosum</u> ; Krieg sp.

ULOTHRICOPHYCEES

0. Ulothricales	F. Ulothricacées	<u>Ulothrix</u> sp.
	F. Microsporacées	<u>Microspora</u> <u>pachyderma</u> ; Lager
0. Prasiolales	F. Prasiolacées	<u>Prasiola</u> sp.
0. Chaetophorales	F. Chaetophoracées	<u>Draparnaldia</u> sp. <u>Stigeoclonium</u> sp.
0. Oedogoniales	F. Oedogoniacées	<u>Bulbochaete</u> " sphérique " " rectangulaire " <u>Oedogonium</u> sp. 1 sp. 2

ZYGOPHYCEES

0. Zygnematales

F. Zygnematacées

<u>Mougeotia</u>	ssp.
<u>Spirogyra</u>	ssp. (3 ⁺)
<u>Zygnema</u>	ssp.
<u>Zygogonium</u>	sp.

F. Desmidiacées

<u>Closterium</u>	<u>aciculare</u> ; West <u>cornu</u> ; Ehr. <u>Cynthia</u> ; De Not. <u>Kutzingii</u> ; Breb. ssp.
<u>Cosmarium</u>	<u>quadrilobatum</u> sp. nov. <u>Botrytis</u> Menegh. <u>contractum</u> var. <u>minutum</u> Delp.
	ssp.
<u>Hyalotheca</u>	<u>Dissiliens</u> Breb
<u>Sphaerosozma</u>	<u>Aubertianum</u> ; West var <u>Archerii</u> ; Gutz
<u>Spondylosium</u>	<u>planum</u> ; Wolle
<u>Staurastrum</u>	<u>ellipticum</u> ; West sp.

XANTHOPHYCEES

0. Vaucheriales

F. Vaucheriacées

<u>Vaucheria</u>	sp.
------------------	-----

CYANOPHYCEES

0. Chroococcales

F. Chroococcacées

<u>Aphanocapsa</u>	sp.
<u>Microcystis</u>	<u>aeruginosa</u> ; Kutz

0. Nostocales

F. Rivulariacées

<u>Rivularia</u>	sp.
------------------	-----

F. Scytonematacées

<u>Tolipothrix</u>	<u>Limbata</u> ; Thuret
--------------------	-------------------------

F. Nostocacées

<u>Anabaena</u>	ssp.
<u>Nostoc</u>	ssp.

F. Oscillatoriacées

<u>Lyngbia</u>	<u>Shacketoni</u> ; West <u>Subtilis</u> ; West ssp.
<u>Oscillatoria</u>	<u>subbrevis</u> ; Schmidle
<u>Phormidium</u>	<u>autumnale</u> ; Agard <u>cebennense</u> ; Gomont

Diatomées

Pour mémoire

3-1-3-2 2 - Résultats - interprétations

A côté des taxons typiquement planctoniques tels que les Chlorococcales, Desmidiacées, Chroococcales, Nostocales, on relève la présence d'un certain nombre de représentants de taxons habituellement benthiques (Zygnematacées, Oedogoniacées ...). Leur présence sensible traduit une agitation permanente de l'ensemble de la masse d'eau, phénomène que nous avons mis en évidence par ailleurs.

- Botryococcus Braunii, dont le caractère dominant est mis en évidence dans la suite de l'étude est une espèce ubiquiste. Son caractère dominant serait révélateur de l'oligotrophie du milieu (HUTCHINSON 1957).
- L'abondance et la diversité des Desmidiées (dont un grand nombre aura échappé à nos investigations ou possibilité de détermination) réputées acidophiles est à rapprocher de la faible teneur en calcium (ambiguïté du caractère calcifuge, acidophile, réalité physiologique ou effet de population ?).

Ce peuplement est caractéristique d'un milieu froid, faiblement minéralisé et de type oligotrophe.

Pour les raisons invoquées plus haut, ces déterminations n'ont pas la valeur d'un inventaire systématique. Remarquons notamment un grand nombre de déterminations approchées au seul genre (bien que certaines espèces aient pu être distinguées morphologiquement et l'ont été pour la suite de notre travail,) ainsi que la citation des Diatomées pour mémoire : une diversité élevée parallèlement à une représentation extrêmement médiocre nous ont conduit à négliger leur étude. Celle-ci a été entreprise sur les mêmes échantillons par LE COHU.

Ces résultats ne constituent pas une fin en soi, mais un des maillons de l'étude de ces peuplements du lac qui seront par la suite examinés sous leur aspect quantitatif et d'éléments fonctionnels d'un écosystème.

3-1-4 - Référence à l'étude de COUTE et THEREZIEN (1977)

A côté des résultats obtenus par COUTE et THEREZIEN (1977) dont nous n'avons eu connaissance qu'après nos propres observations, les nôtres, sans être démentis, apparaissent bien fragmentaires. Il est vrai que l'étude de ces auteurs porte sur un échantillonnage beaucoup plus large que celui que nous avons pu faire (stations de la côte ouest de l'Archipel notamment où l'exposition originale a toute chance de créer des milieux sensiblement différents de ceux que nous avons prospectés).

343 taxons dont 13 nouveaux sont décrits par ces auteurs (Diatomées exclues).

Leurs conclusions confirment et complètent celles que nous avons pu formuler. L'endémisme est réduit à 18 taxons dont 16 sont décrits ici pour la première fois.

Les populations phytoplanctoniques présentent une certaine similitude avec celles des terres arctiques soumises à un climat comparable. Ce faible degré d'endémisme et cette convergence avec des peuplements situés sur d'autres latitudes, la difficulté de discerner des lois de répartition des espèces sur le territoire lui-même sont imputés à la migration des oiseaux et à la violence des vents qui " brouillent " une distribution relative et significative des taxons.

Une analyse plus fine de leur récolte leur permet cependant d'observer une répartition discrète des peuplements en fonction notamment de la typologie des milieux. Les lacs constituent des biotopes " caractérisés par leur pauvreté et leur banalité ". Comme nous, ces auteurs n'ont retrouvé Cosmarium quadrilobatum sp.nov. que dans le système STUDER.

3-2 - Etude quantitative et dynamique des populations

Ainsi que nous l'avons vu plus haut, l'étude qualitative ou la détermination des taxons d'un peuplement apporte une information générale et permet notamment de mesurer le degré d'endémisme et répartition dans l'espace, la valeur écologique des différentes espèces rencontrées comme leur degré d'affinité avec tel ou tel type de milieu.

Dans le cadre de notre étude, elle est un moyen d'évaluer taxon par taxon les populations en fonction du temps et en relation avec d'autres paramètres du milieu. L'évolution propre de la biomasse de chaque taxon sera plus ou moins largement inféodé à ces paramètres et la résultante ou structure du peuplement composite à un moment donné donnera une image des facultés adaptatives des espèces. Enfin, la biomasse, somme pondérale des individus présents à un instant donné, nous renseigne précisément sur le niveau trophique du milieu. Cette biomasse phytoplanctonique étant à la fois le résultat et l'agent du phénomène de production primaire.

3-2- 1 - Notion de biomasse

La biomasse est la quantité de matériel vivant contenu dans un volume d'eau donné. C'est le " Standing-crop " des Anglo-saxons qui concerne ici le seul phytoplancton.

Il existe un certain nombre de techniques destinées à évaluer cette biomasse qui toutes tentent d'échapper à la méthode la plus rigoureuse, mais aussi la plus fastidieuse, celle de la numération espèce par espèce des individus et l'estimation de leur volume cellulaire.

Ces techniques consistent à doser la concentration dans un volume d'eau d'un ou plusieurs constituants de la matière vivante (ATP, ADN, Chlorophylle) en relation pondérale plus ou moins constante avec la biomasse. La technique du comptage des particules (par tranche de taille) au compteur de particules est une approche également utilisée avec un certain succès. Notons qu'elle ne peut cependant faire la différence entre un organisme vivant et une particule (minérale ou même un organisme mort comme une frustule de diatomée) en suspension.

De plus, toutes ces méthodes, aussi commodes et élégantes soient elles, ne fournissent aucun renseignement sur la structure de la population, sa composition spécifique dont les variations sont au même type que la biomasse totale, une réponse à un état du milieu.

Je m'en suis donc tenu à la technique traditionnelle du comptage en l'adaptant aux impératifs de terrain et dans le sens d'une simplification opportune.

3-2- 2 - Principe et méthode d'estimation

L'estimation de la biomasse implique le comptage des individus de chaque taxon contenus dans un volume d'eau connu. On calcule pour chaque unité dénombrée le volume moyen, si l'on considère que la densité de ces organismes est voisine de celle de l'eau, on obtient par la relation $10^9 \mu\text{m}^3 = 1 \text{ mg}$

- la biomasse rapportée au litre ou au m³ d'eau
- la composition taxonomique du peuplement

Selon ce principe et les objectifs préalablement donnés, la méthode aurait consisté à prélever un échantillon d'eau d'un volume suffisant pour que les dénombrements aient une signification même pour les espèces les plus discrètes, soit 5 à 10 l d'eau pour chacune des profondeurs à chaque date de prélèvement. Pour des raisons de logistique et en raison de la faible densité des peuplements estimés à priori, nous avons été conduits à simplifier la méthode dans le sens du protocole suivant :

Nous avons monté entre lame et lamelle le plancton récolté en surface au filet (" pilulier qualitatif ") et par conséquent très concentré. Sous le microscope ordinaire, nous avons compté taxon par taxon les individus rencontrés selon le balayage micrométrique d'une fraction de la lamelle.

Nous avons " compté " ainsi 3 ou 4 lames différentes pour chacun des piluliers et considéré la somme de ces résultats obtenant ainsi la densité relative de chaque taxon dans le prélèvement " qualitatif ".

D'autre part, lors de chaque sortie, nous avons prélevé à chaque profondeur un échantillon d'eau de 250 ml que nous avons fixé (Formol-Lugol). Le contenu de ces piluliers (" pilulier quantitatif ") est sédimenté et la totalité du culot recueilli dans une cuve de comptage de 5 ml; après sédimentation complète sur le fond de cette cuve, le comptage est effectué au microscope inversé. Nous n'avons dénombré dans cet échantillon que les Staurastrum ellipticum + Cosmarium contractum (qu'on ne peut distinguer l'un de l'autre en vue de face) par le balayage d'une surface connue, environ les 2/3 de la surface totale du fond de la cuve.

Nous avons choisi ces deux espèces en raison de leur abondance tout au long de l'année et de leur forme caractéristique, facile à discerner au microscope inversé.

Nous avons ainsi déterminé la densité absolue (en nombre de cellule rapportée à 1 l) du groupe Staurastrum ellipticum + Cosmarium contractum à chaque date pour chacune des profondeurs.

Remarque

L'hypothèse de l'uniformité de la structure de population à un instant donné, de haut en bas du profil, a été infirmée par de nombreux auteurs, elle est plus que jamais erronée dans le cas de lacs à populations fortement stratifiées et (ou) lorsque les espèces mobiles sont bien représentées; il y a dans ces cas là des migrations quotidiennes " volontaires " des espèces mobiles conduisant à une zonation de populations qualitativement et quantitativement différentes.

Dans le cas du lac STUDER où rien n'est fait pour favoriser la stratification, au contraire, où les espèces mobiles ne sont pratiquement pas représentées, on peut admettre que notre hypothèse de travail est acceptable, sinon vérifiée. IL pourra exister une stratification éventuelle des populations (par le jeu encore mal expliqué des variations de densité des individus) mais de populations considérées ici comme homogènes qualitativement.

Dans ce cas (dans les limites d'acceptabilité de l'hypothèse) la structure de la population prélevée en surface au filet à plancton serait identique à celle des populations sous-jacentes (en admettant encore ici que le rendement de capture au filet à plancton est identique pour toutes les espèces ...)

Connaissant alors la densité absolue de Cosmarium contractum + Staurastrum ellipticum de chaque profondeur (" pilulier quantitatif ") et le rapport quantitatif de chaque espèce au nombre de Cosmarium + Staurastrum (" pilulier qualitatif ") nous en avons déduit pour chaque profondeur la densité des individus de chaque taxon.

Après avoir déterminé les mensurations moyennes d'une vingtaine d'individus (retrouvés à des dates différentes) nous avons calculé le volume moyen d'un individu de chaque espèce en le rapportant

à un volume géométrique connu (cylindre, cône ...) ou par construction de modèles homothétique en pâte à modeler et mesure du volume par immersion (Cosmarium, Staurastrum..)

Le volume de Botryococcus Braunii qui varie dans sa taille et dans sa forme est inestimable pratiquement; nous l'avons alors apprécié approximativement selon sa surface et le diamètre d'une cellule, la colonie étant écrasée sous une lamelle au point que toutes les cellules en soient juxtaposées.

Pour les diatomées nous avons employé une méthode sans doute inhabituelle, en les groupant dans une même unité de comptage (distinguant toutefois l'espèce Surirella Kerguelensis caractéristique) ceci en raison de leur faible représentation quantitative et du grand nombre d'espèces. Nous avons donc groupé les 15 ou 20 espèces rencontrées et calculé pour elles une biomasse moyenne. Ce procédé est sans doute moins rigoureux qu'un comptage espèce par espèce sur échantillon minéralisé, mais cette dernière technique ne permet pas de distinguer les cellules effectivement actives des frustules vides. Or, nous avons remarqué l'abondance de ces frustules vides dans les échantillons bruts, frustules que nous avons écartées du comptage au même titre que les particules (minérales ou organiques) mortes.

3-2-3 - Résultats

La méthodologie employée et décrite plus haut nous donne :

- 1 - un résultat quantitatif d'estimation de la biomasse à une profondeur et à un instant donné. (Tableau 3)
- 2 - un résultat qualitatif soit la densité absolue des taxons et la structure du peuplement algale.

Ce premier résultat sera tout d'abord analysé.

3-2-3 1 - Profil de biomasse

En reportant sur un graphique les valeurs discrètes de la biomasse mesurée, on obtient à chaque date de prélèvement un profil de répartition de cette biomasse en fonction de la profondeur, tout taxon confondu. (Fig. 11)

Date Prof.	9.III	23.III	19. IV	20. V	26. VII	21.VIII	18.IX	30. X	3.I	17.I
0	297.0	384.3	224.1	1217.1		1129.6	893.3	713.0	287.2	1130.7
1	307.5	514.0	397.0	1346.1		1511.0		906.3	306.4	1094.0
2		522.0	418.5	1543.3		1570.8		1009.8	269.5	1295.0
3	400.8	467.4	453.3	1126.2		1476.4		959.5	415.7	1125.4
5	458.3	921.3	460.2	1328.1		1464.2		1090.2	381.8	1247.9
7	480.3	556.1		1467.5		1415.9		647.0	382.2	1073.6
10	429.5	734.6	392.3	1121.9		1625.2	905.0	976.4	479.9	1298.6
15	441.3	465.5	325.1	1284.3		1361.6		915.3	390.2	1149.1
20	423.2	515				1582.0		942.3	460.5	
25		265.3				1388.3				
30									418.0	
	12743.2	14986.3	10868.9	38474.9		43963.2	2697.0	27770.6	12476.6	35129.9

Tableau 3 : Distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique à différentes périodes de l'année (en mg/m^3).
Dernière ligne: biomasse intégrée sur 1m^2 de surface

	B	9.3.75	23.3.75	19.4.75	20.5.75	21.8.75	18.9.75	30.10.75	3.1.76	17.7.76
<u>Botryococcus Braunii</u>	5.10 ⁵	76	82.8	86.2	95.7	95.5	94.5	95.4	95.1	85.8
<u>Cosmarium contractum</u>	5.5.10 ³	1.8	2.04	7.2	1.6	1.5	1.7	1.45	4.88	1.35
<u>Cosmarium quadrilobatum</u>	46.10 ³	3.2	0.75	0.92	0.42	0.1	0.05	0.21	0.29	1.82
<u>Cosmarium Botrytis</u>	80.10 ³	1.5		0.08	0.03		0.28	0.28		0.39
<u>Chlamydomonas ssp.</u>	700	0.10	0.034	0.03	0.004	0.015	0.039	0.027	0.023	0.031
<u>Crucigeniella rectangularis</u>	170		0.034	0.023	0.006	0.015	0.020	0.049	0.12	0.032
<u>Chlorococcales < 10 μ</u>	65	0.035	0.052	0.124	0.09	0.36	0.37	0.24	0.29	0.082
<u>Diatomées</u>	1.5.10 ³	0.19	1.90	0.054	0.007	0.06	0.14	0.024		0.030
<u>Eutetramorus globosus</u>	523	0.11	0.049	0.271	0.024	0.07	0.084	0.037	0.16	0.052
<u>Oocystis crassa</u>	636			0.035	0.014	0.045	0.053	0.075	0.18	0.060
<u>Oedogonium ssp.</u>	4.10 ³	0.90	0.07	0.80	0.17	0.050	0.25	0.32	0.27	0.53
<u>Staurastrum ellipticum</u>	8.10 ³	1.06	0.07	0.34	0.07	0.45	0.711	0.99	3.1	1.68
<u>Surirella Kerguelensis</u>	2.10 ⁵	5	0.30	0.52	0.41	0.65	0.47	0.46	1.72	0.72
<u>Spondylosium planum</u>	11.10 ³	0.48	0.43	4.72	0.79	0.31	0.20	0.19	0.20	2.02
Biomasse (0-30m) g/m2		12.743	14.986	10.869	38.475	43.963	26.970	27.770	12.476	35.126

Tableau 4 : Composition des peuplement algaux aux différentes dates en % de la biomasse pour chacun des principaux taxons.
B= biovolume individuel (μm^3)

L'hétérogénéité des mesures ("blancs") est liée aux conditions météorologiques qui, dans certains cas, nous ont conduit à écourter nos manœuvres de prélèvement. Mais en raison de l'homogénéité des résultats dans l'espace vertical, cette lacune peut être considérée comme mineure.

Ainsi peut-on tout au plus apprécier sur la majorité des profils l'ébauche d'un maximum autour de la profondeur des 5 m correspondant à une distribution normale de ces organismes chlorophylliens (phototropisme vers la zone d'illumination optimum) fortement contrariée par le phénomène physique et d'homogénéisation par brassage observés déjà pour les autres paramètres.

On peut donc conclure qu'à aucune des dates d'observation une stratification du plancton n'ait pu s'établir de façon significative contrairement à ce qu'observe la majorité des auteurs pour des lacs de ce type.

3-2-3 2 Evolution de la biomasse au cours de l'année

On peut considérer chacune des densités mesurées sur un profil comme la densité moyenne d'une colonne d'eau de 1m² de base et d'une hauteur égale à la demi-somme des distances qui sépare chaque point de mesure des points immédiatement voisins. Ceci revient à intégrer la courbe du profil (définition de la surface qu'elle engendre avec les axes) et permet d'évaluer la biomasse rapportée au m² de surface.

Ces valeurs sont reportées tableau 4 et figure 23. Sur cette figure ils déterminent une courbe de variation au cours de l'année, courbe caractérisée par deux traits.

- d'abord le profil général présente une évolution annuelle inverse de ce que l'on observe normalement, avec un maximum hivernal.
- ensuite et si l'allure générale est ainsi, le profil est loin d'être homogène. La biomasse présente des variations brusques au cours de l'année qu'il est difficile de relier avec un ou plusieurs facteurs de l'environnement, ou tout autre facteur trophique. Le 20 Août la biomasse est maximale (ce qui pourrait paraître normal dans l'hémisphère Nord |) décroît en septembre pour remonter en octobre.

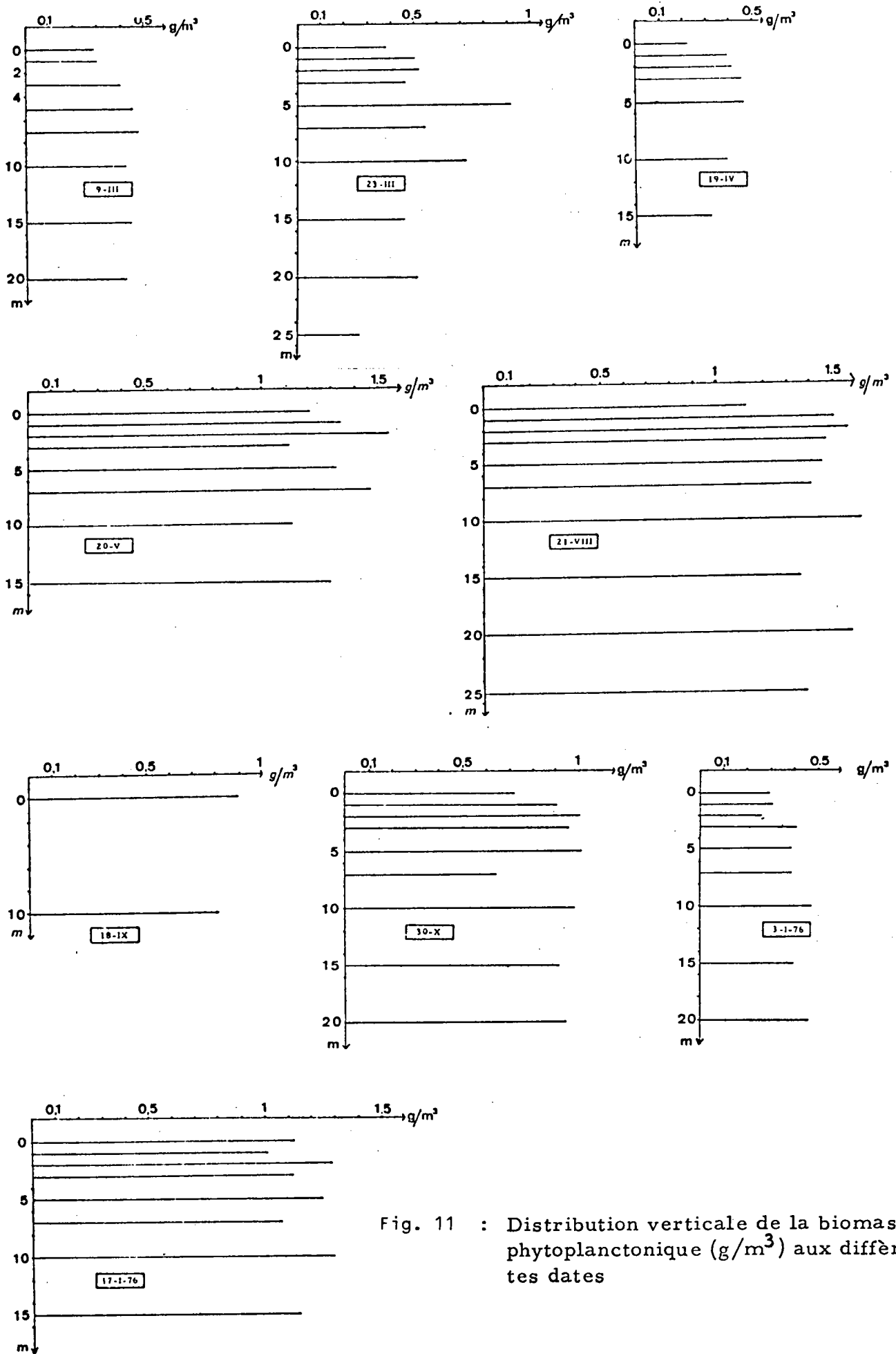


Fig. 11 : Distribution verticale de la biomasse phytoplanktonique (g/m³) aux différentes dates

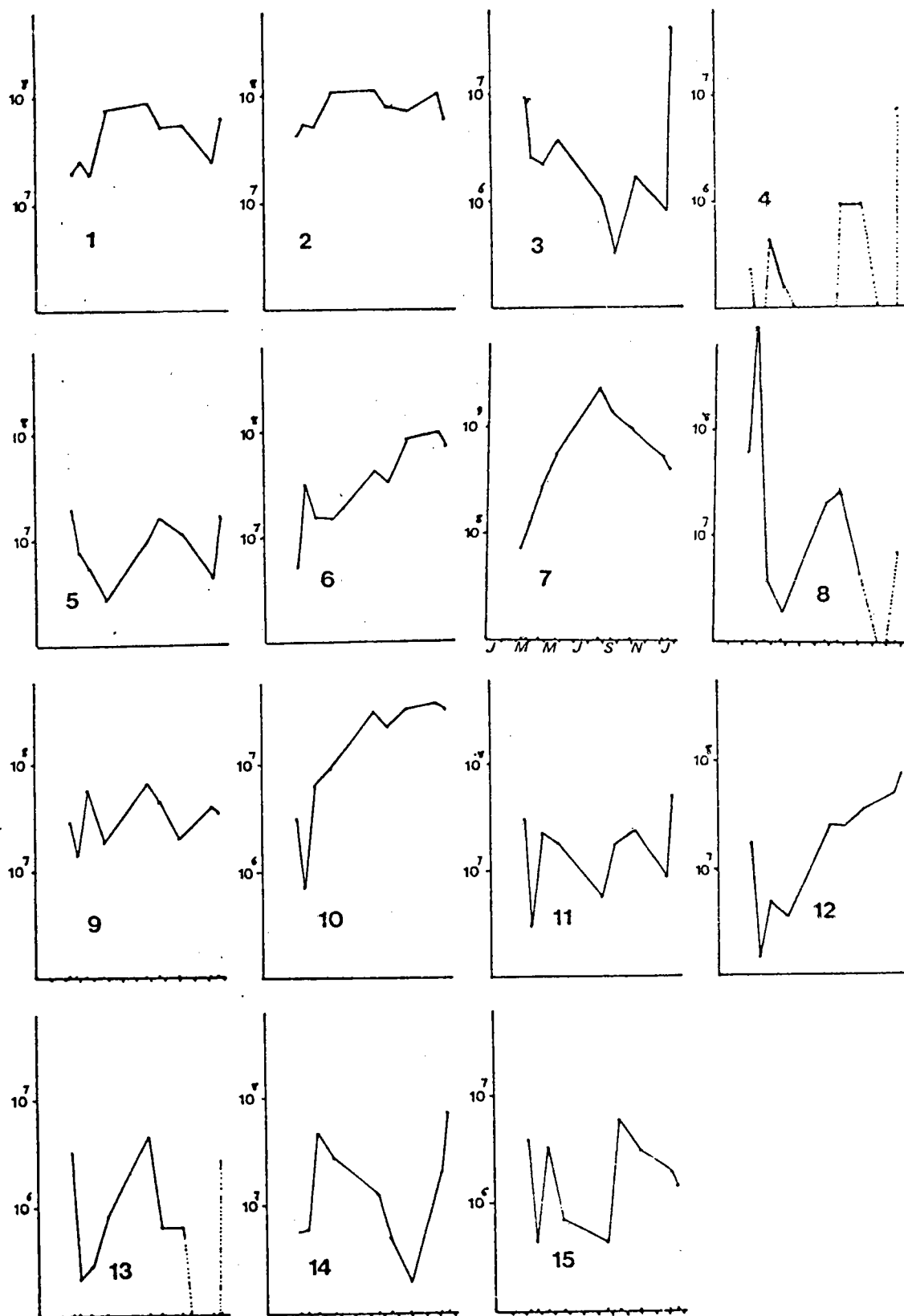


Fig. 12 : Evolution des effectifs spécifiques au cours de l'année sous 1m^2 de surface (en Log du nombre "d'unités arbitraires de comptage".
 Les n° correspondent aux taxons référencés dans le tableau 4

Début décembre la biomasse est la plus faible que nous ayons mesuré et triplerait son volume en 15 jours.

Ce résultat singulier trouve peut-être dans ce qui suit une explication.

La cause première pourrait être une erreur de manipulation ou de calcul. Mais l'erreur standardisée aurait dû se répercuter de façon uniforme tout au long de l'année et les calculs sont vérifiés.

Reste l'hypothèse de la faillite de la méthode que nous avons employée à partir d'hypothèses non vérifiées. Mais les erreurs qu'elle peut alors introduire dans le pire des cas, sont sans commune mesure avec l'hétérogénéité des résultats.

Les erreurs cumulées peuvent modifier la valeur absolue du profil, mais son allure générale n'en serait sans doute pas affectée. Force est donc d'admettre ces faits et d'en trouver la cause:

Nous avons lors des comptages " qualitatifs " dénombré les copépodes au même titre que n'importe quelle espèce d'algue; ceci en raison de leur abondance spectaculaire dans certains cas.

Si on observe leur histogramme d'abondance en fonction du temps (Fig. 12, 15 et Fig. 23) on remarque qu'il est aussi hétérogène que celui de la biomasse algale. Et c'est sans doute la superposition de ces deux diagrammes qui peut expliquer les variations de la biomasse (Fig. 23).

3-2-3-2 1 Biomasse algale, fonction de la prédation

La superposition de ces deux courbes (Fig. 23) montre une évolution inverse des densités de copépodes et de biomasse algale comme s'il existait entre les deux une relation de cause à effet et qui serait ici la prédation sensible des copépodes herbivores sur les peuplements phytoplanctoniques ; à l'inverse des bilans généralement observés dans un écosystème aquatique où la production primaire détermine la densité du phytoplancton, ce serait ici la prédation qui déterminerait l'évolution de la biomasse algale.

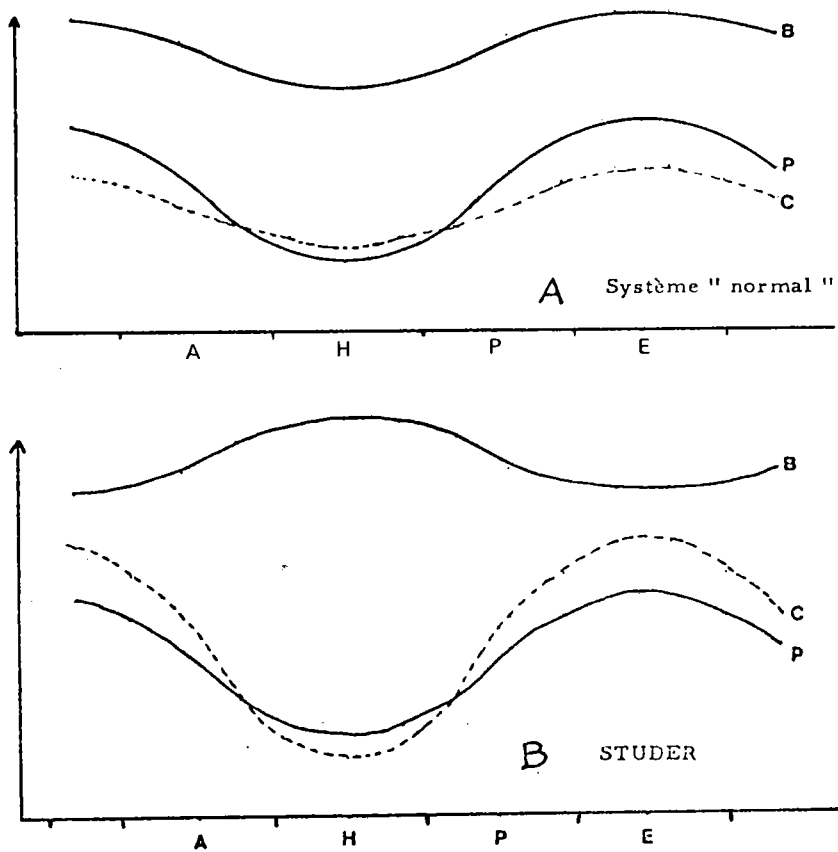


Fig. 13 : Shémas de comportement théorique d'un écosystème normal (A) comparativement à celui déterminé au STUDER (B). Evolution au cours de l'année (Automne-Hiver-Printemps-Eté) des paramètres Biomasse (B), Production primaire (P), et consommation ou densité de prédateurs (C).

C'est le phénomène que nous avons tenté de schématiser sur la figure 13 en portant l'évolution des paramètres, densité de zooplancton (C), production brute de phytoplancton (P) et biomasse du phytoplancton (B) au cours du cycle annuel d'un écosystème théorique (13A) et dans le cas particulier rencontré au lac STUDER (13B).

Dans les deux cas de figure, la courbe de production annuelle est identique (par hypothèse) et présente un maximum d'été et un minimum d'hiver. C'est la réponse normale des organismes photosynthétique aux variations des facteurs essentiels de production (lumière et température).

L'indice de prédation C évolue dans les deux cas selon un profil analogue à la production P (la consommation ou prédation étant directement liée à la biomasse zooplanctonique, elle-même sans doute liée aux facteurs lumière, température et production primaire), mais dans le cas de la figure 13A son amplitude de variation est inférieure à celle de P, tandis qu'elle lui est supérieure dans le cas de figure 13B. Ceci entraîne une évolution différente du rapport C/P.

Dans le cas de la figure 13A, le rapport $C/P > 1$ en hiver atteint un maximum au milieu de la mauvaise saison, $C/P < 1$ en été avec un minimum au milieu de la belle saison, l'influence de la production sur la biomasse est supérieure à celle de la prédation.

Dans le cas de la figure 13B qui illustre en théorie ce qu'on peut observer au lac STUDER, le rapport C/P évolue de façon symétriquement inverse avec $C/P > 1$ pendant la belle saison et $C/P < 1$ pendant la mauvaise saison ; la symétrie inverse du rapport C/P induit celle de B. Nous voyons donc que l'inversion de la courbe de biomasse algale que nous observons ici pourrait être reliée directement aux variations élevées de la densité des copépodes. Reste maintenant à expliquer l'hétérogénéité du profil annuel de densité de ces copépodes.

3-2-3-2 2 Notion de chaîne trophique

Dans la chaîne trophique d'un lac ordinaire, il existe une infinité de relations successives consommateurs-consommés qui s'étendent des bactéries aux poissons.

Nous savons que l'équilibre et la stabilité du système sont une résultante de la qualité et du rendement des transformations d'un niveau trophique à l'autre : plus les rapports seront nombreux, courts et diversifiés, meilleur sera l'équilibre et performant le système. (RAMADE 1974).

Au STUDER la chaîne alimentaire se réduirait aux bactéries, phytoplancton, zooplancton ... et salmonidés.

Le développement des populations zooplanctoniques n'étant que faiblement maîtrisé par les prédateurs du niveau trophique supérieur, il se répercute d'une façon d'autant plus sensible sur le niveau trophique inférieur, celui du phytoplancton.

Il n'y a ensuite qu'un pas à franchir pour expliquer l'hétérogénéité du profil biomasse en l'attribuant à la résultante des cycles de croissance de l'une ou l'autre des espèces qui constitue le zooplancton.

Nous n'avons pas voulu faire ici la démonstration absolue d'un phénomène, les données y seraient insuffisantes et les copépodes ne sont pas tout le zooplancton, nous n'avons dans ce sens exprimé leur densité que comme un indice de prédation et il n'était question ici que d'évoquer un hypothétique phénomène pouvant justifier les résultats obtenus.

Un programme d'étude de la dynamique des populations zooplanctoniques du lac STUDER a fait suite à notre campagne. Peut-être ces résultats conduiront-ils à confirmer le phénomène que nous ne faisons qu'évoquer prudemment. Ce serait un caractère original de plus à attribuer à cet écosystème .

3-3 Composition spécifique et évolution

Nous abordons là l'aspect qualitatif des peuplements tel que nous l'avons évoqué plus haut en analysant la structure du peuplement et son évolution dans le temps.

Rappelons que cette structure qu'évoque le densité relative des différents taxons traduit l'état d'équilibre du système résultant d'une multitude d'actions et réactions interspécifiques et individu-milieu.

Nous avons admis (et tenté de justifier) plus haut l'hypothèse de travail selon laquelle la structure de la population est homogène en un instant donné sur toute la hauteur de la colonne d'eau. Ainsi la dimension spatiale n'est-elle plus considérée ici et l'étude des structures de peuplement portera sur leur état et évolution dans le temps à partir de résultats rapportés à 1 m² de la surface du lac.

3-3 1 Biomasse spécifique

L'expression de la densité spécifique exprimée en mg/m² permet de suivre l'évolution au cours de l'année de chaque espèce ou taxon. Selon ce mode d'expression, la composition spécifique résultante apparaît largement dominée par les espèces, non les plus fréquentes, mais les plus volumineuses (tableau 4). Ce caractère mis en évidence par de nombreux auteurs est reconnu d'une façon générale comme nuisible à l'expression de la diversité et peu révélateur de la structure du peuplement. Ainsi, dans tableau 4 où figure pour chaque espèce sa participation en pourcentage à la biomasse totale, observe-t-on la nette dominance de Botryococcus Braunii qui se trouve être le plus gros volume unitaire déterminé, en même temps qu'une des espèces le plus abondantes : les variations de la biomasse totale seront largement inféodées à celles de cette espèce. Les petites espèces, telles que celles qui sont regroupées sous l'appellation de " Chlorococcales <10 u " n'ont au contraire qu'une incidence réduite sur la biomasse globale, bien que leur croissance soit soumise à des fluctuations beaucoup plus importantes (leur biomasse varie au cours de l'année dans un rapport de 1 à 40, alors qu'il est seulement de 1 à 4 pour le Botryococcus).

L'expression de la densité de chaque espèce ou taxon non plus en biomasse, mais en nombre d'individus lève cet inconvénient et rend compte plus précisément de la dynamique de chacune des espèces. (Fig. 12).

3-3- 2 Densité spécifique

Si les facteurs du milieu déterminent les variations de la biomasse, c'est par l'influence sur chacun des taxons ou espèces qui la constitue, au sein desquels peuvent se développer également des interactions de caractère synergique ou antagoniste.

L'étude des successions écologiques revient à analyser l'évolution de la densité de chaque taxon au cours du cycle.

On remarque d'abord la présence pratiquement constante d'une bonne partie des espèces qui restent dominantes tout au long de l'année, elles ont seules été représentées Fig. 12. L'apparition irrégulière des autres espèces est généralement considérée comme un indice de modification du milieu, ces espèces ne trouvant des conditions favorables à leur développement qu'à certains moments de l'année.

Dans le cas particulier du lac STUDER, il est difficile de donner à ces espèces une telle valeur indicatrice : leur présence épisodique ne semble pouvoir être corrélée avec aucune variation sensible de l'un ou l'autre des paramètres du milieu. De plus, la majorité d'entre elles étant des espèces non typiquement planctoniques (Spirogyra, Moujeotia) on peut attribuer leur apparition et disparition aux seuls mouvements et brassages des eaux. (voir plus haut).

Les successions écologiques se traduisent donc ici essentiellement par les seules variations des rapports numériques qui lient les quelques taxons constamment présents. Il y a peu d'espèces saisonnières au sens strict, la population d'hiver n'étant qu'une relictte de celle de l'été. Ce phénomène original pourrait s'expliquer de deux manières :

- a) la relative uniformité des caractères physico-chimiques du milieu au cours de l'année: de l'absence d'évènement catastrophique " qui est dans la plupart des cas une dégradation rapide de la stratification par le " turn-over " (TRAVERS, 1971) découle cette stabilité de la population algale.
- b) L'isolement des KERGUELEN : quelle que soit l'origine des espèces présentes, l'absence de pression interspécifique conduit les espèces en place et isolées à acquérir un équilibre beaucoup plus stable vis à vis du milieu. CHASTAIN(1958) note ce phénomène pour les Phanérogames des îles KERGUELEN : en l'absence de pression démographique, les espèces végétales terrestres présentes exploitent au mieux les milieux qu'elles colonisent, par des variations morphologiques nombreuses ;

loin de conclure à leur parfaite adaptation aux conditions qui leur sont offertes, on admet qu'elles peuvent, en l'absence de concurrence, exprimer au mieux leur potentiel d'adaptation : qu'une espèce introduite présente une meilleure adaptation au milieu que les endémiques, elle dominera rapidement et largement les populations originales (graminées, pissenlits..). Rien n'empêche de supposer que le schéma ainsi mis en évidence par CHASTAIN ne puisse s'adapter aux populations algales : l'ouverture de l'écosystème à des espèces étrangères conduirait alors aux phénomènes habituels observés dans les lacs continentaux, systèmes ouverts à une exploitation optimum sans doute du milieu, avec succession d'espèces au cours de l'année et cela probablement au détriment des espèces en place.

Les variations de densité des taxons, compte tenu des faibles pressions démographiques que nous avons citées plus haut, seraient donc essentiellement liées aux facteurs d'environnement (Fig.12): certaines espèces présentent un maximum en hiver (Cosmarium contractum, Chlorococcales ssp, Botryococcus Braunii); elles croissent donc (comme l'ensemble de la biomasse) efficacement dans les eaux froides. On ne doit pas conclure à un meilleur développement en hiver qu'en été (ce que pourrait laisser penser les diagrammes Fig. 14), mais à un développement supérieur à celui des espèces telles que Cosmarium quadrilobatum, Cosmarium Botrytis, Spondylosium planum ..., qui présentent leurs maxima de densité à la mauvaise saison.

L'espèce Staurastrum ellipticum suit un schéma de développement symétriquement inverse à celui de Spondylosium planum avec un minimum à la fin de la belle saison. La densité d'Oocystis augmente régulièrement pendant toute la mauvaise saison pour décroître au début de l'été. Les autres taxons présentent des variations dont le caractère saisonnier n'est pas évident.

Ce sont donc des facteurs environnementaux qui déterminent les fluctuations des populations, la température (NAUWERK in CAPBLANC 1974), la quantité et la qualité des sels dissous (LUND 1964), les pressions de broutage différentiel ou les antagonismes spécifiques (DUSSART 1966), mais il n'est pas exclu que des artefacts méthodologiques amplifient ou au contraire réduisent des variations de densité.

Ainsi l'hétérogénéité spécifique du taxon des diatomées peut être responsable de variations observées dans la mesure où ceci révèle peut-être les évolutions propres et opposées de l'une ou l'autre espèce. L'amplitude des variations peut également être liée à la méthode de comptage ainsi que nous allons l'expliquer.

3-3-2 1 Unité morphologique, Unité physiologique

Les unités de comptage sont, selon les espèces la cellule, la colonie, le filament (ou une unité arbitraire de longueur de celui-ci), le coenobe ... L'unité a été choisie tel que le biovolume du taxon considéré soit le plus homogène possible, par exemple le taxon Botryococcus est exprimé en nombre de colonie (quand le nombre de cellules est indéterminé) Spondylosium en nombre de cellules (quand un seul filament peut comprendre de 5 à 150 cellules) Lyngbia en unité de longueur de filament pour la même raison : ainsi les densités sont-elles exprimées en unité physiologique pour certaines espèces, en unité morphologique pour d'autres, en unité arbitraire pour les troisièmes. Et si pour le genre Cosmarium unité physiologique et morphologique sont identiques, (la cellule) pour le genre Spondylosium l'unité morphologique représente de 5 à 150 unités physiologiques.

Cette hétérogénéité ne nuit pas à la qualité des résultats de biomasse (elle est même indispensable aux calculs), mais introduit une erreur non négligeable dans les mesures d'indice d'absence, de présence ou d'abondance.

3-3-2 2 Signification statistique

Certaines espèces signalées dans la liste systématique des algues ne se retrouvent pas dans les listes de comptage : cela ne signifie pas leur disparition, mais seulement que leur densité se situe en-dessous du seuil de comptage.

De plus, l'absence, la présence ou l'abondance d'une espèce est largement liée, dans ces types de résultats au choix de l'unité de comptage; ainsi l'apparition dans un comptage d'un filament de Spondylosium donne immédiatement de 5 à 150 individus;

pourtant la probabilité de rencontrer un filament de Spondylosium est, au volume près, équivalente à celle de rencontrer un Cosmarium qui lui ne comptera que pour une unité. Cela conduit à surestimer la présence et les variations de densité des espèces coloniales par rapport aux cellules isolées. Ces restrictions affectent donc surtout la qualité des diagrammes (Fig. 12) concernant les espèces coloniales ou filamenteuses en diminuant leur signification quantitative, mais n'empêche pas de considérer comme nous l'avons fait le sens des variations.

3-3-3

Diversité spécifique

Si l'on peut apprécier le comportement des différentes espèces au cours de l'année, il est plus difficile d'appréhender la résultante, soit la qualité de la population dans son ensemble et ses variations. On utilise alors des indices de diversité, d'uniformité, de dominance..., indices dérivés des lois statistiques ou de la théorie de l'information qui "quantifient" la qualité des populations. On prête à ces indices une signification de plus en plus grande et il est vrai qu'ils peuvent évoquer d'une façon synthétique beaucoup des aspects d'une population; mais comme tous les indices mathématiques, ils impliquent une normalisation précise des données pour conserver toute leur signification. TRAVERS, (1971) passe en revue un certain nombre de ces indices proposés dans la littérature, s'attachant ainsi à définir la signification de chacun en fonction de la qualité des données utiles. La principale de ces données nous est apparue être (l'unité d'occurrence statistique évoquée précédemment) de son degré de fiabilité dépendra celui de l'indice.

3-3-3 1 Choix de l'unité

Nous faisons allusion plus tôt aux problèmes liés au choix de l'unité à considérer. Si nous avons pu raisonner précédemment sur des résultats en unité hétérogène, il ne peut être question de les utiliser ici. TRAVERS, 1971 posant le choix de l'utilisation de l'unité physiologique ou morphologique pour ce type de calcul, opte pour la première, arguant de la quasi dissociation des espèces coloniales ou filamenteuses par une agitation énergétique de l'échantillon; il nous paraît difficile d'admettre une telle conclusion dans le cas présent.

En poursuivant notre raisonnement quant à la nécessité d'une unité plus homogène, nous avons attribué à l'unité morphologique une signification statistique plus vraisemblable. L'unité, individu d'une espèce donnée, a donc été considérée comme l'apparition de l'espèce lors du comptage : un filament de 50 cellules de Spondylosium de 150 cellules de Sphaeroszoma, une tétrade d'Oocystis ou de Crucigeniella, 20 ou 50 cellules de chlorococcales dans une seule gelée..., sont devenus des unités au même titre qu'un Cosmarium par exemple. Nous pensons donner ainsi la même signification à chaque espèce rencontrée.

Nous avons porté sur un graphique Fig. 14, la densité des algues (moyenne pondérée de 0 à 30 m) avec :

- les individus exprimés en unité hétérogène (1)
- les individus considérés comme unité morphologique (2)

Les valeurs de (1) sont supérieures à celles de (2) ce qui se conçoit quand une seule unité morphologique peut grouper un grand nombre d'unités physiologiques, mais jamais le contraire. L'évolution des deux valeurs présente une analogie certaine, mais des différences sensibles des variations peuvent être notées.

Ainsi, l'opposition des variations du 9 au 23 mars entre les diagrammes (1) et (2) : le 23 mars nous comptons deux filaments d'Oscillatoria et 3 de Zygnema : soit 5 unités dans le diagramme (2) pour 7 800 unités dans le diagramme (1).

3-3-3 2 Indice de diversité

Nous avons choisi l'indice " \bar{D}' " de MARGALEF réputé significatif pour ce genre de travail (TRAVERS, 1971 - DEVAUX, 1973). Son utilisation généralisée dans ce type d'étude permet entre différents milieux des comparaisons évidentes.

$$\bar{D}' = - \sum_{1}^S \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N}$$

où S = nombre d'espèces
 N = nombre total d'individus
 n_i = nombre d'individus de l'espèce i.

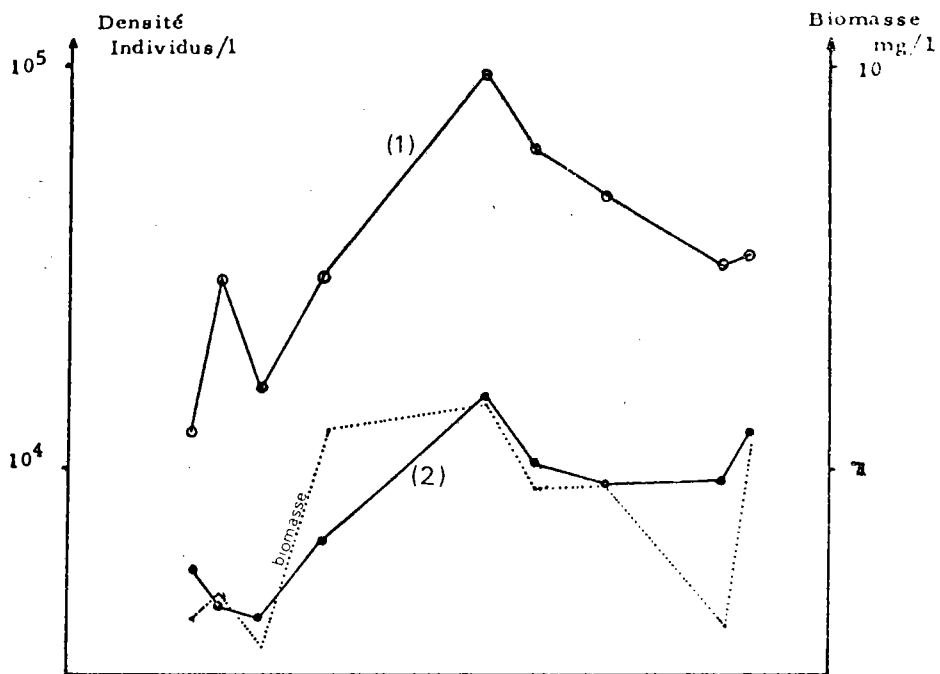


Fig. 14

Evolution des densités exprimées en unités arbitraires de comptage (1)
ou en unités morphologiques (2) ; évolution comparée de la biomasse (pointillé)

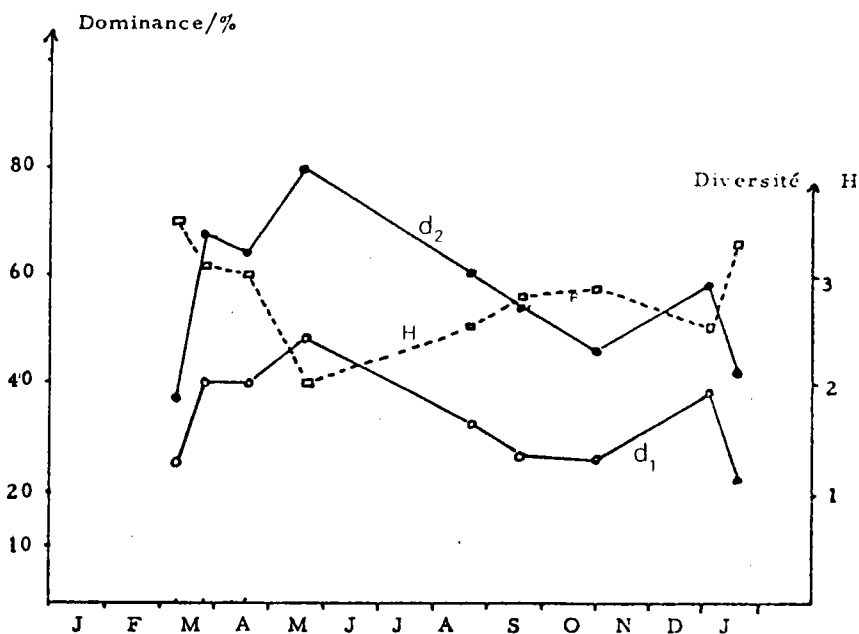


Fig. 15

Indices de DOMINANCE $d_1 = \frac{100 \cdot n_1}{N}$ (o-o-o-); $d_2 = \frac{100 \cdot (n_1 + n_2)}{N}$ (o-o-o-)

Indice de diversité de SHANNON $H = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$ (o-o-o-o-o-)

On peut assimiler grossièrement \bar{D} à la probabilité (évaluée dans le système binaire) de trouver un individu d'une espèce donnée parmi la population de N individus. L'unité que nous avons choisi au départ est telle que le rapport n_i/N équivaut à la probabilité P_i de trouver un individu de l'espèce " i " parmi les N individus.

Nous avons de ce fait calculé non l'indice \bar{D} de MARGALEF, mais l'indice " H " de SHANNON (in TRAVERS, 1971) :

$$H = - \sum_1^S p_i \log_2 p_i$$

Selon TRAVERS, 1971, l'indice H de SHANNON serait moins précis que l'indice \bar{D} quant à la seule taxocoenose phytoplanctonique, mais il exprime mieux que lui la diversité de l'ensemble du système.

3-3-3 3 Résultats - Interprétations

Les résultats sont représentés sur le graphique Fig. 15.

L'indice croissant avec la diversité de $H = 0$ pour une population monospécifique à $H \rightarrow \infty$, quand chaque espèce est représentée par un seul individu " les valeurs intermédiaires indiquent le degré de diversité, de complexité, (...) le spectre d'abondance relative des espèces existant à un moment donné " (MILLERIOUX, 1976).

Les valeurs que nous obtenons au STUDER évoluent entre la valeur 3,50 du 9 mars et 2,07 du 20 mai, autour d'une moyenne $H = 2,86$. (Tableau 7)

Cette diminution de H entre ces deux dates provient pour une part peut-être de la diminution des espèces rencontrées, mais plus sûrement de l'augmentation de densité de quelque 2 ou 3 espèces : Cosmarium minutum, par exemple, voit sa densité passer de 170 à 653 cellules par litre entre ces deux dates.

La variation de l'indice au cours de l'année reste cependant modeste; il est limité dans les valeurs supérieures par la présence permanente de quelque 4 ou 5 espèces plus ou moins dominantes ;

dans les valeurs inférieures, l'absence de concurrence, le bon équilibre établi de longue date entre population en place et milieu limite l'expression de l'une ou l'autre de ces espèces en fleur d'eau.

Dans l'augmentation régulières de l'indice H du 20 mai au 17 janvier, la chute de l'indice H du 3 janvier apparaît comme un accident : l'absence de mesure précédant ce point masque peut-être un événement " catastrophique "(?)

Les indices de diversité sont certes d'un emploi commode, notamment dans le cas d'une grande quantité d'informations. Les diagrammes de FRONTIER, (1969) concrétisent plus précisément la diversité, et permet de visualiser l'évolution de la structure.

3-3-3 4 Diagrammes de FRONTIER

C'est la représentation graphique de la diversité, plus exactement le diagramme de fréquence des taxons de la population : en coordonnées logarithmiques, est porté en abscisse, le rang des taxons rencontrés (des mieux représentées aux plus rares) et en ordonnée, la densité de chacune (la fréquence spécifique). On peut remplacer cette dernière par la fréquence relative, ce qui n'a pour effet que de déplacer le diagramme selon l'axe des ordonnées, sans en affecter le profil. (Fig. 16-(9-III)).

Les diagrammes ainsi construits apparaissent figure 16 et nous pouvons, d'après ces diagramme, essayer de voir comment évolue la diversité.

Le 9 mars, diversité maximum, le diagramme présente une courbure uniforme, la surface est assez massive (elle représente le nombre N d'individus) et répartie de façon normale et décroissante entre les taxons. L'indice de dominance n'est cependant pas négligeable (voir Fig. 15 et tableau 7) puisque 20% des espèces représentent presque 70% de la population.

Le 20 mai, les taxons dominants sont toujours présents et beaucoup mieux représentés qu'au mois de mars; quelques-unes des espèces les moins abondantes du 9 mars ont disparu et celles qui restent sont encore moins abondantes : il s'ensuit un dédoublement de

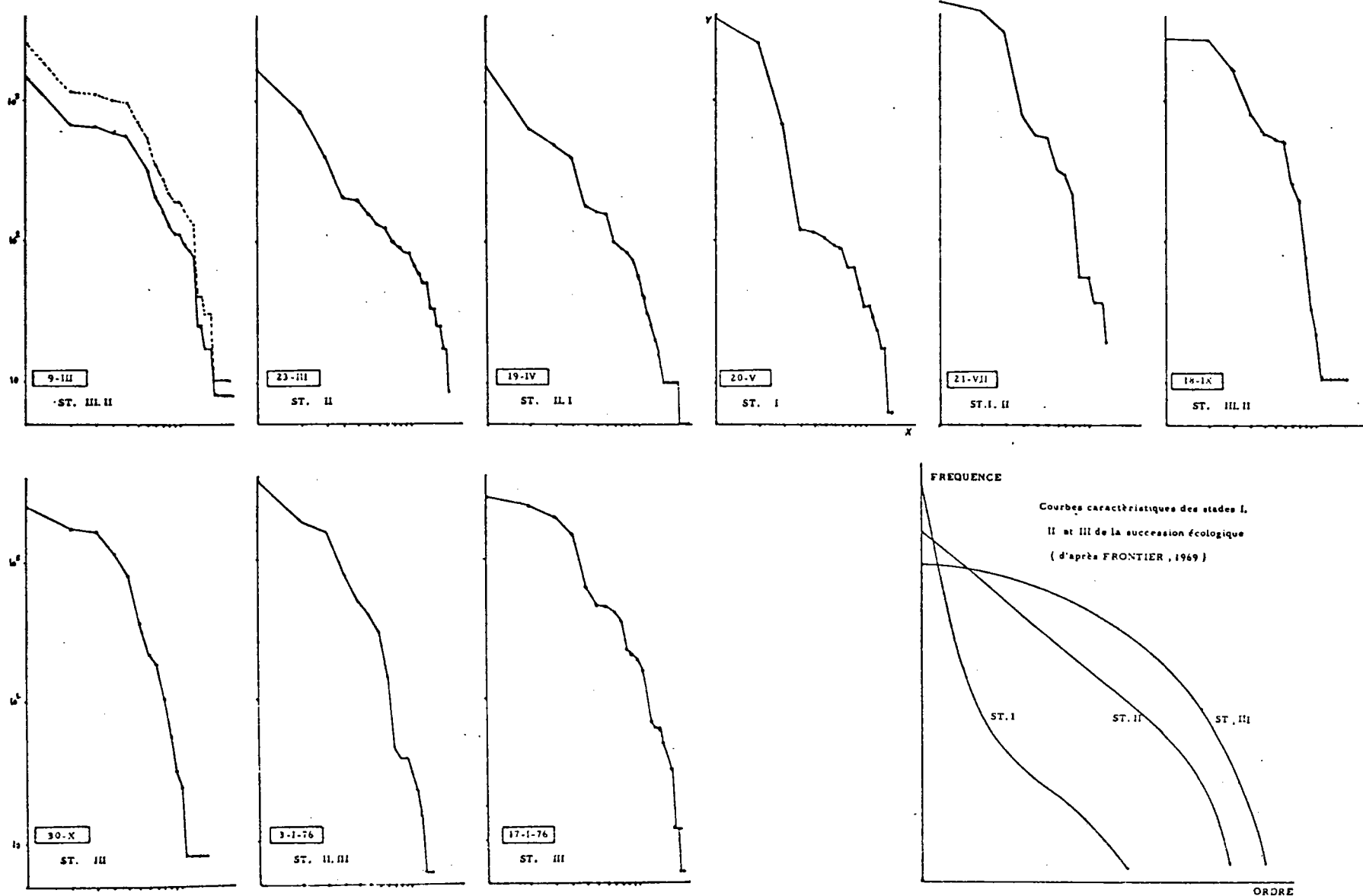


Fig. 16 : Diagrammes de FRONTIER :
rang d'ordre d'un taxon = f (frequence) ,
coordonnées logarythmiques
En pointillés sur le diagramme du 9-III : fréquence relative

la courbure du diagramme qui présente alors deux convexités distinctes : celle des espèces dominantes (20% des espèces représentent en mai 90% de la population) et en dessous celle d'une population moins riche en individus, une sous population vestigiale.

L'évolution de la diversité se mesure sur le diagramme de FRONTIER dans le cas présent comme le degré de confusion de ces deux modes ou encore comme le tassement de la surface vers l'axe des X (diversité maximum) ou vers l'axe des Y (diversité minimum) selon la définition même de FRONTIER (Fig. 16).

3-3-3 5 Successions écologiques

FRONTIER (1969) propose des diagrammes théoriques caractéristiques d'états différents des populations. Le passage de l'un à l'autre de ces états constituant une succession écologique, nous avons classé les diagrammes obtenus selon leur affinité avec les stades théoriques de FRONTIER et ainsi obtenu, très subjectivement, la succession suivante :

9	Mars	III - II
23	Mars	I - II
19	Avril	II
20	Mai	I
21	Août	II - III
18	Septembre	III - II
30	Octobre	III
3	Janvier	II - III
17	Janvier	III - II

en associant deux stades pour les populations présentant des caractères intermédiaires entre les deux, le premier stade cité étant le plus proche du profil obtenu.

Il apparaît une certaine logique dans la succession des stades, qui n'est pas évidemment sans rappeler l'évolution de l'indice de diversité H, le stade I représente bien deux modes à défaut de deux convexités : quelques espèces dominent la population tandis qu'un grand nombre reste peu abondantes c'est en somme la croissance de ces dernières qui déterminera le passage d'un stade I à un stade II puis III.

Reste à essayer d'éclaircir l'accident du 3 Janvier; la biomasse entre le 30 octobre et le 3 janvier diminue dans un rapport de 2,2, soit exactement le rapport des densités de Botryococcus Braunii pour ces mêmes dates. Lorsque cette espèce diminue les autres augmentent d'une telle façon que le nombre total d'individus entre le 30 octobre et le 3 janvier reste à peu près constant. La croissance élective de quelques espèces diminue la diversité, en même temps qu'elle témoigne du dynamisme de ces petites espèces; la croissance des espèces les plus petites est un phénomène lié à l'amélioration des conditions de milieu (printemps) (Cosmarium contractum, Staurastrum ellipticum).

On assiste donc, dans cet intervalle de temps à une succession qui, selon FRONTIER serait régressive. MILLERIOUX (1976) retrouve ce sens de l'évolution du printemps à l'été où une sélection s'opère parmi les espèces en faveur de quelques unes particulièrement prolifiques.

Avec toutes les restrictions qu'imposent le petit nombre de données, on peut conclure à la manifestation d'une seule succession écologique du stade I au début de l'hiver, la population évolue régulièrement vers les stades II puis III jusqu'au milieu de l'été suivant.

3-4 Pigments photosynthétiques

Nous avons rappelé plus haut que le dosage des pigments photosynthétiques ne pouvait constituer qu'une approche plus ou moins fiable de la biomasse phytoplanctonique.

Teneur et diversités pigmentaires sont en relation avec la composition et l'état physiologique des peuplements. Les pigments chlorophylliens constituent en outre l'unité physiologique fondamentale dans la transformation énergie rayonnante - énergie biochimique (ODUM 1957). Nous nous sommes limités ici au dosage de la chlorophylle " a " reconnue et des phaeopigments qui sont les produits de dégradation des chlorophylles.

3-4 1 Principe de la mesure

La chlorophylle et les phaeophytines qui coexistent dans

Les peuplements végétaux naturels ont le même pic d'absorption photométrique à 665 nm en extrait acétonique à 90% ; Le coefficient d'absorption des chlorophylles est supérieur à celui des phaeopigments.

Selon ce principe LORENSEN (in PARSONS et STRICKLAND 1968) a mis au point la méthode de mesure et les équations paramétriques qui permettent le calcul direct des teneurs en chlorophylle et phaeopigment.

3-4-1 1 Matériel et méthode

Les échantillons (2 litres) issus de chaque profondeur discrète de prospection sont passés sur un filtre (maille de 0,9 μm) recouvert d'un film de MgCO_3 (quelques ml d'une suspension de MgCO_3 déposé sur le filtre avant passage de l'échantillon. Cette pratique augmente le coefficient de rétention du filtre et évite l'acidification catalytique des pigments).

Chaque filtre est ensuite et immédiatement immergé dans exactement 10 ml d'acetone à 90% contenu dans un tube à centrifuger bouché et entreposé à l'obscurité pour une macération et extraction par contact d'une vingtaine d'heures à température ambiante (3 à 8 C) maintenue en petit conteneur isotherme.

Après centrifugation, une fraction du surnageant est transférée dans une cuve de mesure (chemin optique 20 mm) bouchée, la densité optique D_0 est lue à 665 nm et 750 nm pour chaque échantillon.

Cette valeur mesurée à 750 nm correspondant à la D_0 propre au trouble interférentiel de la prise d'essai est soustraite de la valeur mesurée à 665 nm, donnant ainsi la densité optique vraie $D_0(665_u)$ correspondant à l'absorption des chlorophylles " a " et phaeopigments.

En versant ensuite dans chaque cuve quelques gouttes de HCL 4N, on dégrade quantitativement les chlorophylles en phaeopigments. Les mesures après quelques minutes sont effectuées comme précédemment à 665 et 750 nm et après la même correction on obtient : $D_0(665_A)$ relative à l'absorption des phaeopigments d'origine et de ceux qui sont issus de la dégradation des chlorophylles.

Les équations de LORENSEN permettent alors le calcul des concentrations en pigments de l'échantillon d'eau brute.

$$\text{Chlorophylle " a " (mg/m}^3\text{)} = \frac{26,7 \left[(DO (665_U) - DO (665_A)) \right] \times v}{V \times L}$$

$$\text{Phaeopigments (mg/m}^3\text{)} = \frac{26,7 \left[1,7 \times DO (665_U) - DO (665_A) \right] v}{V \times L}$$

où v = volume (ml) de l'extrait acétonique

V = volume (litre) d'échantillon prise d'essai

L = longueur (cm) du chemin optique de la cuve de mesure

DO = densité optique (en%)

3-4-1 2 Remarques méthodologiques

MILLERIOUX (1976) a comparé les différentes techniques d'extraction et de dosage des chlorophylles exposées dans la littérature ; DUFOUR (1972) effectue un travail identique orienté plus spécialement sur l'influence de la conservation et du broyage des filtres dans le solvant ; SHOAFW, THOMAS et LIUM B.W. (1976) comparent les qualités d'extraction de différents solvants selon les groupes taxonomiques.

L'abondance des mises au point techniques démontre la variabilité des résultats en fonction des différentes méthodes ; la standardisation au moins pour l'étude itérative d'un même système s'impose, à défaut de permettre la comparaison des résultats obtenus par des auteurs différents.

La technique que nous avons employée sous-estime très probablement la teneur en pigment :

- lors de la filtration, nous avons observé un colmatage important des filtres dû sans doute à la grande quantité de matières en suspension d'origine minérale ; nous ne pouvons diminuer la quantité d'eau filtrée sans risquer de passer en-dessous du seuil de détection des pigments ; Or le colmatage provoque une destruction

des espèces fragiles et ainsi la perte de leur contenu chlorophyllien (DUFOUR, 1972).

- L'extraction par simple contact du plancton avec le solvant se révèle dans tous les cas non quantitative, la coloration verte du culot de centrifugation révèle l'adsorption de la chlorophylle sur les débris de filtre.

Enfin, les résultats révèlent d'évidents problèmes de dégradation des pigments de certains échantillons qu'il est difficile d'expliquer et d'estimer.

3-4- 2 Résultats Tableau 5

Ils apparaissent dans les diagrammes de la figure 17 où sont représentées les concentrations en chlorophylles " a " et en phaeopigments pour chaque profondeur prospectée aux différentes dates de prélèvement ; les cercles ont une surface proportionnelle à la quantité de pigments totaux (avec distinction entre chlorophylle et phaeopigments) rapportée par intégration du profil à 1m² de surface pour une colonne d'eau théorique jusqu'à 10 m de profondeur. On remarque :

- que les différences de concentration en pigments d'une profondeur à l'autre pour un même profil ne sont peu ou pas significatives (à quelques exceptions près qui à défaut d'explication biologique seront considérées comme des artefacts), regroupées autour de la moyenne dans l'intervalle de confiance à 95%.
- une très grande hétérogénéité du rapport phaeopigment/chlorophylle notamment parmi les valeurs mesurées en automne et en hiver.
- une évolution modeste de la quantité de chlorophylle pour 1 m² de surface (tableau 5) qui évolue en dent de scie au cours du cycle annuel entre les valeurs extrêmes de 7 et 10 mg/m², tandis que les phaeopigments augmentent au cours de l'hiver : il y en a 0,82 mg/m² le 9 mars; ils augmentent régulièrement jusqu'au 19 mai (15,8 mg/m²) puis diminuent progressivement jusqu'à être indéfectables au mois de janvier suivant.

Date Prof.	9.111	23.111	19.IV	20.V	26.VII	21.VIII	18.IX	30.X	3.I	17.I
0	0.62/0.68		1.53/1.57	0.30/2.43	0.46/1.72		0.96/1.22	0.76/0.99	0.70/0.70	
1	0.66/0.72		0.03/1.26	1.50/2.53	0.28/1.12		0.82/1.09	0.76/1.06	0.76/0.76	
2	0.84/0.97		0.97/1.17	1.60/2.33	0.73/1.43		0.83/1.09	0.76/1.02	0.80/0.80	
3	0.67/0.80		1.17/1.23	0.90/1.99	0.73/1.46		0.93/1.09		0.93/0.93	
5	0.70/0.73		0.37/1.30	1.53/1.66	0.70/1.40		0.86/1.16	0.66/0.96	0.80/0.80	
7	0.77/0.83		1.17/1.33	0.23/3.60	0.66/1.52		1.16/1.22		0.83/0.83	
10	0.70/0.83		0.30/1.23	1.00/2.80	1.10/1.31		1.20/1.20	0.70/1.10	0.83/0.83	
15				0.80/2.93	0.80/1.40				0.83/0.83	
20			0.53/1.23				0.86/1.09	0.70/0.96	0.86/0.86	
25							0.80/1.20			
30										
/m2	7.19/8.01		7.63/11.2	9.73/25.57	7.03/14.16		9.95/11.6	10.0/13.13	7.41/7.41	

Tableau 5 : a/t : concentrations (mg/m^3) mesurées à différentes profondeurs de la chlorophylle a (a) et des pigments totaux (t).
Dernière ligne: valeur intégrée sur une colonne d'eau de 0 à 10m

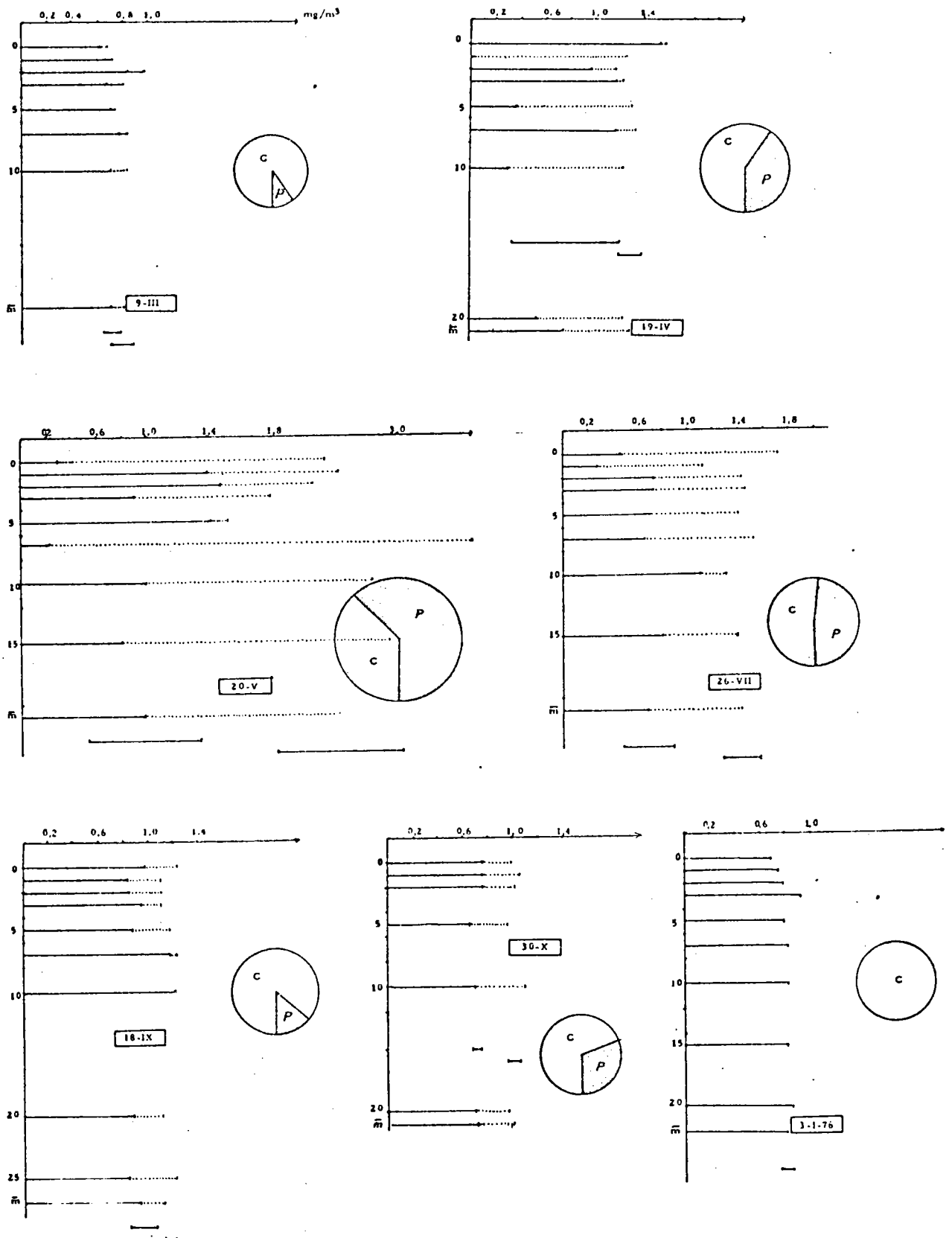


Fig. 17

Répartition de la chlorophylle "a" (trait plein) et des phaéopigments (pointillés) dans l'espace vertical et dans le temps.

La surface des cercles est proportionnelle à la quantité de pigments totaux (Chlorophylle a = C et phaéopigments = P) sous 1m² de surface , de 0 à 10m .

Ainsi en hiver, le rapport phaeopigment/chlorophylle augmente, ce qui pourrait correspondre à une dégradation de l'état physiologique des populations algales pendant la mauvaise saison.

Nous avons apprécié au chapitre précédent l'augmentation sensible de la biomasse pendant les mois d'hiver et conclu qu'il s'agissait sans doute, non d'une production accrue, mais d'une diminution de la pression de broutage consécutive à la disparition des copépodes entre autres ; il y aurait alors un vieillissement de la population phytoplanctonique vestigiale qui comprendrait une proportion maximum d'éléments déficients ou morts aux pigments dégradés.

Si l'on peut admettre cette hypothèse pour justifier une augmentation des phaeopigments en hiver et admettre de la même manière la grande fragilité de la chlorophylle, aucun phénomène biologique ne peut expliquer les grandes variations du rapport phaeopigments/chlorophylle de différentes profondeurs que l'on observe dans certains profils (le 20 juin notamment) : il pourrait alors s'agir d'un artefact lié à la méthode : à notre souci de standardisation auront pu échapper certains échantillons ; on connaît la fragilité des pigments chlorophylliens en solution (PEARSONS et STRICKLAND, 1968). La lumière, l'acidification ou un choc thermique sont connus entre autres comme des agents de destruction des chlorophylles qui sont alors quantitativement dégradées en phaeopigments.

Ces différentes observations nous conduiront à utiliser ces résultats avec circonspection et les conclusions ne seront tirées qu'à titre indicatif.

3-4 3 Biomasse et Pigments

Nous avons calculé pour chacun des couples de mesure la teneur en chlorophylle par unité de biomasse (poids frais). On trouve des valeurs variant de 5 à 0,5 μg chlorophylle " a " par mg de biomasse, non compte tenu des valeurs douteuses précédemment évoquées. MILLERIOUX, (1976) passe en revue les teneurs en chlorophylle " a " citées par une dizaine d'auteurs pour conclure à une teneur moyenne se situant entre 1 et 9%, mais trouve pour une population d'été du lac d'AYDAT des valeurs variant de 1 à 18 ;

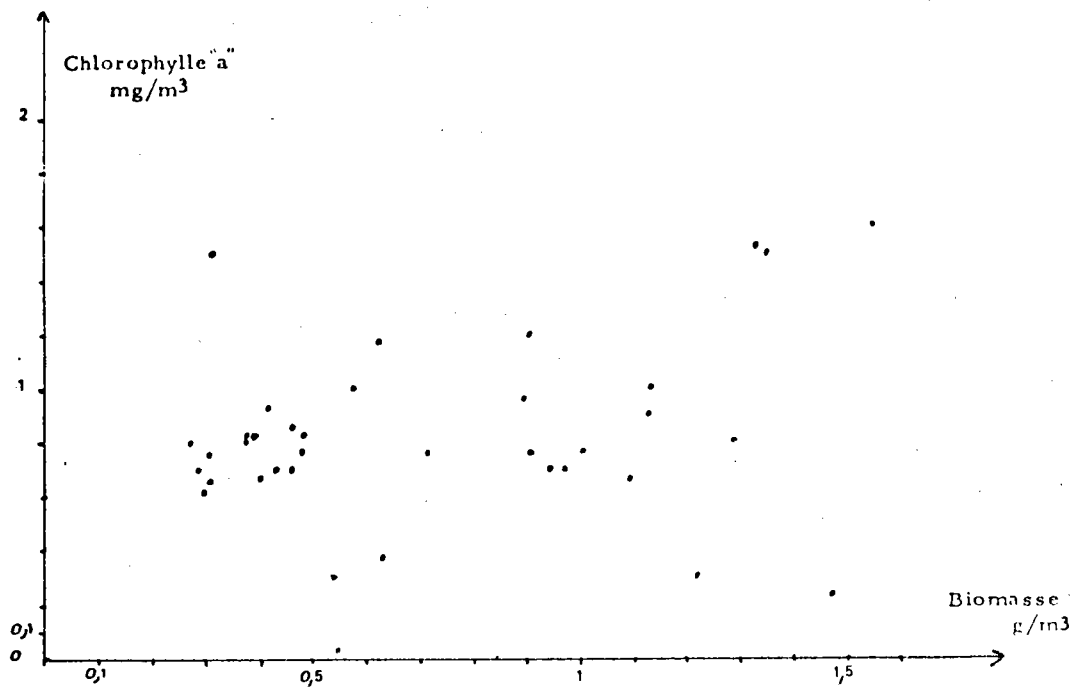


Fig. 18

Corrélation (non significative) chlorophyll "a" - biomasse

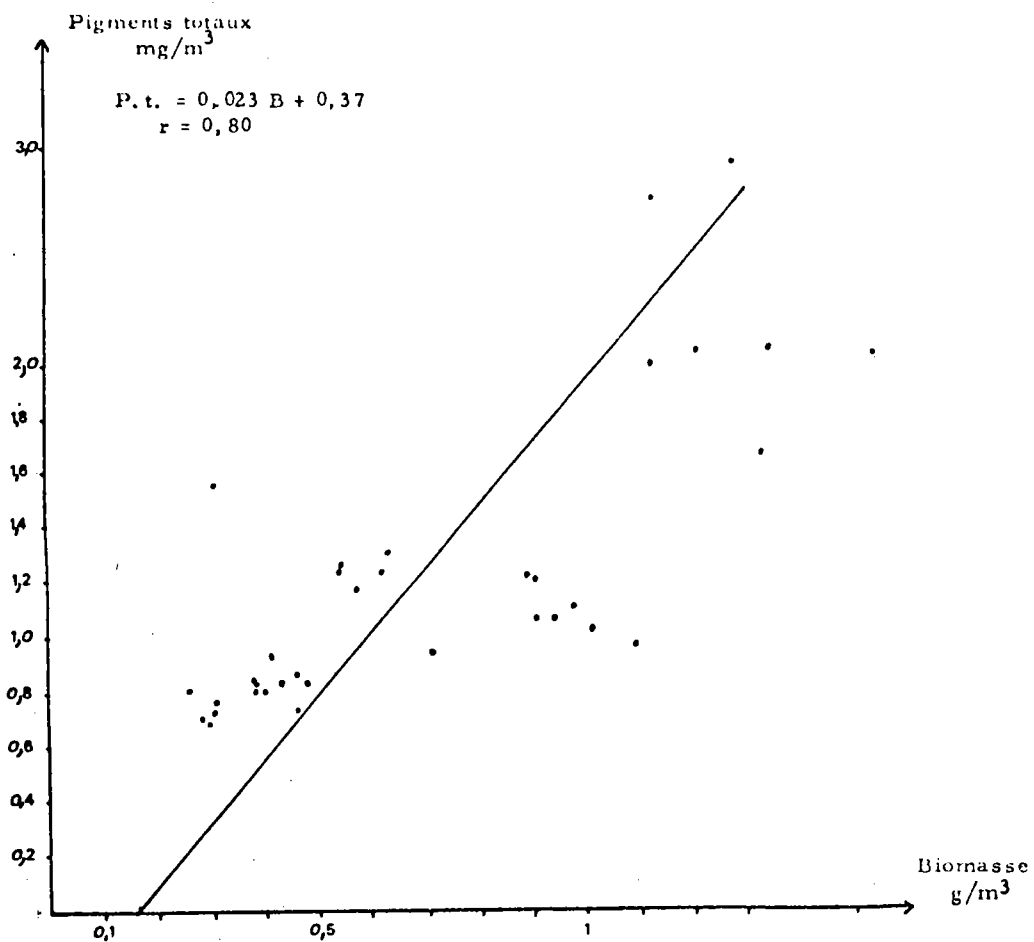


Fig. 19

Corrélation (hautement significative) Pigments totaux - Biomasse

il conclut comme HIRATO et ENDO (1964) (in DEVAUX, 1973) à la non linéarité de la corrélation pigments-biomasse, au cours de l'année en raison sans doute de la succession de population différente. La corrélation que nous avons établie entre chlorophylle et biomasse n'est pas significative, altérée sans doute par certaines valeurs douteuses de la teneur en chlorophylle (Fig. 18). Elle est au contraire hautement significative entre biomasse et pigments totaux par élimination en quelque sorte de ce que nous avons considéré précédemment comme un artefact expérimental (Fig. 19).

Les corrélations chlorophylle-biomasse et pigments totaux-biomasse confirment l'hypothèse évoquée pour expliquer l'accroissement de biomasse en hiver : à une augmentation de la biomasse ne correspond pas directement celle de la chlorophylle ; il y aurait accroissement relatif de la biomasse non par production, mais par conservation des individus défectueux et des cadavres. La bonne corrélation entre biomasse et pigments totaux tient du même principe qui nous a fait compter les individus fonctionnels comme les autres.

Cette conclusion n'est pas sans similitude avec celle que nous avons tirée de l'étude de la diversité. Nous retrouverons dans l'étude de la production primaire cet aspect des populations où les paramètres s'enchaînent ainsi : aux fortes biomasses correspondent des diversités faibles, les quelques espèces dominantes y seraient dans un état physiologique peu favorable à une bonne productivité. Pour un rapport pigment/biomasse faible, il peut y avoir une bonne productivité par multiplication cellulaire intense.

3-4- 4 Du Biome à la production

On aura étudié la biomasse sous ses trois aspects quantitatifs, qualitatifs (composition, diversité) et fonctionnel, (teneur en pigments photosynthétiques).

Les quelques taxons déterminés sont caractéristiques d'eaux froides, oligotrophes, acide, la biomasse est peu dense (oligotrophie) répartie d'une façon quasi orthograde sur le profil et ne présente pas de variation quantitative spectaculaire au cours de l'année.

La dynamique des populations appréhendées par les différentes estimations de structure, diversité et état physiologique semble montrer que la population d'hiver n'est qu'une relique de celle de l'été qui se trouve conservée du fait de l'absence de concurrence interspécifique (faible taux d'endémisme) et même augmentée du fait de la diminution de la prédation en hiver. On aura donc pas ici de succession de population, mais quelques modestes variations de la structure et des qualités physiologiques (taux de chlorophylle) d'une même population, ce qui n'est probablement pas sans rapport avec la constance des paramètres abiotiques.

L'étude de la production primaire complètera l'analyse de ce peuplement à la fois agent et résultat du phénomène de photoassimilation qui sont en relation plus ou moins directe avec l'ensemble des paramètres étudiés jusqu'alors.

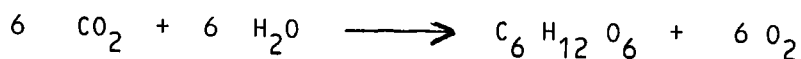
4 - PRODUCTION PRIMAIRE

4-1 Définition et principe

Elle désigne en même temps que le phénomène qui y conduit, la synthèse de matière organique à partir d'éléments minéraux et de l'énergie lumineuse. Elle est le fait d'organismes autotrophes, les algues planctoniques ici, dotés d'un système de photoassimilation dont les pigments photosynthétiques (chlorophylle, caroténoïdes) sont l'élément essentiel. Selon ce principe l'énergie lumineuse utile est captée et transformée en énergie biochimique (ATP, sucres ...) les éléments précurseurs du cycle trophique et énergétique de l'écosystème.

La production primaire apparaît donc bien comme le résultat dynamique d'un état du système tel que nous avons pu le décrire dans ses caractéristiques biotiques et abiotiques.

L'équation globale de la photosynthèse s'écrit de façon simplifiée :



La mesure du phénomène consistera à suivre l'évolution au cours du temps de l'un ou l'autre des paramètres de cette équation sachant que simultanément se produit la réaction inverse (catabolique) celle de la respiration. Il s'agit donc d'un bilan dans lequel on peut apprécier la photosynthèse nette par augmentation de la biomasse (dont $C_6 H_{12} O_6$ représente un précurseur), ou en appréciant encore

- l'augmentation de la teneur en oxygène
- la diminution de la teneur en CO_2 (qui se traduit par une modification de l'état d'équilibre des carbonates et donc du pH (VERDUIN, 1964).
- la pénétration du CO_2 dans les organismes.

C'est cette dernière mesure que nous aurons choisi en utilisant la méthode mise au point par STEEMANN-NIELSEN, 1958) dont le principe (traceur radioactif) est le suivant :

Quand on fournit à des organismes phototrophes une petite quantité de CO_2 radioactif ($^{14}CO_2$) ceux-ci le consommeront par photosynthèse au même titre que le CO_2 " froid " (non radioactif) disponible dans le milieu ; en déterminant, après un temps d'incubation dans un milieu clos, la radioactivité contenue dans les organismes, on pourra déterminer la quantité totale de CO_2 fixée pour un biovolume donné en un temps donné. Un témoin (essai maintenu à l'obscurité) permettra de quantifier la fixation de CO_2 indépendante du phénomène de photosynthèse. (STEEMANN-NIELSEN, 1960 ; WOOD G.K. 1971).

Cette méthode a fait à ce jour l'objet d'un grand nombre de mise au point portant sur la technique autant que sur l'interprétation des résultats . Nous l' avons employée en raison de sa grande sensibilité de sa précision et de son élégance qui la font choisir pour 95% des recherches actuelles dans ce domaine. Sa généralisation n'a pas encore cependant conduit à une parfaite normalisation et les résultats obtenus doivent être strictement assortis des conditions expérimentales.

4- 2 Matériel et méthode

4-2 1 La solution radioactive

Elle est préparée à partir d'une solution concentrée de

bicarbonate $(\text{CO}_3)_2 \text{Na}$ contenant une certaine proportion de de la forme $(^{14}\text{C}\text{O}_3)_2 \text{Na}$, dont l'atome de carbone radioactif ^{14}C émet des particules β^- qui peuvent être détectées avec une très grande précision. Cette solution de faible volume (2ml) de radioactivité rigoureusement connue est diluée dans une eau dont le pouvoir tampon a été rapporté à celui de l'eau d'essai (0,2 mg/l en carbonate) et le pH élevé à 10, afin d'éviter la formation et la perte de CO_2 libre. La dilution finale est telle que la solution aura une activité de $10 \mu\text{Ci} / \text{ml}$ qui sera étalonnée ultérieurement. Cette solution sera utilisée sur le terrain pour " enrichir " les flacons d'incubation.

4-2 2 Incubation

Lors de chaque campagne de prélèvement, une partie de l'échantillon d'eau issue de chacune des profondeurs est transvasée délicatement dans 2 flacons de verre d'environ 125 ml dont le volume est précisément connu, un flacon clair, l'autre étant complètement obscurci (vinyl noir thermoformé sur le flacon). Chaque flacon reçoit ensuite 0,2 ml (0,4 ml pendant la période hivernale) de la solution radioactive (enrichissement) à l'aide d'une micro-seringue automatique puis est hermétiquement fermé, agité et enfin attaché sur une corde par un mousqueton de telle façon que, la corde immergée verticalement dans le lac, chaque échantillon se retrouve à sa profondeur d'origine.

Ils sont ainsi laissés en incubation " in situ " pendant 3 heures au milieu de la journée, puis recueillis et maintenus dans un container obscur.isotherme.

4-2 3 Filtration

Elle a lieu dans la demi-heure qui suit la récupération des flacons. Le contenu de chacun d'eux est filtré sous vide (voir " Pigments photosynthétiques ") sur filtre MILLIPORE HAWP (diamètre des pores : 0,45 μm). Le filtre est ensuite rincé avec 5 ml d'HCl N/100 et le matériel biologique fixé par 5 ml de FORMOL.

Un témoin est fait sur de l'eau brute (non enrichie). chaque filtre est ensuite conditionné dans un tube à hémolyse.

bouché avec un coton. Au laboratoire les filtres seront entreposés dans un dessiccateur sous vide en présence de chaux.

Les comptages ne seront effectués qu'en Juin 1975 en FRANCE métropolitaine (méthode de transport) où les échantillons ont été expédiés dans un petit container métallique.

4-2- 4 Les comptages - Mesure de la radioactivité

Le " comptage " est la détermination de la radioactivité retenue par et sur le filtre et se mesure en comptant le nombre de coup par minute (Cpm) correspondant à l'émission β^- du ^{14}C contenu dans l'échantillon.

Nous avons utilisé pour ces comptages la méthode en milieu liquide scintillant (PUGH, 1973, SHINDLER et HOLMGREN, 1971): chaque filtre est immergé et agité dans 10 ml de toluène scintillant contenu dans une fiole de comptage. Il se clarifie et on admet que toute les structures cellulaires qu'il portait sont détruites, leur contenu passant en solution dans le liquide. Par ailleurs, la radioactivité de la solution d'enrichissement est étalonnée dans du liquide de BRAY, plus hydrophyle que le toluène scintillant. Une courbe de " Quenching " (rendement du comptage en fonction de l'opacité du milieu vis à vis des particules β^-) est établie expérimentalement de façon à corriger les cpm en dpm (désintégration par minute) seule valeur vraie et comparable de la radioactivité d'un échantillon à l'autre.

4-2 5 Calcul

Il est admis que durant le temps de l'expérience le taux de fixation de l'isotope radioactif est identique pratiquement à celui du carbone non radioactif au coefficient de 1.06 près.

$$\frac{{}^{14}\text{C}_{\text{ assimilé}}}{{}^{14}\text{C}_{\text{ disponible}}} = 1.06 \frac{\text{C}_{\text{ assimilé}}}{\text{C}_{\text{ disponible}}}$$

ce qui donne l'équation finale

$$\text{C}_{\text{ assimilé}} = \frac{{}^{14}\text{C}_{\text{ assimilé}}}{{}^{14}\text{C}_{\text{ disponible}}} \times 1.06 \times \text{C}_{\text{ disponible}} \times 12 \times \frac{1000}{V}$$

ou

^{14}C assimilé : radioactivité mesurée sur le filtre (dpm)

^{14}C disponible : radioactivité introduite dans le falcon (voir étalonnage de la solution).

C disponible : concentration en CO_2 du milieu naturel (meq/l)
voir alcalinité

1.06 : facteur de pénétration différentiel des deux isotopes

12 : coefficient de transformation des meq en mg C

V : volume du flacon expérimental (en litre)

C assimilé : résultat exprimé en mg/m^3 fixé pendant le temps d'incubation.

En soustrayant à la valeur trouvée pour un flacon clair, celle qui est déterminée pour le flacon noir à la même profondeur, on obtient la quantité de carbone fixé par photosynthèse.

4-3 Discussion

Les différentes étapes de la manipulation constituent autant de facteurs d'erreur ou d'altération des résultats justifiant les précautions que l'on prendra au moment de leur interprétation.

Cependant, la standardisation d'une erreur compensée permet pour toute une série de mesures, effectuées dans les mêmes conditions, une comparaison utile des résultats relatifs.

4-3 1 Traitement des filtres

Nous avons choisi, après la filtration du contenu des flacons expérimentaux de rincer le filtre à l'acide chlorhydrique dilué.

Cette technique dite de décontamination a pour but d'éliminer toute radioactivité parasite d'origine minérale (soit le carbone non encore assimilé physiologiquement) sans toutefois influencer sur les teneurs en carbone marqué. intégré déjà à la matière organique. (ALLISTER, 1961, WETZEL, 1965, in PELLETIER, 1973).

D'autres auteurs au contraire jugent cette intervention inutile dans le cas notamment d'eaux faiblement alcalines, où les carbonates ont peu de raison de précipiter (LASSIG et Coll. 1972, PELLETIER 1973, DEVAUX 1973). Nous avons cependant mis en évidence (MAIRE 1973) l'influence sensible du rinçage des filtres et cela notamment dans le cas où les éléments figurés sont abondamment représentés. Des phénomènes d'adsorption, mal connus encore, pourraient favoriser la rétention du CO_2 marqué et augmenter ainsi la radioactivité du filtre (MAC MAHON, 1973).

Enfin, si ce traitement de rinçage peut paraître superflu il n'y a pas de raison pour qu'il soit nuisible, attendu qu'il n'affecte pas en principe le carbone déjà métabolisé.

La fixation par le FORMOL de l'échantillon retenu sur le filtre peut être également une source d'erreur. Cette technique préconisée par LASSIG et NIEMI (1974a) se traduirait, selon ILMAVITRA 1974) par une baisse de 15 à 20% de l'activité du filtre ; ce serait, selon cet auteur, le fait des espèces détruites par le FORMOL et qui perdraient ainsi leur contenu éventuellement marqué; l'erreur ainsi provoquée nous est apparue inférieure (du fait de la quasi dominance des chlorophycées) à celle que provoquerait une éventuelle respiration des organismes retenus sur le filtre, que nous n'avons pas les moyens d'enrayer sur le terrain (dessiccation).

4-3 2 Conservation des filtres

Les phénomènes inhérents à la dessiccation et les problèmes de dessiccation et de stockage sont maintenant assez bien maîtrisés, en raison souvent de l'absence habituelle de système de comptage sur le terrain. Ainsi peut-on enregistrer une diminution sensible de l'activité des filtres stockés; on ne peut évidemment pas l'imputer

à la désintégration du ^{14}C (dont la période est de 2300 ans !) mais sans doute à d'autres phénomènes : ainsi WALLEY et GEEN, (1968 in PELLETIER, 1973) mettent en évidence une perte sensible de la radioactivité des filtres dans les 24 heures qui suivent la filtration, et l'attribuent à l'élimination (sous l'effet de la dessiccation) du $^{14}\text{CO}_2$ minéral stocké par les cellules, mais non encore métabolisé.

Le stockage sous vide, en présence de chaux évite les échanges isotopiques $^{12}\text{CO}_2 - ^{14}\text{CO}_2$ en maintenant une atmosphère exempte de CO_2 .

4-3 3 Techniques de comptage

La technique de comptage en milieu liquide scintillant représente un progrès considérable par rapport même au plus performant des compteurs GEIGER-MULLER. D'une mise en oeuvre plus facile (problèmes d'étalonnage, géométrie de comptage...) et surtout d'un rendement nettement supérieur. (Dans le toluène scintillant, les rendements de comptage sont de l'ordre de 80%, alors que les meilleurs rendements des compteurs GEIGER-MULLER sont de 40%). Elle permet l'emploi d'une solution radioactive de moindre activité et augmente la définition des mesures de faible production. (WOLF et SCHLESKE, 1967).

Nous avons pour chacun des filtres effectué trois séries de comptage de 10 minutes chacune, sans trouver entre les séries de différence significative. On peut donc conclure à la parfaite solubilisation des éléments marqués (par dislocation sans doute des structures cellulaires), condition impérative de l'emploi de cette méthode.

4-3 4 Signification des résultats

Nous pouvons faire ici le bilan de la radioactivité retenue sur le filtre; elle est proportionnelle par hypothèse au gaz carbonique fixé par photosynthèse auquel s'ajoute le CO_2 fixé selon tout autre processus : adsorption, absorption, chimiosynthèse hétérotrophe (réaction de WOOD-WERKMANN); mais il faut aussi dans ce bilan considérer le carbone manquant, soit celui notamment qui aura pu

pendant le temps de l'expérience être fixé puis excrété ou secrété.

Le CO_2 effectivement fixé ne représente en effet que la production nette du phytoplancton, sans qu'il soit possible ici d'estimer la quantité déjà rejetée pendant le temps d'incubation. ANDERSON et ZEUTHEL (1870 in BOUGIS, 1974) estiment que la sécrétion des métabolites n'excède pas 10% de la quantité de CO_2 simultanément fixé ; FOGG et WATT, 1975) estiment quant à eux à 50% la quantité de CO_2 fixé puis excrété ou secrété pendant le temps d'incubation.

Seule, théoriquement, la méthode de mesure à l'oxygène permet de déterminer production brute et production nette ; en fait elle se heurte elle aussi à des artefact expérimentaux de nature différente, mais plus importants. (moindre sensibilité, temps de confinement plus long et phénomène de photorespiration).

Admettons en conclusion que la fixation de CO_2 dans le flacon sombre est un artefact ; en soustrayant cette valeur de la quantité de CO_2 mesuré dans le flacon clair correspondant, on approche d'un résultat qui représente bien la fixation photosynthétique du carbone, soit (le temps d'incubation étant réduit au minimum) à une valeur de production primaire proche de la production brute.

4-4

Résultats

Ils sont exprimés à la fin des calculs définis plus haut en mg de carbone fixés par les organismes photoassimilateurs (algues planctoniques) contenus dans 1m^3 d'eau d'une profondeur donnée pendant le temps d'incubation (tableau 6), déduction faite de la fixation " flacon sombre ".

On peut ainsi à chaque date de mesure définir un profil de production (Fig. 20) qui est ici construit à partir des valeurs mesurées, affectées d'un coefficient (Rayonnement de la journée / rayonnement pendant la période d'incubation) , extrapolant les valeurs mesurées aux valeurs de production quotidienne.

M	Date	9.III	23.III	19.IV	20.V	26.VII	21.VIII	18.IX	30.X	3.I	17.I
0		0.60	0.944	0.585	1.777		0.198	0.354		0.289	0.395
1		1.036	2.143	1.409	1.933			0.886		0.407	0.564
2			2.459	2.590	1.668		1.251				1.019
3			3.041	3.170	1.349		1.669			0.635	1.485
5		1.849	2.304		0.940		2.849	2.264		0.946	1.715
7		2.14	1.431	4.050	0.602		2.747	2.380		1.090	1.952
10		2.035	0.836	2.522	0.273		1.858	1.203		1.007	1.812
15		0.629		0.166			0.522	0.355		0.783	1.363
20		0.20					0.166	0.170		0.478	0.648
25							0.133	0.050		0.08	0.263
30											
/m ²		26.61	23.30	31.75	11.25		21.52	29.17		31.34	16.98

Tableau 6 : Production primaire mesurée (au ¹⁴C) à chaque profondeur et aux différentes dates; en mg de carbone fixé / m³ pour 3 heures d'incubation

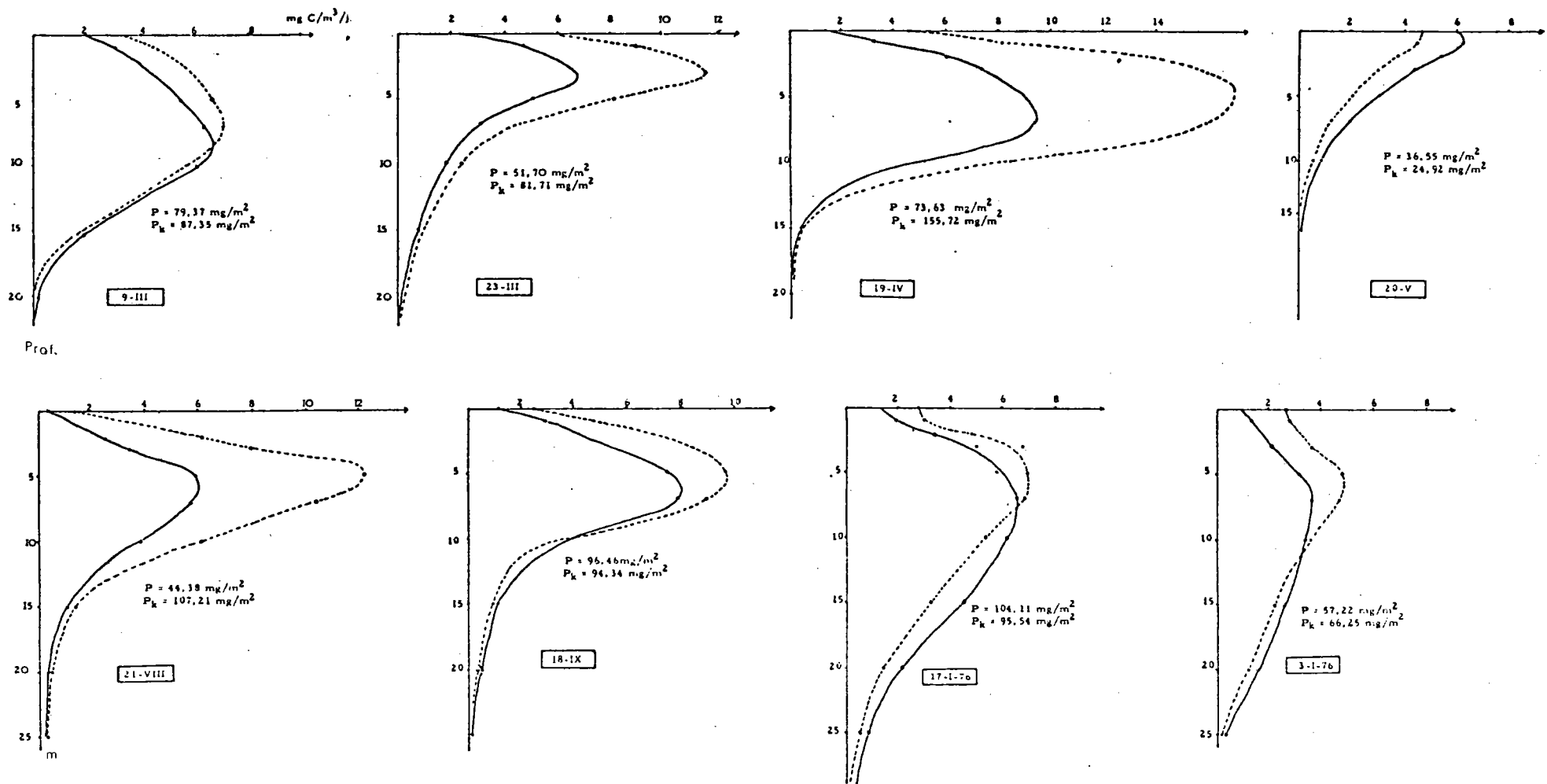


Fig. 20 : Profils de Photoassimilation mesurée au ^{14}C rapportée à la journée, par extrapolation au rayonnement quotidien (P , trait plein), à l'aide de l'équation de CAPBLANC (P_K , en pointillés)

On peut de même, par intégration de la surface des profils ainsi définis calculer la production sous 1 m² de surface (tableau 6 et Fig. 20).

L'étude et l'interprétation des résultats nous amènent naturellement à suivre les variations de la production en fonction de la profondeur et aux différentes périodes de l'année en recherchant d'éventuelles relations avec l'évolution des autres paramètres, biotiques et abiotiques déjà étudiés.

Parmi ceux-ci, les plus importants seront ceux qui influenceront sur les phénomènes de photosynthèse et de production en terme de facteurs limitants ou déterminants: lumière, peuplement algale (biomasse, structure, chlorophylle) température, sels trophiques.

4-5

Lumière et production

Parmi tous les paramètres que nous avons pu mesurer à un instant donné, l'intensité lumineuse disponible est la seule qui a varié du haut en bas du profil, diminuant, selon une loi logarithmique que nous avons quantifiée plus haut, l'évolution de la production selon le même axe ne peut donc être qu'étroitement liée avec ce paramètre, mais selon une loi plus complexe. De plus, les profils ont l'allure générale caractéristique de ceux que l'on peut mesurer dans les eaux eutrophes où la lumière est le facteur limitant de la production.

FINDENEG, (1964) a mis en évidence une relation étroite entre l'allure du profil et le niveau trophique d'un lac. En évoquant la classification de cet auteur au sujet de la lumière, nous avons déjà remarqué que la pénétration des différentes longueurs d'onde rappelait celle des milieux mésotrophes (FINDENEG, 1964, MILLERIOUX, 1976).

Le paradoxe entre profil de production d'une part et trophie du lac d'autre part s'explique par la turbidité des eaux : le brassage continu du lac maintient en suspension un seston abondant (turbidité au disque de Secchi, abondance d'éléments morts observés lors des comptages, colmatage des filtres ...) qui fait écran à la pénétration de la lumière.

Cette atténuation, qui dans les eaux eutrophes vraies est liée à l'abondance des biomasses actives, entraîne un " tassement " du profil de production qui mime ainsi celui d'un milieu eutrophe.

Ainsi peut-on mesurer au lac STUDER les paramètres biotiques et abiotiques d'un milieu oligotrophe (où notamment les conditions nutritionnelles devraient limiter la photoassimilation) et observer des profils de production primaire typiques d'un milieu eutrophe (où la pénétration de la lumière est le facteur limitant).

On retrouve sur tous ces profils l'évolution verticale et les valeurs caractéristiques schématisées sur la Fig. 21 et notamment les relations directes nulles ou inverses qui lient production et lumière selon l'intensité de cette dernière.

La photoassimilation décelée aux profondeurs plus grandes que celles du point de compensation pourrait être due à un artefact expérimental : ces flacons pourraient recevoir lors des manipulations (mise en incubation et récupération des flacons) une quantité de lumière non négligeable en regard de celle qu'ils recevront au fond pendant le temps d'incubation.

Les valeurs de production optimum ($P_{opt.}$) ainsi définies varient d'une date à l'autre, liées alors à l'efficacité photosynthétique dont il sera question ultérieurement.

Cette saturation de production correspond à un engorgement progressif de l'appareil photosynthétique et à l'exaltation des processus cataboliques (RYTHER, 1956). Relation directe en profondeur : la production croît à partir du fond comme l'énergie disponible (Fig. 7) : les courbes ne peuvent être superposables en raison de la différence entre la résultante du coefficient d'extinction des radiations utiles et de celui de la lumière blanche. Au delà encore de la valeur $I. sat.$, l'intensité lumineuse est négativement corrélée avec la production (CAPBLANC 1974). Les phénomènes cataboliques l'emportent sur la photosynthèse, proportionnellement à l'augmentation du rayonnement : photorespiration et photooxydation mis en évidence par STEEMANN-NIELSEN, ⁽¹⁹⁶⁷⁾ inhibition des enzymes de l'appareil photosynthétique, destruction des pigments chlorophylliens (STEEMANN-NIELSEN et JORGENSEN, 1962 in DUSSART, 1966) : les algues ne disposent d'aucune protection, mécanique ou pigmentaire, de leur appareil photosynthétique.

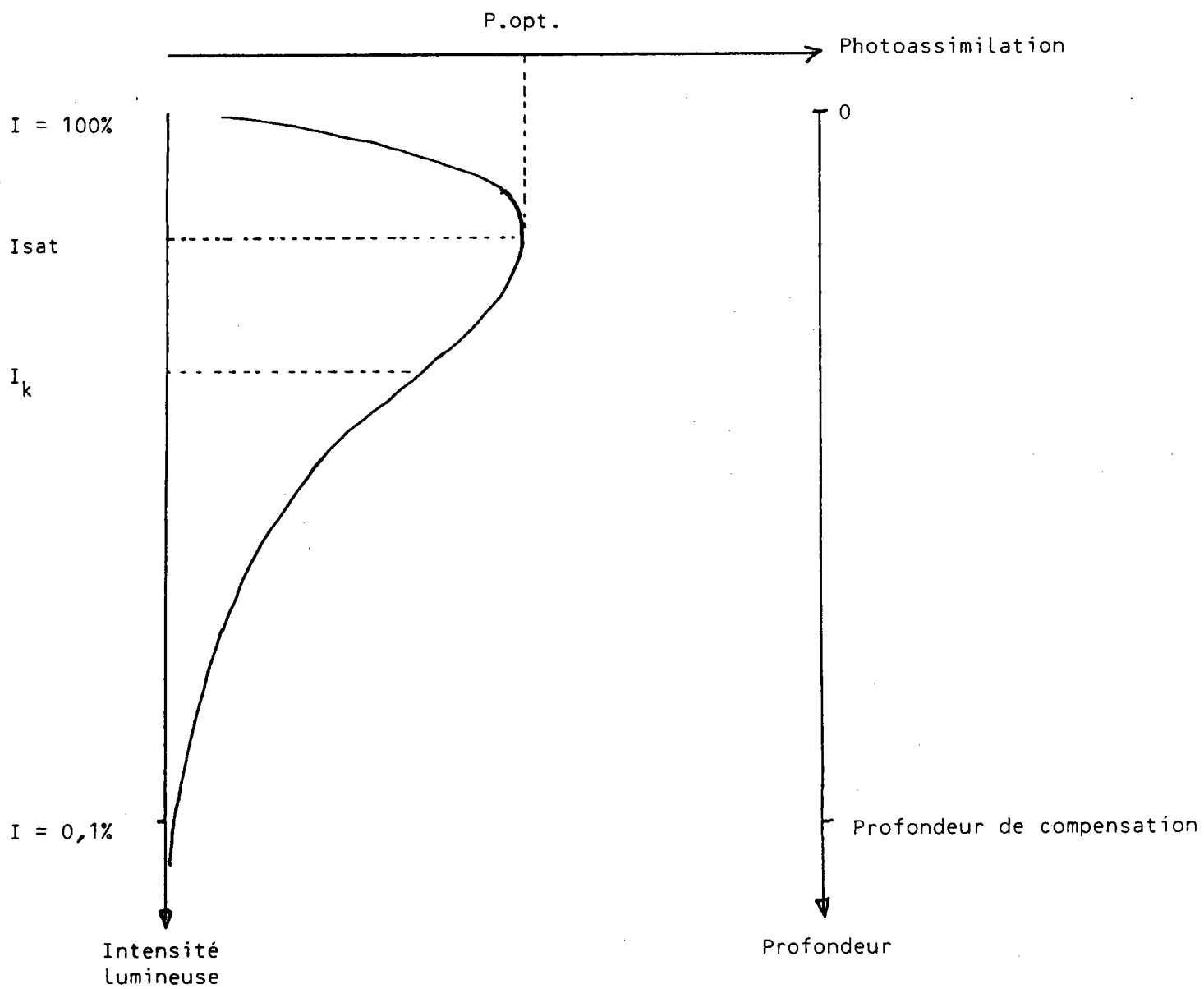


Fig. 21

Valeurs caractéristiques d'un profil type de production primaire.

Une telle explication du phénomène d'inhibition indique que la photoassimilation mesurée par la méthode ^{14}C tend, dans la zone d'inhibition, à sous estimer la photoassimilation proportionnellement à l'exaltation de la respiration.

La corrélation lumière-production a été utilisée pour déterminer la production à partir d'une expérimentation minimum.

Ainsi VOLLENWEIDER, (1965) analyse-t-il une série de modèles (STEEMANN-NIELSEN, 1951 ; TALLING, 1951 ; RYTHER et YENTSCH, 1957 ; STEELE, 1962 ; FEE, 1969) qui permettent d'estimer la photoassimilation quotidienne d'une colonne d'eau homogène à partir des seules valeurs de production optimum (photosynthèse à lumière saturante de RYTHER et YENTSCH, 1957) du coefficient d'extinction et du rayonnement global incident ; il introduit donc tacitement la notion d'efficacité photosynthétique du système qui peut même être mesurée au laboratoire.

Ces modèles permettent de s'affranchir de manipulations longues et quelquefois irréalisables (incubation " in situ " multiplication des flacons) mais impliquent l'adhésion à des hypothèses qui ne sont pas toujours vérifiées.

MILLERIOUX, 1976 comparant ainsi les résultats obtenus selon la méthode traditionnelle et ceux issus de différents modèles (RYTHER et YENTSCH, 1957 ; STEELE 1962) constate dans certains cas leur inadéquation.

4-6 Expression de la production de la journée

On exprime la production d'un milieu aquatique comme la somme pondérée des productions de chacune des profondeurs sous l'unité de surface, en mg C fixé/m². Ce résultat est obtenu par intégration de la courbe puisqu'il représente en fait de la surface engendrée par le profil.

4-6 1 Production quotidienne "P "

Il s'agit ensuite de rapporter cette photoassimilation mesurée pendant une fraction de la journée à la journée toute entière, voire au mois.

Etant donné la bonne corrélation lumière-production, la méthode la plus simple consiste à extrapoler les valeurs mesurées à midi par le seul rapport $\frac{I \text{ jour}}{I \text{ incub.}}$, où $I \text{ jour}$ représente le rayonnement de la journée $I \text{ incub.}$ celui de la fraction de la journée où a eu lieu l'incubation.

On obtient par ce moyen la production quotidienne " P " dont le profil peut être représenté par la translation de raison $I \text{ jour} / I \text{ incub.}$ du profil originel obtenu lors de la mesure. (Fig.20) (Fig.24).

Cette extrapolation n'était pas pour satisfaire les auteurs tels que VOLLENWEIDER (1965); ILMAVIRTA, (1974^b-1975;) CAPBLANC (1974) qui ont vérifié les variations du rendement photosynthétique au cours de la journée.

Interviennent des phénomènes de fatigue des populations (STEEMANN-NIELSEN, 1958 in ILMAVIRTA, 1974) de variation de la composition spectrale au cours de la journée (HUTCHINSON, 1957) d'épuisement des sels nutritifs (STROSS, 1975) entre autres qui abaissent le rendement au cours de la journée. Des expériences de la plupart de ces auteurs, mesures ponctuelles de la photoassimilation au cours de la journée mettent en évidence un modèle relativement constant de la variation de ce rendement, avec précisément une " dépression " au milieu de la journée.

4-6-2

Production quotidienne " P_k "

Les mesures couramment faites au milieu de la journée conduisent donc en général, par une simple extrapolation, à sous-estimation de la production quotidienne.

VOLLENWEIDER, 1965 propose une valeur vraie de photoassimilation quotidienne P_q telle que :

$$5/6 \cdot \lambda \cdot P_{\text{midi}} < P_q < 3/2 \cdot \lambda \cdot P_{\text{midi}}$$

ou $\lambda = \frac{I \text{ jour}}{I \text{ incub.}}$

$$P_{\text{midi}} = \text{mg C fixé} / \text{m}^2 \text{ à midi}$$



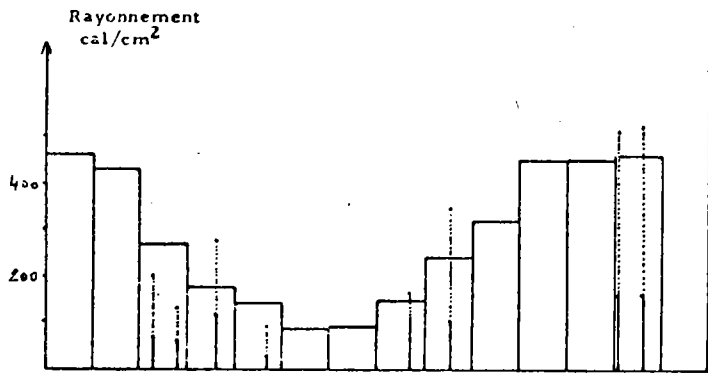


Fig. 22

Evolution du rayonnement (cal/cm^2) quotidien, moyenne mensuelle (histogramme) ; rayonnement pour la journée de mesure (pointillés) ; fraction du rayonnement correspondant au temps d'incubation (trait plein)

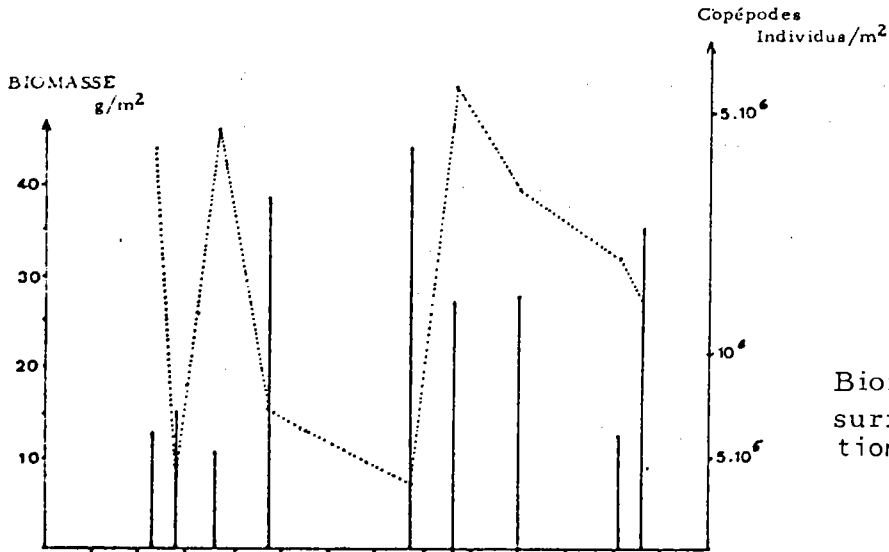


Fig. 23

Biomasse mesurée sous 1 m^2 de surface (traits verticaux) et évolution de la densité des copépodes.

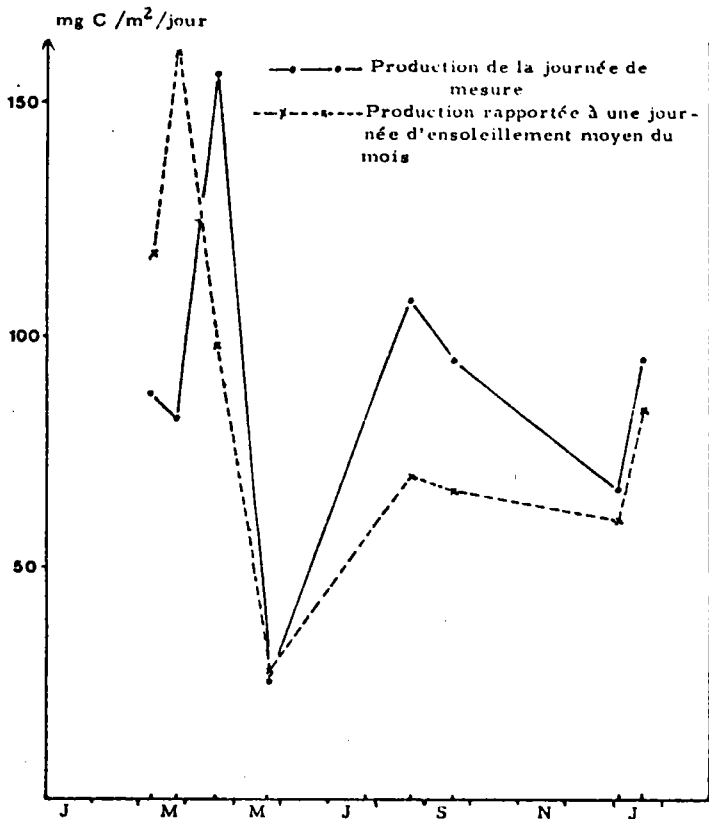


Fig. 24

Production primaire ($\text{mg C}/\text{m}^2/\text{j}$)
Valeurs réelles mesurées
Valeurs rapportées à une journée de rayonnement moyen pour le mois

P_q varie entre ces valeurs, en fonction de l'atténuation de la lumière ; l'efficacité photosynthétique serait donc minimum à midi.

ILMAVIRTA, 1974^b ne parvient pas expérimentalement à mettre en évidence l' " afternoon depression " de STEEMANN-NIELSEN (1952): s'il existe selon lui une inhibition maximum en surface pour les fortes illuminations de la mi-journée, elle serait compensée par la pénétration plus profonde de la lumière, donc une photoassimilation en profondeur accrue, et un bilan de production de la colonne d'eau identique.

CAPBLANC (1974) sur un lac pyrénéen étudie la variation des rendements photosynthétiques.

Il définit empiriquement le rapport :

$$K_z = \frac{P_z \text{ mg C/m}^3/\text{jour}}{P_z \text{ mg C/m}^3/\text{h à midi}}$$

pour chacune des profondeurs prospectées.

P_z mg C/m³/jour : représente la somme des productions à la profondeur z mesurées pendant toute la journée, par fractions successives de 3 heures.

P_z mg C/m³/heure : la production à la profondeur z pour une heure d'incubation, mesurée à midi.

Il trouve une valeur hautement significative à la corrélation $K_z - I'_0$ avec une droite de régression de formule :

$$K_z = 0,44 I'_0 e^{-x z} + 7,5$$

ou I'_0 (cal/cm²/h) = rayonnement mesuré immédiatement sous la surface à midi. (I'_0 représente à ce moment là 90% du rayonnement global incident).

x = coefficient d'extinction de la lumière blanche

z = profondeur en mètre

En combinant les équations, on obtient les valeurs P_{kz} propres à chaque profondeur :

$$P_{kz} = P_k \text{ mg/m}^3/\text{jour} = P_z \text{ mg C/m}^3/\text{h à midi} \times (0,44 I'_0 e^{-xz} + 75)$$

4-6 3 Comparaison des valeurs P_k et P_z .

Nous avons fait figurer sur le même schéma les profils P_k tracés d'après les valeurs P_{kz} , obtenus selon les équations de CAPBLANC, l'autre P selon les valeurs P_z , obtenues par translation comme nous l'avons évoqué plus haut. (Fig. 20).

Les valeurs maximum (jusqu'à 3,5) du rapport P_{kz} / P_z se retrouvent en général dans la partie supérieure du profil : elles expriment donc bien un rendement photosynthétique des populations à midi inférieur au rendement moyen de la journée, ou encore une inhibition maximum de surface à midi.

La diminution progressive du rapport P_{kz} / P_z , de haut en bas du profil, confirme l'hypothèse avancée plus haut : pénétration plus profonde des radiations utiles au milieu de la journée (maximum de la valeur absolue du rayonnement, réflexion minimum).

L'hypothèse de départ se trouve bien confirmée par l'équation de CAPBLANC, excepté pour le 20 mai : ce jour là, la zone d'inhibition se trouve particulièrement réduite en raison des faibles illuminations. Le profil mesuré à midi représenterait alors les valeurs maxima de la journée.

Intégrées sur le profil, les valeurs P_{kz} et P_z nous donnent un rapport P_k / P que nous avons évalué.

- $P_k / P \neq 1$ les 9-III, 18-IX, 17.1.1976

Ces résultats confirment l'hypothèse d'ILMAVIRTA (1974^b) : les fortes inhibitions de surface mesurées au milieu de la journée sont compensées par une production simultanément accrue des zones profondes ; le rendement photosynthétique global de la masse d'eau à midi serait identique à celui de la moyenne de la journée, par

une redistribution du taux d'assimilation le long du profil. Ce principe se traduit sur les diagrammes comme un enfoncement du profil mesuré à midi, par rapport au profil théorique quotidien.

- $P_k/P > 1$ les 23-III, 19-IV, 21-VIII, 3.1.1976

Nous retrouvons ici l'hypothèse de STEEMANN-NIELSEN entre autre : le rendement photosynthétique à midi serait inférieur à celui de la moyenne théorique de la journée. Le phénomène de compensation évoqué par ILMAVIRTA ne suffirait plus à lever la forte inhibition, la dépression du rendement photosynthétique à midi.

- $P_k/P < 1$ le 20-V

Le seul cas rencontré lors de notre étude intéresse une journée où le rayonnement est toujours inférieur aux valeurs saturantes. VOLLENWEIDER (1965) reconnaît aux modèles mathématiques qu'il analyse, l'incapacité de calculer des valeurs de production de types différents selon une seule équation.

Le 20 mai serait le seul profil de production où la lumière n'est pratiquement jamais saturante et échappe peut-être de ce fait à l'équation utilisée.

4-6 4

Discussion

Laquelle des deux valeurs P ou P_k doit-on considérer ?

Si la première est mathématiquement la plus sûre, elle paraît d'éloigner de la réalité des phénomènes physiologiques ; quant à la valeur P_k qui donne avec nos résultats des valeurs cohérentes et explicables, peut-on affirmer que l'équation dont elle est issue soit applicable en toute rigueur à un milieu différent de celui où elle a été établie empiriquement ?

Cette équation de CAPBLANC possède cependant l'avantage de donner une valeur de production journalière vraisemblable sans connaître le rayonnement global quotidien.

La lumière apparaît donc comme un facteur déterminant de la production pour un état donné du système. Le lac STUDER est à ce titre un modèle idéal d'étude de cette corrélation : seule varie la lumière, tous les autres facteurs étant constants sur le profil vertical.

A une intensité lumineuse donnée correspondent cependant des productions, voire des productivités (production par unité de biomasse) différentes; la biomasse quantitativement et qualitativement, l'influence des facteurs trophiques sans doute, vont moduler cette corrélation lumière-production.

4-7 Biomasse et production

C'est certainement le rapprochement qui, dans la littérature, vaut le plus grand nombre de confusions : la biomasse, population algale est en effet à la fois le producteur, responsable de la photoassimilation actuelle et résultat de la production, matière organique synthétisée.

Nous avons fait allusion précédemment à la biomasse, élément produit, qui est chronologiquement le premier élément d'appréciation de la production primaire (GOLDMAN, 1968).

4-7 1 Biomasse produite, production nette

La seule estimation de la biomasse algale à des moments différents du cycle permet d'estimer la production nette, soit le bilan annuel de la population phytoplanctonique. Ce procédé a déjà été évoqué quand, en étudiant le diagramme annuel de la biomasse nous avons dû, pour expliquer son allure particulière, associer la notion de photoassimilation et de prédation dont la résultante n'est autre que la production nette; nous avons dû alors constater que la prédation jouait un rôle considérable sur la biomasse jusqu'à masquer le phénomène normalement apparent de la photoassimilation.

Nous avons essayé de comparer les valeurs de production nette (P_n) variation de la biomasse et de production brute (P_b = photo-assimilation) moyenne de la période considérée (Fig. 25).

- la production nette entre deux instants t_1 et t_2 :

$$\frac{B_2 - B_1}{t_2 - t_1} \quad \text{ou } B_2 \text{ et } B_1 \text{ représente la biomasse aux dates } t_2 \text{ et } t_1,$$

exprimée en mg C/m² (nous supposons avec STRICKLAND, 1960 que la biomasse est composée de 12% de carbone) et $t_2 - t_1$ la durée en jour de l'intervalle.

Nous avons calculé ensuite la valeur P_b , valeur moyenne de la photoassimilation entre les dates t_1 et t_2 exprimée en C assimilé.

Du 19 avril au 20 mai et du 3 au 17 janvier, nous enregistrons des valeurs de production nette supérieure à la production brute ($P_n > P_b$) ; cela signifierait que la biomasse dans ces intervalles de temps augmente plus que n'en peut synthétiser le système. Ces valeurs aberrantes sont sans doute dues à une sous-estimation de P_b par la seule moyenne arithmétique.

Dans les autres intervalles considérés (soit 5/7) on obtient bien l'inéquation normale $P_b > P_n$ et la différence des deux, qui apparaît sous forme de parallélogramme, représente $P_b - P_n$ = prédation, qui est plus ou moins importante selon que la densité des copépodes augmente ou diminue dans l'intervalle de temps considéré.

Il n'est pas question ici d'aller plus loin dans la comparaison des productions brutes et nettes, faute de données statistiquement utiles, mais de cette seule appréciation nous pouvons déduire que :

- les mesures de la photoassimilation sont délicates à interpoler dans un intervalle de temps trop long : voir les valeurs aberrantes obtenues dans deux cas.
- nous obtenons encore ici confirmation de la pression du facteur "prédation" sur la photoassimilation en regard de la production

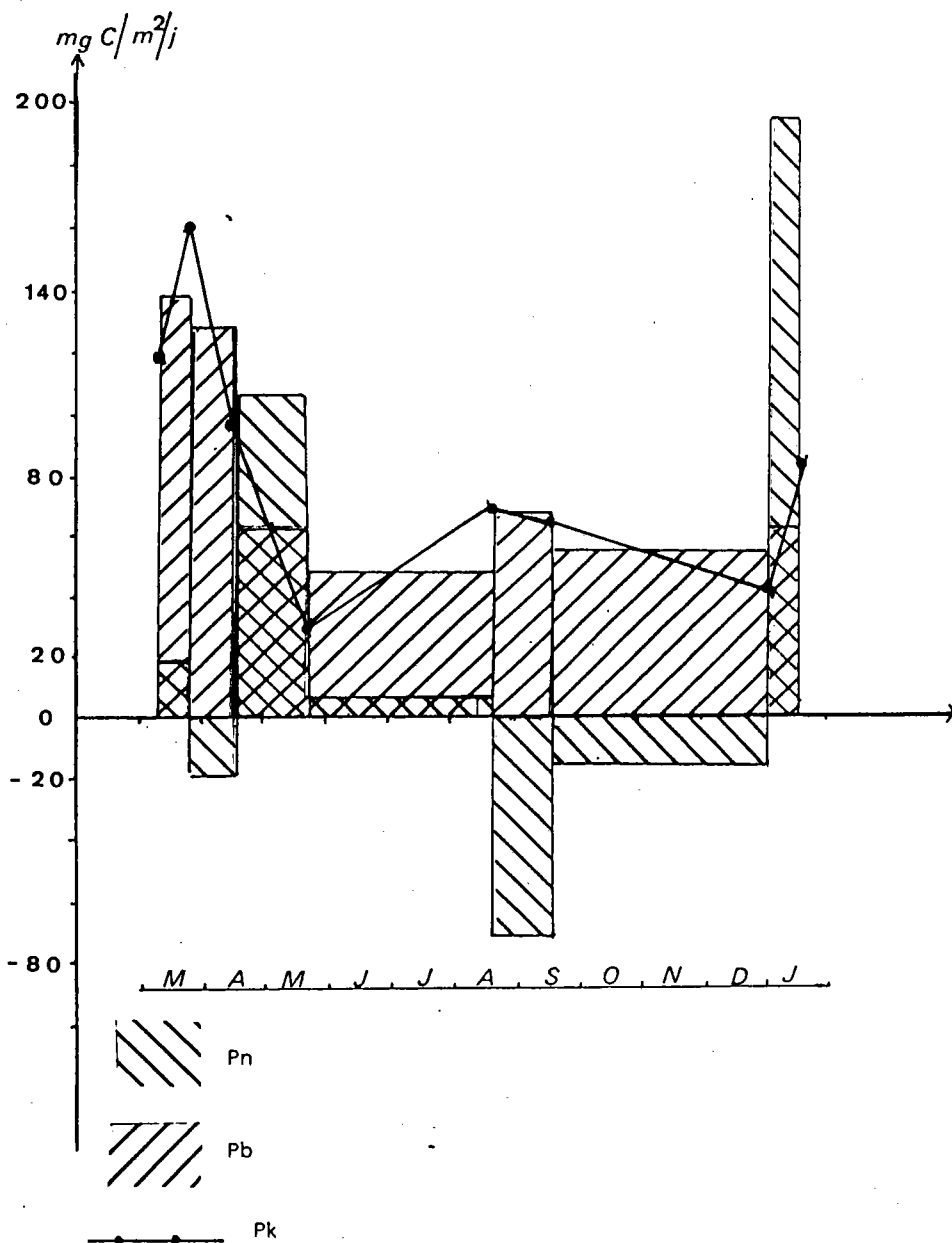


Fig. 25 :Evaluation parallèle de la production nette

(Pn = variation de la biomasse exprimée en carbone)
 et de la production brute (Pb = carbone fixé, moyenne
 de la période considérée.

Pk = photoassimilation rapportée à un rayonnement quotidien
 moyen du mois (voir Fig. 25).

nette (voir Fig. 23 évolution de la biomasse et de la densité des copépodes).

4-7 2 Indice de production

Le fait d'associer dans un rapport biomasse et photoassimilation conduit à estimer la capacité de produire d'une unité physiologique à définir l'indice de production, la productivité, le taux de renouvellement, le taux d'accroissement, selon les auteurs (TRAVERS, 1971). et selon les unités.

Ce rapport P/B rapporté à l'énergie lumineuse disponible permet de définir des profils (Fig. 26) qui ne sont pas sans similitude avec les profils de production (Fig. 20). Ce rapport évolue pour chacun des profils en fonction de la lumière disponible (la biomasse étant par ailleurs constante) et de son effet saturant puis inhibiteur.

D'un profil à l'autre, on voit apparaître le maximum (P/B optimum) pour les valeurs trouvées plus haut de rayonnement saturant ($I_k = I_s$). Ces valeurs d'indice de production optimum (pour la valeur P mesurée pendant 3 heures) évoluent entre 3,7% (19 IV) et 0,36% (20.V) où la valeur saturante I_k n'est probablement pas atteinte en raison du faible rayonnement incident.

4-7-2 1 Relation biomasse-productivité

L'évolution inverse de ces deux paramètres est maintenant un fait acquis, comme l'ont observé sur différents lacs (FINDENEG, 1965 ; BLANC et LEVAUX, 1970, GOLDMANN, 1968..) : le taux d'assimilation décroît quand la biomasse augmente. (Fig. 26)

Nous avons retrouvé au lac STUDER une corrélation hautement significative de ces paramètres; nous avons constaté cependant que les points n'étaient pas parfaitement distribués autour de la droite de régression : comme le constate MILLERIOUX, 1976, la valeur P/B ne diminue pas linéairement avec l'augmentation de B, mais du log. B. Cette corrélation indique que la production augmente avec la biomasse, mais dans une proportion moindre. CAPBLANC, 1974 attribue ce fait à la relation qui lie biomasse et surface cellulaire : aux fortes biomasses correspondent souvent des individus plus volumineux que dans les faibles biomasses.

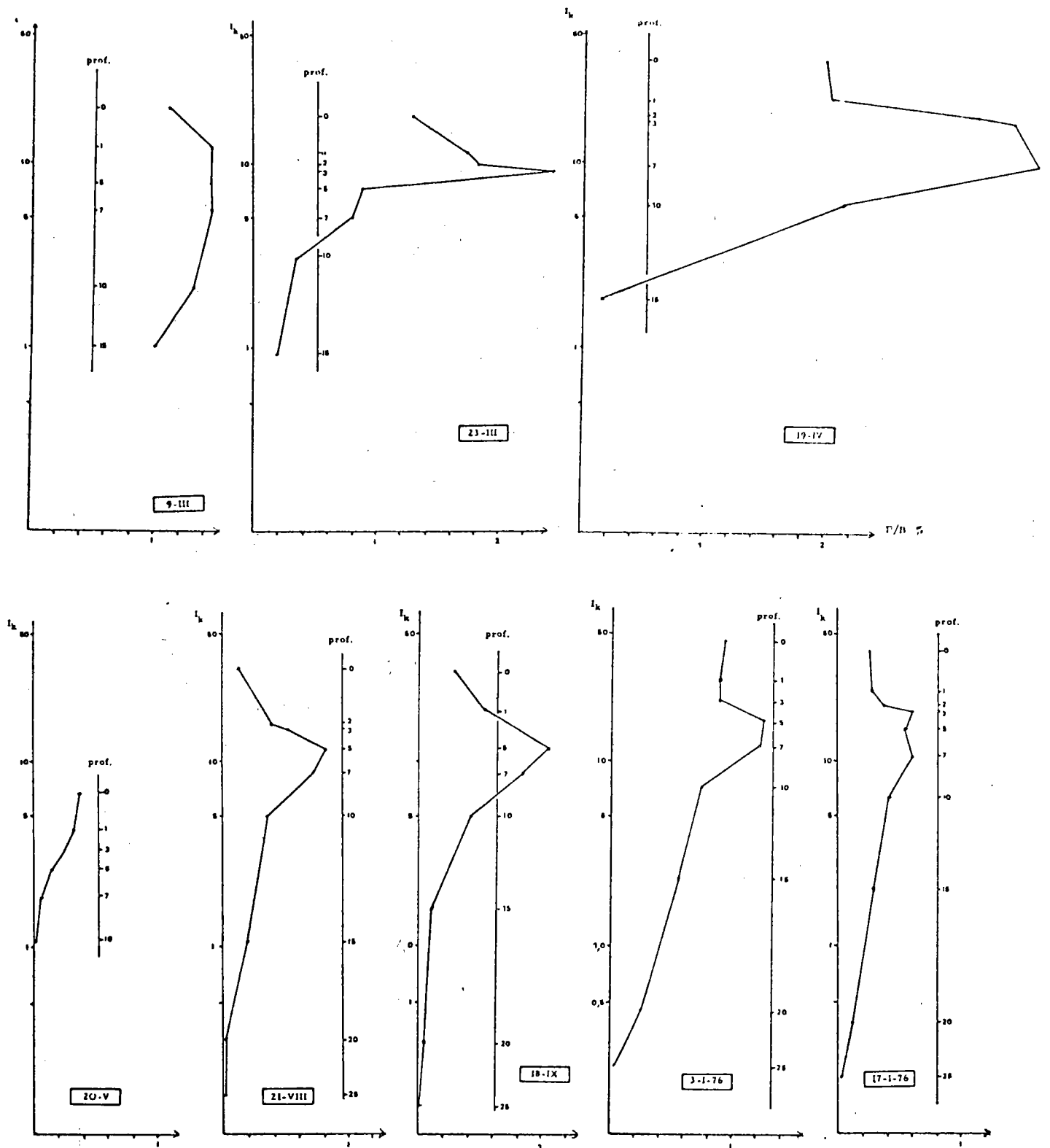


Fig. 26.

Evolution du coefficient d'assimilation (P/B, %) en fonction du rayonnement disponible (I_k , en $\text{cal/cm}^2/\text{h}$), soit de la profondeur (prof.)

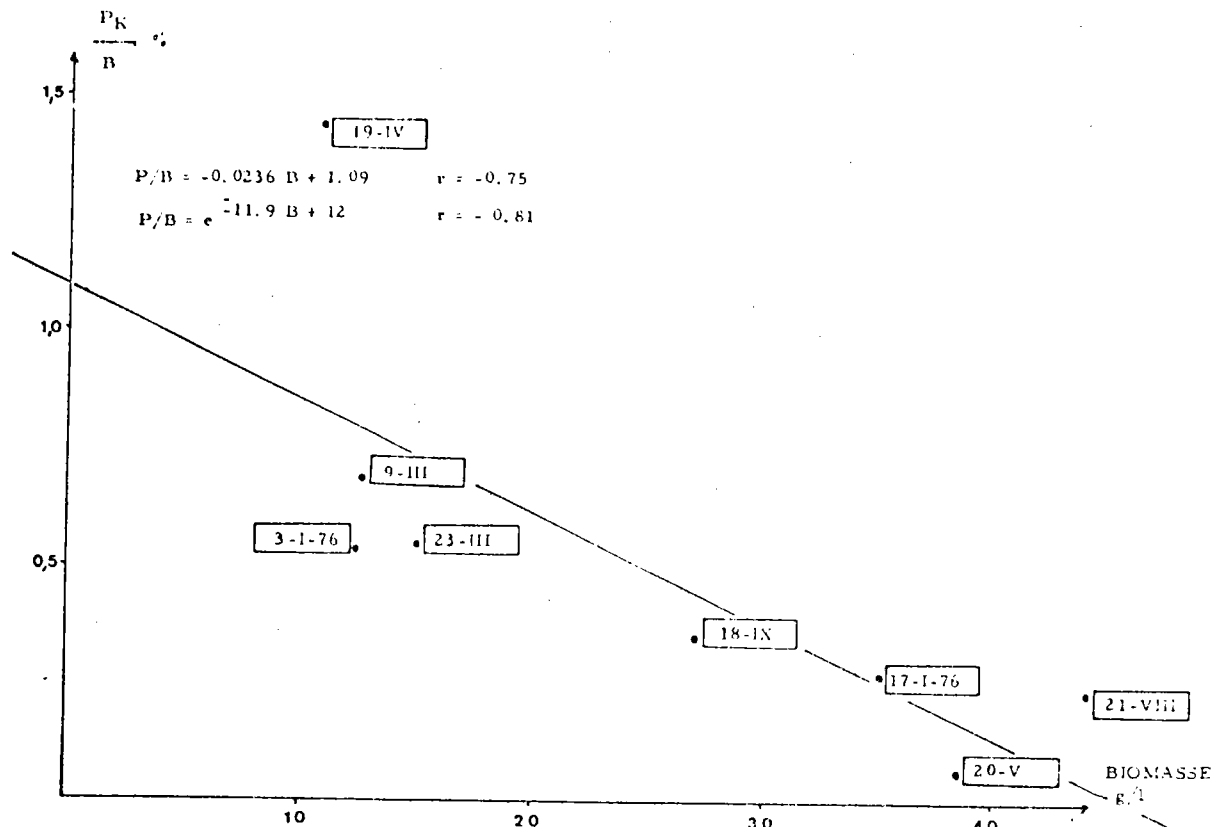


Fig. 27 Corrélation (hautement significative) entre le coefficient d'assimilation P/B . % et la biomasse B .

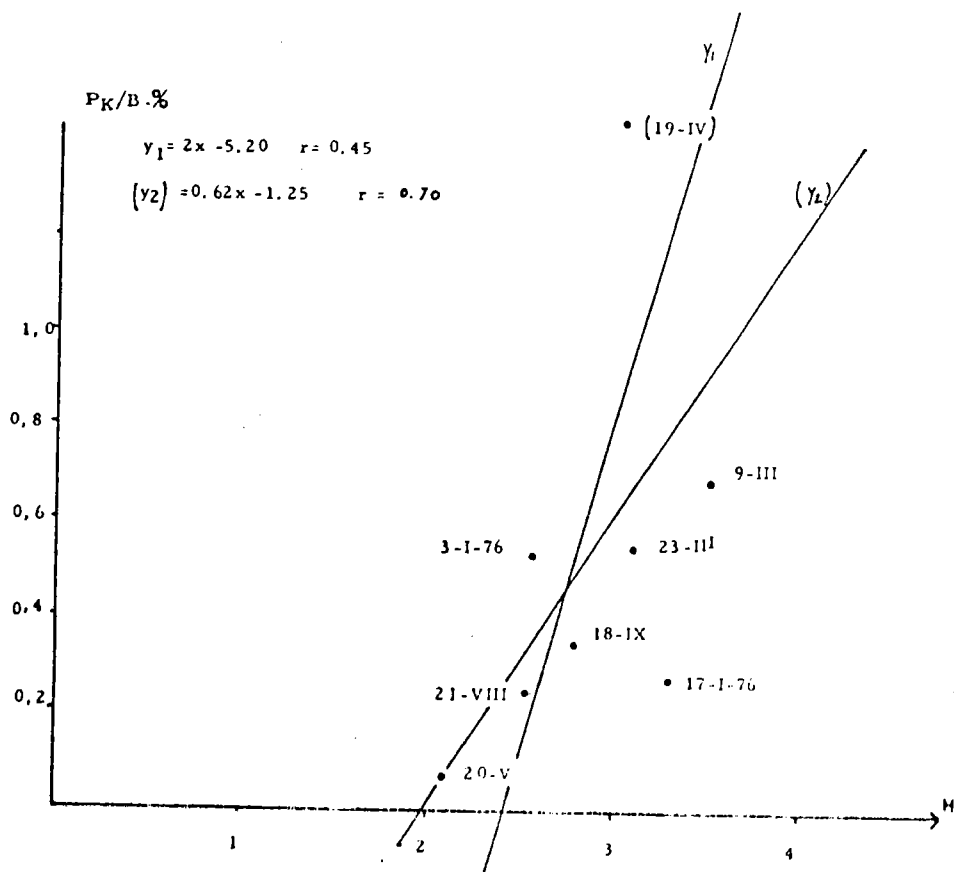


Fig.28 Corrélation entre coefficient d'assimilation (P/B. %) et l'indice de diversité H . La corrélation n'est significative (Y2) que si l'on exclut la valeur du 19-IV .

Le rapport surface/volume qui détermine la qualité de l'assimilation augmentant donc quand la biomasse diminue.

FOGG, 1971 (in PELLETIER) fait intervenir la compétition interspécifique qui croît avec la densité, compétition nutritionnelle antagonisme.

Il peut s'agir aussi simplement d'une régulation, atténuation du rayonnement utile, d'autant plus prononcée que la population phytoplanctonique est abondante.

Les données que nous avons obtenues ne nous permettent de vérifier aucune de ces assertions, mais il paraît logique de rechercher une corrélation entre le taux d'assimilation et la qualité de la population.

4-7-2 2 Production et diversité spécifique

Nous avons porté sur le diagramme (Fig. 28) les points issus des 8 couples de valeur $P/B - H$ que nous avons obtenus : 5 de ces points sont dans un alignement évident démontrant l'augmentation du taux d'assimilation avec la diversité.

Les points qui s'écartent des valeurs significatives (19 avril notamment) se trouvent attirés vers les fortes valeurs de P/B en raison de leur biomasse particulièrement faible. Ainsi la corrélation devient-elle significative (Fig. 28) quand on élimine cette valeur du 19 IV.

CAPBLANC, 1974 en étudiant cette corrélation la voit s'inverser au cours du cycle annuel, négative au début de l'été, elle devient positive à l'automne : il y aurait d'abord une forte poussée planctonique de quelques espèces dominantes (une production intense liée à l'abaissement de la diversité) puis à partir de septembre une prédation intense de la biomasse par le zooplancton (abaissement de la biomasse et limitation par la prédation des espèces aux taux de multiplication élevé) B diminue, P/B augmente la monospécificité diminue, la diversité augmente.

Nous nous trouvons alors au lac STUDER en permanence dans le 2ème cas (figure décrite par CAPBLANC) en accord avec la théorie de MARGALEF (1964.)

La diversité, nous l'avons vu, traduit sans doute une sélection parmi les espèces : aux indices de basse diversité correspond des espèces plus résistantes, une population en survie, l'augmentation du nombre d'espèces (donc de l'indice de diversité) allant dans le sens d'un épanouissement de la flore, un optimum d'efficacité photosynthétique.

4-7-2 3 Temps de renouvellement de la biomasse

Ce paramètre, couramment utilisé dans la littérature, permet les comparaisons intéressantes entre milieux différents et évoque bien le dynamisme des populations en place.

Il est calculé comme l'inverse du coefficient d'activité de NAUWERK, où P et B seraient exprimés dans la même unité : mgC (RODHE, 1958 ; NAUWERK, 1963 ; ILMAVIRTA, 1974).

Nous utiliserons comme précédemment le coefficient de STRICKLAND tel que mgC = 12% poids frais,

d'où
$$\frac{\text{mgC/m}^2}{\text{mgC fixé/m}^2/\text{j}} = \text{temps de renouvellement en jour}$$

Le résultat ainsi obtenu (tableau 7) est une entité théorique, taux de rendement " turn over rate ", vitesse du cycle de productivité. Il indique seulement le temps qu'il faudrait à la population pour doubler théoriquement sa biomasse actuelle.

On remarque la grande dispersion des valeurs qui restent en général très largement inféodées aux valeurs de biomasse. En un mois, du 19 avril au 20 mai, l'indice passe d'un extrême à l'autre comme les valeurs de P et B.

Cet indice finalement amplifie les résultats que nous avons obtenus précédemment à partir de la corrélation P/B - B ; il a l'avantage de s'exprimer dans une unité standard et maniable qui s'oppose à l'hétérogénéité des expressions du taux de production P/B selon les auteurs.

4-7-3 Indice d'assimilation = i_a .

Il représente la quantité de carbone fixé par unité de chlorophylle. Comme BERMAN et POLLINGER (1974) nous l'exprimerons en $\frac{\text{mg C fixé/m}^3/\text{h}}{\text{mg Chla/m}^3}$ mesuré aux valeurs de photoassimilation optimum des profils.

Les valeurs se situent entre 1,15 le 19 avril, et 0,42 le 20 mai, autour d'une moyenne de 0,72 qui se situe en-dessous de la fourchette de 0,79 à 2,73 déterminée sur de nombreux lacs par WINBERG et coll. (1970, in MILLERIOUX, 1976). Cet indice (donc sans dimension) donne en général une meilleure représentation du processus photosynthétique. TUNZING et PORCELLA, 1974 trouvent, expérimentalement il est vrai, une corrélation hautement significative entre C fixé et chlorophylle, alors qu'il n'en existe pas de précise entre C fixé et biomasse.

Selon CURL et SMALL (1965, in MILLERIOUX, 1976) des valeurs $i_a < 3$ indiqueraient une déficience en sels nutritifs. IL n'y a donc pas à s'étonner des valeurs i_a obtenues quand on les rapproche des teneurs en sels trophiques exprimées précédemment.

STRICKLAND, 1961 indique que les valeurs i_a augmentent d'un milieu à l'autre de l'eutrophie vers l'oligotrophie.

En nous situant en bas de la gamme, on retrouve cette singulière contradiction d'une biomasse peu abondante et cependant peu efficace.

Nous n'étudierons pas l'évolution de i_a au cours de l'année, d'abord en raison du nombre de données non significatif ensuite parce qu'on retrouverait les mêmes principes que dans l'étude de la corrélation P-B, vu les faibles variations de population.

Tous les indices ou coefficients proposés dans la littérature sont autant de modes d'expression d'un même phénomène, vu sans doute sous un angle différent : biomasse (qualité, quantité, état physiologique) sous toutes les formes d'unité (mg poids frais, chlorophylle, carbone, équivalent-calories, diversité...)

rayonnement (total, fraction utile, coefficient d'extinction..) production (mg C/m³ , mg C/m² , biomasse, énergie) dont les combinaisons à l'infini permettent de mettre en évidence les affinités complexes entre ces facteurs.

4-8 La production primaire et les autres paramètres du milieu

Nous avons précédemment observé dans quelle mesure les phénomènes de production primaire étaient étroitement liés à la quantité d'énergie rayonnante disponible et à la quantité et qualité de la biomasse photosynthétiquement active. Il est intuitivement évident que tous les autres paramètres du milieu sont déterminants de cet équilibre et des phénomènes mesurés, mais on sait bien que pour mesurer l'incidence d'un facteur sur un phénomène biologique, il faut que ce facteur, naturellement ou expérimentalement, soit limitant, puis cesse de l'être ; si ces conditions ne sont pas remplies, sans que l'on puisse nier l'influence de ces facteurs, on ne peut mesurer leur degré de relation avec le phénomène.

4-8 1 La température

Il est reconnu que ce facteur peut et doit avoir une double influence sur le phénomène de production primaire : d'une part il détermine la vitesse des réactions biochimiques (loi du Q_{10} de VAN'T HOFF) dont la photosynthèse, mais il est difficile de calquer des théories construites à partir de modèles expérimentaux (HUGUES et LUND, 1962 ; BARKER, 1965.. in DUSSART, 1974) sur les milieux naturels.

D'autre part, la température peut être un facteur déterminant de la structure et de la qualité de la population par sélection des espèces les mieux adaptées à une température donnée. Il y aurait alors une relation indirecte température-structure de population - efficacité photosynthétique.

Enfin, en maîtrisant les cycles métaboliques de l'ensemble des organismes, la température peut participer à la détermination du niveau trophique général du système (accélération du "turn over" et des transferts énergétiques).

	9-III	23-III	19-IV	20-V	21-VIII	18-IX	30-X	3-I	7 17-I
Biomasse mg/m^2	12743	14986	10868	38474	43963	26970	12476	12476	35125
Biomasse moyenne de 0 à 30 m mg/m^3	427	500	362	1282	1465	900		416	1 170
Diversité H	3,50	3,11	3,04	2,08	2,53	2,80	2,89	2,57	3,30
Dominance d_1 %	26	40	40	48	32	27	27	38	22
Dominance d_2 %	37	58	54	80	61	54	46	58	42
Stade écologique (FRONTIER)	III-II	II	II-I	I	I-II	III-II	III	II-III	III
Chlorophylle "a" mg/m^3 0 à 10 m	0,72		0,76	0,97	/	0,99	0,70	0,99	
Pigments totaux " "	0,80		1,28	2,55	/	1,16	1,08	0,99	
Production $\text{mg C/m}^2/\text{Jour}$ P	79,3	51,7	83,6	36,5	44,3	96,4		57,2	104,1
" " P_K	87,3	81,7	155,7	24,9	107,2	94,3		66,2	94,5
P_K Rapporté à un rayonnement moyen	117	159	97	27	69	66		60	84
Rayonnement de la journée cal/cm^2	202	138	280	97	222	349		512	5 22
Ray. quotidien; moyenne mensuelle	271	271	175	104	143	244			
Ray. disponible à la profondeur de $P_{Kz \text{ max}}$ $\text{cal/cm}^2/\text{h}$	5,5	8,9	9,7	4,1	12,1	8,5		12,4	10,7
Profondeur de Production maximum m	7	3	7	1	5	7		7	7
Prof. de disparition disque SECCHI m	6	7	5	7	6,5	7,5	7,5	8	7
V/O coef. de RHODES	8,09	14,18	10,26	18,61	11,37	10,22		7,23	7,09
P/B coef. de NAUWERCK	0,0068	0,0054	0,0143	0,0006	0,0024	0,0036		0,0053	0,0027
Temps de renouvellement /jours	15	18	7	154	41	28		18	3 7

Tableau 7 Quelques données concernant le phytoplancton et la production primaire

Nos résultats ne permettent pas de mettre en évidence de relation température-production ; sans gradient thermique vertical, sans amplitude annuelle importante, son influence est imperceptible même s'il est indubitable qu'elle gouverne plus ou moins directement le phénomène de production primaire.

4-8 2 Les éléments trophiques

Bien que caractéristiques, dans leur concentration d'un milieu ultraoligotrophe, ils ne semblent pas jouer ici le rôle de facteur limitant, ainsi qu'en témoignent les profils de production, comme pour la température, leur relation avec la production n'est pas évidente ici. Malgré leur faible concentration, ils ne semblent jamais faire défaut localement aux producteurs ; il faut y voir aussi peut-être leur redistribution permanente sur toute la colonne d'eau qui évite une carence locale par consommation exhaustive perceptible sur les profils de production primaire des eaux oligotrophes normalement stratifiées.

4-9 CONCLUSION

Dans l'interprétation des mesures de photoassimilation, on s'est attaché plus aux valeurs relatives et à l'évolution quantitative du phénomène qu'à la valeur absolue des résultats; il suffit de se rappeler la diversité des méthodes donc de la qualité très diversifiée des résultats pour se convaincre de la variété des comparaisons d'un auteur à l'autre et dans cet esprit là, nos résultats ne sont pas les moins sujets à caution. S'il faut citer des chiffres, rappelons seulement qu'ils varient au lac STUDER entre 25 et 155 mg/Cm²/jour.

Quelques faits intéressants se dégagent de ces résultats :

- 1 - contrairement à ce qu'aurait pu faire croire la seule étude du milieu (caractère oligotrophe), les profils obtenus témoignent du déterminisme quasi exclusif de la lumière sur la qualité

des profils et les valeurs production d'un mois à l'autre, à cela deux explications possibles : malgré leur faible teneur, les sels trophiques ne sont jamais limitants, du fait de leur remise constante à disposition des organismes par l'absence de stratification. L'importance des matières en suspension (encore sous l'effet du brassage) qui provoquent une atténuation rapide des radiations utiles en fonction de la profondeur, définit ce profil comprimé verticalement caractéristiques des milieux eutrophes où les matières en suspension sont les organismes producteurs eux-mêmes. Il faut reconnaître que l'absence de mesure des MES et MUS constitue une lacune de notre étude.

- 2 - nous avons pu vérifier un certain nombre de loi mise en évidence par d'autres auteurs concernant notamment les relations lumière-production, biomasse-production, structure de population et production.
- 3 - l'homogénéité des résultats tout au long de l'année (les valeurs extrêmes de biomasse active sont dans un rapport de 1 à 4, celle de production dans un rapport de 1 à 6) est sans discordance avec l'ensemble des paramètres du milieu : à un environnement constant, réponse constante.
- 4 - si l'on n'a pas pu mettre en évidence le rôle de la température et de la quantité des sels trophiques sur le fonctionnement de ce système, on doit admettre intuitivement qu'elle gouverne l'ensemble des équilibres et des relations qui régissent le système et son niveau trophique.

5 - CONCLUSION GENERALE

L'archipel des KERGUELEN, au même titre que les îles subantarctiques constitue un patrimoine scientifique d'une inestimable valeur (géophysique, météorologique) pour des sciences telles que la géographie, la météorologie, l'astronomie, la géologie qui trouvent là un observatoire inespéré dans cette zone presque exclusivement marine du globe ;

Pour la géologie qui trouve ici les vestiges d'un continent disparu, pour la biologie enfin qui à elle seule mérite ce statut de réserve naturelle qui est fait à l'archipel : zone isolée, restée longtemps et pour quelque temps encore relativement à l'abri des profondes modifications que l'homme imprime volontairement ou non à la nature qu'il domestique, milieu terrestre isolé où la flore et la faune ont fondé un fort caractère endémique. Condition sélective du climat conduisant à une simplification des écosystèmes qui deviennent ainsi d'excellents modèles d'observation.

L'hydrosphère, dont nous avons étudié une des composantes biologiques, n'échappe pas à cette qualité, sauf par un aspect : elle y est banale à force d'abondance et l'hydrobiologie n'aura pas le caractère spectaculaire et inédit de la biologie marine ou de l'ornithologie.

La présente contribution confirme ce que l'on savait de la qualité des eaux : froides et peu minéralisées, peu fertiles et cela tout au long de l'année. Cette observation converge avec celles d'autres sciences comme la météorologie, la géographie, la paléogéographie et la botanique pour donner l'image suivante : l'archipel est le sommet d'une chaîne montagneuse de 3000 - 4000 m de hauteur que la mer viendrait baigner à la cote 3500 m. Mais n'oublions pas qu'au-delà de l'image, il y a la réalité tectonique.

Les populations algales de ce réseau hydrographique ne sont pas plus spectaculaires à l'oeil nu; si les spirogyres et autres conjugales feutrent dangereusement les galets des rivières qu'il faut traverser à pied, elles ne trouvent que dans quelques " souilles " où l'eau se réchauffera les moyens de s'exprimer en belles fleurs d'eau. Mais à côté de cette énorme biomasse combien d'espèces, et sans doute d'espèces nouvelles reste-t-il à inventorier, en plus des travaux récents et en cours d'algologues éminents. Déjà, ils mettent en évidence une grande diversité spécifique et des formes et des associations, une typologie en somme qui échappe à nos analyses mais non aux organismes.

S'agissant d'étudier un lac, autant prendre le plus proche de la base qui se trouve être aussi le plus représentatif des quelque centaines de lacs de nature équivalente que l'on trouve sur l'archipel. Le lac STUDER occupe un fond de vallée tectoglaciale, il ne constitue que la tête de bassin d'un système de quatre lacs qui ne sont en fait qu'une seule cuvette creusée dans le limon glaciaire de cette longue vallée et interrompue par les cônes de déjection des langues glacières devenues torrents.

L'étude de la cuvette et de sa géographie subaquatique n'a rien révélé que ce qui s'explique par la géographie locale, tandis qu'elle concourrait à faire disparaître une légende locale de communication sous-marine.

Dans les règles de la science limnologique Les premières recherches consistent à rechercher une bonne stratification thermique. Mais si les vents puissants, les faibles réserves thermiques s'opposent à toute stratification et brassent indéfiniment toute cette immense masse d'eau de quelque 20 millions de m³ jusqu'à sa plus grande profondeur (43 m). Résultats, tous les paramètres sont homogènes, du haut en bas de la colonne d'eau que l'on va prospecter tout au long de l'année, sauf évidemment la lumière dont la pénétration dans la masse d'eau suit la loi d'atténuation de BEER-LAMBERT.

La température varie de 1°C en hiver à 9°C en été; le pH de neutre à alcalin, le pouvoir tampon quasiment nul, les sels trophiques en quantité sub-liminaire.

Les profils de biomasse phytoplanctoniques suivent la même règle : orthograde ou à peu près sur l'ensemble du profil vertical. Les variations de biomasse au cours de l'année (11g/m² en avril, 44g/m² en septembre) présentent une évolution annuelle particulière puisque le maximum se situerait en hiver ; une hypothèse : elle varie comme l'inverse de la densité des copépodes qui pourraient être responsables (broutage) de ce phénomène. Un réseau trophique simplifié (les consommateurs secondaires ne sont représentés que par des truites) explique ce que l'on considèrera comme une anomalie originale du système.

L'étude des populations algales en terme simplifiée de taxons ne révèle pas de succession de population:

Les mêmes taxons sont présents tout au long de l'année dans des proportions variant avec le temps, ce qui permet de retrouver le schéma des successions écologiques de FRONTIER, 1965. Ici encore, la faible amplitude de variation des paramètres du milieu ne suffirait pas à déterminer les saisons de végétation.

Le dosage des pigments chlorophylliens conforte l'hypothèse en hiver d'une biomasse algale relicte en mauvais état physiologique; la teneur en chlorophylle (0.5 à 5% de la Biomasse) variant grossièrement comme l'inverse de la Biomasse présente.

Les profils de production primaire sont analogues à ceux que l'on détermine pour les lacs... eutrophes. Profil particulièrement prononcé où la lumière est le facteur limitant. La quantité de matières inertes maintenues en suspension par le brassage perpétuel des eaux induit par effet d' " ombrage " ce mimétisme. L'effet de facteur limitant qu'on pourrait attendre d'une réserve trophique particulièrement modeste est donc masqué par ce phénomène.

On peut supposer également que le manque de stabilité du système permet une redistribution permanente de ces faibles réserves et ne leur donne jamais le caractère de facteur limitant. Il n'en reste pas moins que des chiffres de production (photoassimilation) compris entre 25 et 155 mg C/m²/jour sont plutôt révélateurs d'une situation oligotrophe.

Ce genre d'écosystème présente donc un certain nombre de caractéristiques physico-chimiques et trophiques peu banales et constitue donc un modèle écologique dont l'étude approfondie permettrait d'étendre les connaissances fondamentales sur le fonctionnement d'un système isolé soumis à des conditions climatiques particulières, hébergeant un réseau trophique tronqué.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1961 - Aménagement hydroélectrique du Val STUDER aux Iles KERGUELEN
Revue du T.A.A.F. 17 : 21,35
- AUBERT DE LA RUE E, 1967 - Les Terres Australes. P.u.F. 603
- AUBERT DE LA RUE E, 1932 - Etude géologique et géographique de l'Archipel des KERGUELEN
Revue de géographie physique et de géologie dynamique, PARIS
- BERMAN T. POLLINGHER U., 1974 - Annual and seasonal variations of phytoplankton, chlorophyll and photosynthesis in Lake KINNERET. Limnol. Oceanogr. 19
No.1 31-54.
- BERTHOIS L. et BOIS P, 1969 - Le cours inférieur et l'estuaire de la rivière du CHATEAU
en période d'étiage (Iles KERGUELEN) Cah. oceanogr., XXI, 8 :
727-771
- BERTRU G, 1968 - Quelques méthodes d'analyses chimiques des eaux utilisées en Limnologie
Bull. de la Soc. scientif. de BRETAGNE XLIII, fasc. 3 et 4 : 194-219.
- BOUGIS, 1974 - Ecologie du Plancton marin I le phytoplancton. MASSON et Cie. PARIS 196 p.
- de BROISSARD R, 1970 - KERGUELEN. Tome I et II Ed. FRANCE-EMPIRE
- CAPBLANC J, 1974 - Phytoplancton et Productivité primaire de quelques lacs d'altitude dans
les Pyrénées. All. de Limnol. t8. f3. 231-321
- CHASTAIN A, 1958 - La flore et la végétation des Iles KERGUELEN, Polymorphisme des espèces
Australes. Mém. Mus. Hist. Nat. PARIS (Ser B) II (1) 136 p.
- COUTE A. et THEREZIEN Y, 1977 - Algues d'eau douce des Iles KERGUELEN et CROZET
T.A.A.F. CNFRA 43 : 1-91
- DEVAUX J, 1973 - Contribution à l'étude des populations phytoplanctoniques du lac de
TAZENAT (Puy de Dôme). Extrait des Annales de la St. Biol. de BESSE
EN CHANDESSE, 17
- DUFOUR P, 1972 - Contribution à la connaissance des possibilités et limites de la méthode
de dosage des pigments du phytoplancton. Off. Rech. sci. tech. Outremer
Docum. sci. Centre Pointe Noire. Congo BRAZZAVILLE 1972 24, 1.
- DUSSART B, 1966 - Limnologie. Etude des eaux continentales. GAUTHER-VILLARS-PARIS 600 p.
- FINDENEGB (I), 1964 - Types of planktic primary production in the lakes of the Eastern
Alps as found by the radioactive carbon method. verh. Internat. Verein
limnol. XV (1) : 352-359
- FINDENEGB (I), 1965 - Relationship between standing crop and primary productivity.
Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18 (suppl.) 271-289
- FRONTIER S, 1969 - Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton
O.R.S.T.O.M., NOSY. BE, Océanogr. doc. 7, 33 p
- FOGG (G.E.) et WATT W.D., 1965 - The Kinetics of release of extracellular product of
phytoplankton photosynthesis. Proc. R. Soc. B, 162 : 517-534
- GARDINER A.C., 1941 - Silicon and Phosphorus as factors limiting development of Diatoms.
Jour. Soc. Chim. Ind. 60 : 73-78
- GERHART D.Z. LIKENS G.E. 1975 - Enrichment experiments for determining nutrient
limitation : four method compared. Limnol. Oceanogr. U.S.A. (20) 4 649-653
- GOLDMAN (CR), 1968 - Aquatic primary production Amer Zoologist. 8 (1) : 31-42
- GOLTERMAN H.L., 1971 - Methods for chemical analysis of freshwaters. I.B.P. Handbook 8
Blackwell scientific Publications Oxford and Edimburg
- HEBRARD J.P. , 1970 - Muscinées récoltées aux Iles KERGUELEN et CROZET pendant la
campagne d'été T.A.A.F.. Revue Vryoph. et Lichenol : 135-162
- HIRANO M, 1965 - Freshwater Algae in the Antarctic regions. In : Biogeography and
Ecology in Antarctica. Monog. Biol. 15 : 127-193
- HOOKE J.D., 1845 - The cryptogamic botany of the Antarctic voyage of H.M. Discovery
ships " EREBUS and TERROR " in the years 1839-1843. Reeve Brothers
London 258 p.
- HUTCHINSON G.E., 1957 - A treatise on Limnology, I, Geography, Physics, and Chemistry
John WILEY and SONS; N.Y. 1015 p.
- ILMAVIRTA V. 1974 , a - Note on the effect of the filtration process on measuring of
phytoplanktonic primary production in lake Pääjärvi, Southern Finland
Ann. bot. fenn, Finl. II, 3, 250-252

- ILMAVIRTA V. 1974, b - Diel periodicity in the phytoplankton community of the oligotrophic lake Pääjärvi, Southern Finland. I. Phytoplanktonic primary production and related factors. *Ann. bot. fenn. FINL.* II, 2 136-177
- ILMAVIRTA V. 1975 - Dynamics of phytoplanktonic production in the oligotrophic lake Pääjärvi, Southern Finland. *Ann. bot. Fennici* 12, 45-54
- LASSIG J et NIEMI A, 1972 - Standardisation of techniques for measuring phytoplankton primary production by the ¹⁴C Method ; Recommendations for Finnish scientist working on the Baltic. *Merentutkimuslait. Julk/Havsforskningsiust* 237, 27-30
- LESEN, R. THEREZIEN, Y et VIBERT R. 1971 - Introduction des salmonidés aux Iles KERGUELEN premiers résultats et observations préliminaires. *Ann. Hydrobiol.* 2.2: 275-304
- LORENZEN, C.J. 1967 - Détermination of Chlorophyll and Phaeopigments : spectrophotometric equation. *Limnol. and oceanogr.* 12, 343-346
- LUND (J.W.G.) 1964 - Primary production and periodicity of Phytoplankton. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* XV (1) 37-56.
- LUND (J.W.G.) 1965 - The ecology of freshwater phytoplankton. *Bid. Rev.* 40 : 231-293
- MAC. MAHON J.W. 1973 - Membrane filter rétention - a source of error in the radio Carbon method of measuring primary production. *Limnol. and Oceanogr. U.S.A.* 18, 2 : 319-324
- MAIRE Ph. 1974 - Contribution à l'étude d'un milieu aquatique. La retenue de ROPHEMEL sur la RANCE (35). DEA Hydrobiol. UER Environnement et Comport. Université de RENNES
- MANGUIN (E) BOURELLY (P) 1954 - Contribution à la flore algale d'eau douce des îles KERGUELEN. *Mem. Inst. scient. Madagascar B (V)* 1-58
- MARGALEF (R) 1964 - Correspondance between the classic types of lake and the structural and dynamic properties of their populations. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* XV (1) : 169-175
- MILLERIOUX, G 1976 - Contribution à l'étude du lac d'AYDAT Puy de Dôme. Thèse 3è C. Université de CLERMONT FERRAND
- NOUGIER J. 1970 - Contribution à l'étude géologique et géomorphologique... des îles KERGUELEN. Tome I et II C.N.F.R.A. 27 : 440 p
- ODUM, E.P. 1957 - Trophic structure and Productivity of Silver Springs, FLORIDA *Ecol. monogr.* 27 : 55-112
- PARSONS et STRICKLAND 1968 - A practical handbook of seawater analysis. Fisheries board of CANADA, OTTAWA Bull. 167
- PELLETIER J. 1973 - Contribution à l'étude de la production primaire du lac LEMAN Thèse 3è C. Université de PROVENCE : 115 p
- PETERSON B.J. BARLOW J.P. SAVAGE A.E. - The physiological state with respect to phosphorous of Cay ga lake phytoplankton. *Limnol. and Oceanogr. U.S.A.* 19n, 3, 396-408
- PIERRE J.F. 1968 - Recherches hydrobiologiques aux Iles KERGUELEN : étude physico-chimique de quelques milieux d'eau douce. C.N.F.R.A., *Biologie* 23 1-10
- PUGH P.R. 1973 - An evaluation of liquid scintillation counting techniques for use in aquatic primary production studies. *Limnol. and oceanogr. U.S.A.* 18, 2 : 310-319
- RAMADE F. 1974 - *Eléments d'écologie appliqués.* EDISCIENCE PARIS 1974
- RICHARDON J.L. 1975 - Morphometry and lacustrine productivity. *Limnol. and oceanogr.* V. 20 (4) 661-663
- RODIER (J) 1966 - *L'Analyse chimique et physico-chimique de l'eau.* DUNOD PARIS 2ème Edition.
- RYTHER (J.H.) 1956 - The measurement of primary production. *Limnol. and oceanogr.* 1 72-84
- RYTHER J.H. and YENTSCH CS 1957 - The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. oceanogr.* 2, 281-286

- SHINDLER (D.W.) et HOLMGREN (S.K.) 1971 - Primary production and phytoplankton in experimental lakes areas, Northwestern Ontario and other carbonate waters and a liquid scintillation method for measuring ^{14}C activity in Photosynthesis. J. Fish. Res. Bd. Can (28) : 189-201
- STEEMANN - NIELSEN (E) 1952 - On detrimental effects of high light intensities on the photosynthetic mechanisms. Physiolog. plantarum 5 : 334-344.
- STEEMANN - NIELSEN 1958 - Experimental methods for measuring organic production in the sea. Journ. du Cons. Rapp. et Proc. verb. des réun. 144 : 38
- STEEMANN - NIELSEN (E) 1960 - Dark fixation of and measurements of organic productivity, with remark on Chemiosynthesis. Physiol. planct. 13 : 348-357.
- STEEMANN - NIELSEN (E) 1962 - Inactivation of the photochemical mechanisms in P.S. as a mean to protect the cell against too high light intensities. Physiologie Planct. 15 : 161-171.
- STROSS R.G. 1975 - Cause of daily rhythms in photosynthetic of phytoplankton II. Phosphate control of expression in Biol. Bull. U.S.A. (1975) 149 No.2 408-418.
- THEREZIEN Y. 1976 - Algues d'eau douce des Iles KERGUELEN et de l'Archipel CROZET (à l'exclusion des Diatomées). C.N.F.R.A., Biologie No. 41 : 21-59.
- TRAVERS M, 1971 - Le microplancton du golfe de MARSEILLE : étude quantitative, structurale et synécologique, variations spatiotemporelles. Thèse Dr. es sciences Université d'AIX MARSEILLE, 595 p.
- TYLER P.A. 1972 - Reconnaissance Limnology of subantarctic islands. I chemistry of lakes waters from MA. QUARIE Island and the Iles KERGUELEN. Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologi 57 (5) 759-778.
- VERDUIN J. 1964 - Principles of Primary productivity photosynthesis under completely natural conditions. Algal and Man. Plenum Press. N.Y. : 221-237.
- VOLLENWEIDER (R.A.) 1965 - Calculations model of P.S. curves and some implication regarding day rate estimat in primary production measurement. Mem. Ist. ital. Idrobiol. suppl. (18) : 425-45./
- NILLE, N 1924 - Süswasseralgen von der Deutschen Sudpolar Expedition auf der Schiff " Gauss " II Süswasseralgen von der Inselgruppe KERGUELEN. Dt. Südpol, Exped. Botany VIII : 412-445.
- WOLF, D.A. et SCHELSKE C.L. 1967 - Liquid scintillation and Geiger efficiencies for carbon 14 incorporated by marine phytoplankton in productivity measurements. J. Cons. perm. int. Explor. MER 31 (1) : 31-37.
- WOOD (G.K.) 1971 - Self absorbtion for the ^{14}C method with for measurement of primary productivity. Ecology 52 (3) : 491-498.

ALGOLOGIE

- BOURRELLY P. 1966 - Les algues d'eau douce Tome 1 : Les algues vertes; BOUBEE édit. 511 p.
- BOURRELLY P. 1968 - Les algues d'eau douce Tome 2 : Les algues jaunes et brunes; BOUBEE édit. 438 p.
- BOURRELLY P. 1970 - Les algues d'eau douce Tome 3 : Les algues bleues et rouges, Eugléniens, péridinien et cryptomonadine. BOUBEE edit. 512 p.
- BOURRELLY et MANGUIN E. 1954 - Contribution à l'étude de la flore algale des eaux douces des Iles KERGUELEN. Mem. Inst. Sc. MADAGASCAR, Sér. B, 4 : 7-58.
- CHODAT R. 1926 - Scenedumus . Etude de génétique, de systématique expérimentale et d'hydroécologie. Rev. Hydrol. 3è ann. No.3-4 : 71-258.
- DESIKACHARY T.V. 1959 - Cyanophyta. ICAR, New-Dehli : 686 p.
- DESORTOVA B. 1974 - Some interesting algal from soil , Arch. Hydrobiol. Suppl. Dtsch. (1974) 46 No.1 : 105-119.
- GAUTHIER - LIEVRE L. 1963 - 1964 - Oedogoniacées africaines. Nora Hedw. 6, 7, : 153-272 et 273-558.
- GEITLER L. 1932 - Cyanophyceae. Rabh. Krypt. Flora 16 : 1196p.
- IRENEE MARIE (Frère) 1939 - Flore desmidiiales de la région de Montréal. Laprairie CANADA, 1 vol. 547 p.
- KOLKWITZ R. KRIEGER H. 1941 - Zygnematales. Rabh. Krypt. Flora XIII . 1-499
- KRIEGER W. 1933-1939 - Die Desmidiaceen. Rabh. Krypt. Flora XII : 712 p.
- LOKHORST G.M. VROMAN M. - Taxonomie studies of genius ULOTHRIX (Ulothricales, chlorophyceae) III. Acta. pot. neerl. Pays-Bas (1974) 23 No.5-6, 561-602.
- NURUL ISLAM A.K.M. 1963 - Arevision of the genus Stigeoclonium. Nova 10 : 1-164.
- RAMANATHAN K.R. 1962 - Ulothricales ICAR New Delhi 1 vol. 188p.
- RANDHAWA D.S. 1969 - Zygnemaceae. ICAR New-Delhi 1 vol. 478 p.
- SCOTT W.E. The isolation of Microcystis s. afr. j. sci. S. Afr. (1974) 70, No.6 179
- WEST W. et WEST G.S. 1904 - A monograph of the British desmidiaceae. Londres vol. 1 à 4.

