

PHYTOPLANCTON ET PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE DE QUELQUES LACS D'ALTITUDE DANS LES PYRÉNÉES

par J. CAPBLANCO¹.

SOMMAIRE

I. Matériel et méthodes	233
1. Techniques de terrain	233
2. Techniques de laboratoire	234
3. Présentation des résultats	240
II. Lac de Port-Bielh	241
1. Le milieu	241
1.1. Température et propriétés chimiques	241
1.2. Lumière	248
1.3. Zooplancton	254
2. Phytoplancton : composition du peuplement et évolution saisonnière	254
2.1. Peuplement hivernal	257
2.2. Peuplement d'été	260
2.2.1. La biomasse et sa composition	260
2.2.2. Répartition du phytoplancton en fonction de la profondeur	262
2.2.3. Cycle saisonnier et répartition verticale des espèces dominantes	263
3. Productivité primaire	265
3.1. Variations en fonction de la profondeur	267
3.2. Variations saisonnières	267
3.3. Variations journalières	269
3.4. Assimilation de carbone à l'obscurité	271

1. Ce mémoire constitue une partie d'une thèse présentée devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse en vue de l'obtention du Doctorat ès Sciences Naturelles.

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

III. Gourguet, Gourg Nère Moyen et Gourg Nère Inférieur II	273
1. Composition et évolution saisonnière du phytoplancton ..	273
2. Productivité primaire	279
3. Comparaisons avec le lac de Port-Bielh	281
IV. Relations entre le phytoplancton, sa productivité et les com- posantes du milieu	282
1. Hydrographie	283
2. Température	283
3. Lumière	285
4. Composantes chimiques	294
5. Composantes biotiques	298
5.1. Biomasse algale	298
5.2. Diversité spécifique	300
5.3. Zooplancton	301
V. Productivité journalière du lac de Port-Bielh	302
VI. Conclusion	310

De nombreuses études existent sur l'écologie et la productivité du phytoplancton en milieu marin et en eau douce. Parmi elles, les données concernant les lacs de haute montagne sont récentes et les résultats encore rares.

La terminologie utilisée pour caractériser ces lacs (ultra-oligotrophes, panoligotrophes, allotrophes, kryoeutrophes) reposait sur le postulat de leur extrême pauvreté en phytoplancton. RHODE (1962), le premier, découvrit l'existence d'abondantes populations algales dans ces lacs. Il s'agissait presque exclusivement de formes nanoplanctoniques, vivant toute l'année dans la zone pélagique, leur biomasse et leur productivité pouvant atteindre, en profondeur, des valeurs identiques à celles relevées dans l'épilimnion des lacs les plus productifs. Ces résultats ont été confirmés au cours des recherches menées, ces dix dernières années, dans les Alpes autrichiennes (PECHLANER 1964 et 1967, PECHLANER et al. 1972, TILZER 1972 a), en Laponie suédoise (RODHE et al. 1966, NAUWERCK 1966, 1967 et 1968) et dans les Pyrénées (CAPBLANCO et LAVILLE 1972, CAPBLANCO et al. 1972).

Cette étude du phytoplancton des lacs du vallon de Port-Bielh a commencé en 1967 dans le cadre du Programme Biologique Inter-

national. Elle s'est développée parallèlement à celle des populations benthiques (LAVILLE 1972 a et b) et zooplanctoniques (REY et CAPBLANCO en préparation).

L'objectif final est de préciser les relations au sein de ces écosystèmes, les conditions extrêmes du milieu laissant espérer une structure et un fonctionnement relativement simples.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

De 1966 à 1971 ont été réalisées, essentiellement pendant la période de dégel, 48 séries de mesures dans le lac de Port-Bielh et 31 séries de mesures dans les lacs du Gourguet, Gourg Nère Moyen et Gourg Nère Inférieur II. Quelques relevés hivernaux effectués en 1969, 1970 et 1971 ont permis de compléter le cycle annuel dans le lac de Port-Bielh.

1. TECHNIQUES DE TERRAIN

Les prélèvements d'eau ont été réalisés avec une bouteille opaque de type Van Dorn d'une capacité de deux litres. Huit profondeurs (0, 1, 3, 5, 8, 12, 16, 18 m) ont été prospectées lors de chaque série d'échantillonnage dans le lac de Port-Bielh. Dans les lacs peu profonds, l'eau a été prélevée à 0 m, 1,5 m et 3 m.

Les prélèvements destinés à l'identification et au comptage des algues ont été fixés immédiatement avec quelques gouttes d'une solution de Lugol (I + IK à saturation + 10 % acétate de Na). Pour les dosages chimiques, l'eau a été conservée jusqu'au retour au laboratoire dans des flacons de verre neutre de Jena maintenus au frais et à l'obscurité. La température, la teneur en oxygène dissous et le pH ont été mesurés à chaque profondeur au moment des prélèvements.

La méthode du ^{14}C de STEEMANN-NIELSEN (1952), plus sensible que la méthode de l'oxygène, a été retenue pour mesurer « in situ » l'activité photosynthétique du phytoplancton. Pour chaque mesure, nous avons utilisé trois flacons (2 flacons transparents + 1 flacon opaque) en verre neutre de Jena d'une capacité de 125 ± 1 ml. L'addition de la solution de $^{14}\text{CO}_3\text{NaH}$ d'une activité de $1 \mu\text{C}/\text{ml}$ et conservée en ampoules scellées de 25 ml a été faite à l'aide d'une seringue à butée calibrée à $1 \pm 0,006$ ml. Après enrichissement, les flacons ont été exposés aux profondeurs de prélèvement et maintenus en position horizontale grâce à un dispositif d'accrochage spécial. Afin de réduire l'erreur provoquée par un confinement prolongé du phytoplancton (VOLLENWEIDER et NAUWERCK 1961) et pour compenser l'effet de la périodicité journalière de

la photosynthèse (DOTY et OGURI 1957, YENTSCH et RYTHER 1957) nous avons choisi des périodes d'exposition de courte durée (4 à 6 h) et symétriques par rapport au midi solaire (10 h - 16 h ou 11 h - 15 h). En 1971, nous avons réalisé, à trois reprises, des séries de mesures de 3 à 5 h sur l'ensemble de la journée solaire afin de déterminer le rythme journalier de la photosynthèse dans le lac de Port-Bielh.

La filtration de la totalité de l'échantillon a été faite, dès la fin de la période d'exposition, sur des membranes filtrantes d'une porosité de $0,2 \mu$ (Membranfilter, Gottingen). La pression de filtration a été maintenue entre 10 et 15 cm de Hg afin d'éviter la rupture des formes les plus fragiles. Par ailleurs, nous avons déterminé, à différentes périodes de l'année, les pertes provoquées par la filtration (ARTHUR et RIGLER 1967, SCHINDLER et HOLMGREN 1971, SCHINDLER 1971), en filtrant des fractions de volumes différents d'échantillons d'eau exposés avec du $^{14}\text{CO}_3\text{NaH}$. Les filtres porteurs de phytoplancton ont été desséchés immédiatement sur gel de silice avant comptage au laboratoire.

Les données concernant le temps d'insolation et l'intensité de la radiation totale ont été obtenues grâce à un solarigraphe enregistreur (Kipp and Zonen, Delft, Hollande) placé près du lac de Port-Bielh. La quantité de lumière transmise a été évaluée par des mesures effectuées à l'aide d'une cellule photoélectrique (Megatron) protégée par un boîtier étanche, combinée avec les filtres BG₁₂, VG₉, RG₆₃₀, BG₁₂ + UG₁ (Schott, Mainz, Allemagne) et reliée à un microampèremètre. Par ailleurs, nous avons noté, lors de chaque série de mesure, la limite de visibilité d'un disque de Secchi blanc de 30 cm de diamètre.

Le zooplancton a été prélevé aux profondeurs de 0, 5, 10, 15 et 18 m dans le lac de Port-Bielh avec une bouteille de type Van-Dorn d'une capacité de 5 litres. Les échantillons ont été concentrés sur un filet à mailles fines (40μ de vide de maille).

2. TECHNIQUES DE LABORATOIRE

— Les dosages chimiques ont été réalisés dès le retour au laboratoire selon les méthodes décrites dans la première partie de ce travail (CAPBLANCO et LAVILLE 1969). La teneur en CO_2 total a été calculée, à partir des valeurs de température, alcalinité totale et pH, à l'aide des tables de SAUNDERS, TRAMA et BACHMANN (1962) et de SARUHASHI (1955). En 1968 et 1970 nous avons tenté de préciser l'évolution annuelle du phosphore et de l'azote dissous, généralement considérés comme facteurs limitants de la production primaire.

— Les comptages d'algues ont été effectués avec un microscope inversé (Zeiss) après 24 h de sédimentation des échantillons dans des chambres combinées de 50 ml ou 100 ml (UTERMÖHL 1958). Deux bandes diamétrales de $25 \times 0,25$ mm ont été examinées au grossissement $40 \times$ pour les formes les plus grosses et les moins abondantes. Les espèces de petite taille et les formes les plus denses ont été comptées à l'immersion sur 2 à 5 bandes de $10 \times 0,1$ mm. Le volume moyen de chaque espèce a été calculé en ramenant sa forme à celle d'une figure géométrique dont les dimensions sont celles de l'espèce considérée. En admettant que la densité des algues est très voisine de 1, on estime que $10^6 \mu^3/\text{litre} = 1 \mu\text{g}$ de poids algal frais/litre = $1 \text{ mg}/\text{m}^3$.

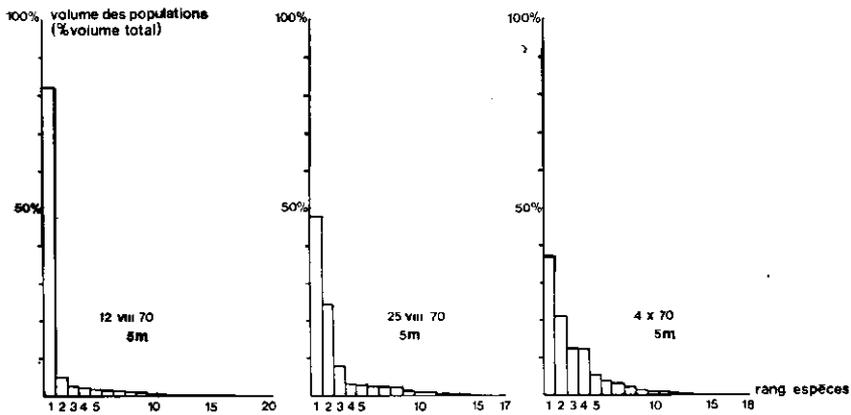


FIG. 1. — Exemples de distribution des biomasses des diverses populations dans le phytoplancton du lac de Port-Bielh.

La précision dans l'expression du résultat final dépend essentiellement de la précision des comptages et de la distribution des algues dans le lac. L'erreur sur les comptages est inversement proportionnelle au nombre N d'unités comptées et peut être estimée par la formule (LUND et al. 1958, JAVORNICKY 1958, NAUWERCK 1963) :

$$E \text{ max.} = \pm 2 \frac{100}{\sqrt{N}} \%$$

En fait, pour des numérations de l'ordre de 20 à 40 organismes, l'erreur statistique dépasse rarement 15 % (NAUWERCK 1963). La structure du peuplement phytoplanctonique du lac de Port-Bielh est caractérisée par la dominance de 1 à 2 espèces en juillet et août, 3 à 4 espèces en septembre et octobre qui forment à elles seules plus de 95 % de la biomasse (*fig. 1*). Pour ces espèces, nous avons compté entre 100 et 400 cellules par échantillon; les comp-

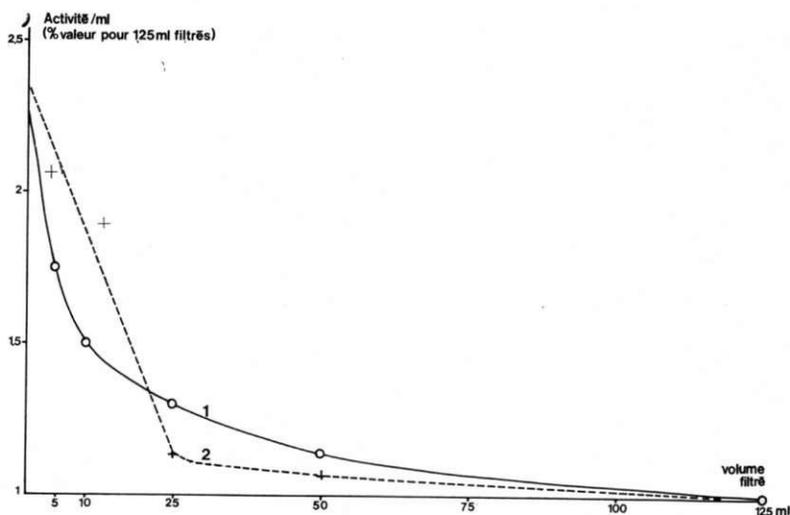


FIG. 2. — Exemple de courbes de correction pour les pertes de radio-activité à la filtration. Courbe 1 : pression 10 - 15 cm de Hg; courbe 2 : pression 30 - 40 cm de Hg.

tages ont été limités entre 10 et 50 cellules pour les autres espèces. Dans ces conditions, le résultat global est donné avec une erreur maximale inférieure à 20 %.

La distribution des algues dans le lac a été testée sur deux séries d'échantillons prélevés à une profondeur de 5 m dans des stations réparties sur l'axe longitudinal du lac de Port-Bielh. Les résultats (tableau I) révèlent que, pour toutes les espèces considérées, sauf *Cryptomonas* le 19-IX-68, les valeurs du χ^2 sont en accord avec l'hypothèse d'une distribution au hasard. Pour des numérations de cellules comprises entre 10 et 100, le coefficient de variation au seuil de probabilité $P_{0.05}$ est toujours inférieur à 20 %; il avoisine très souvent 10 %. On peut raisonnablement admettre que l'erreur sur le résultat des comptages ne dépasse pas ± 10 %.

La technique la plus courante d'étalonnage des solutions de $^{14}\text{CO}_3\text{NaH}$ utilisées pour mesurer l'activité photosynthétique du phytoplancton est basée sur une précipitation chimique sous forme de $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$. Selon certains auteurs (STEEMANN-NIELSEN 1965, GOLDMAN 1968) cette méthode peut conduire à des erreurs importantes. Récemment, WOOD (1970 et 1971) a montré la validité de la technique d'étalonnage par extrapolation des courbes d'autoabsorption du $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ lorsque sont respectées certaines conditions de détection. Pour cet auteur, la correction proposée par STEEMANN-NIELSEN (1965) et utilisée par l'Agence Internationale pour l'étalonnage du ^{14}C à Charlottenlund Slot (Danemark) est à revoir.

TABLEAU I. — Comparaison d'échantillons prélevés à 5 m de profondeur dans 7 stations différentes du lac de Port-Bielh.
(\bar{n} = nombre moyen de cellules comptées par échantillon ; * = valeur de χ^2 significative à P 0,01.)

	19-9-68					4-10-70				
	\bar{n}	écart max.	s %	χ^2	N/litre $\pm t_{0,05}$ sm	\bar{n}	écart max.	s %	χ^2	N/litre $\pm t_{0,05}$ sm
<i>Cryptomonas</i>	125	54	15,1 %	17,2*	62.10 ³ \pm 17,5 %	58	14	8,0 %	1,9	46.10 ³ \pm 8,5 %
<i>Chroomonas</i>	118	33	11,0 %	8,6	59.10 ³ \pm 10,2 %	36	13	13,5 %	3,3	29.10 ³ \pm 14,1 %
<i>Chromulina</i>	213	46	7,5 %	7,1	1067.10 ³ \pm 6,9 %	9	5	20,0 %	0,4	46.10 ³ \pm 21,0 %
<i>Ochromonas</i>	20	8	16,2 %	3,2	102.10 ³ \pm 15,0 %	—	—	—	—	—
<i>Cyclotella</i>	—	—	—	—	—	48	13	9,6 %	2,2	239.10 ³ \pm 10,0 %

L'étalonnage de la solution de $^{14}\text{CO}_3\text{NaH}$ utilisée pour nos mesures a été fait sur une installation de comptage composée d'un compteur FD1 G.M. à fenêtre ultra-mince et à circulation gazeuse reliée à un compteur d'impulsions type ECT (Saphymo). La technique a consisté à précipiter un volume connu de la solution avec une quantité donnée de BaCO_3 (YANKWITCH 1947 in BROUARDEL et RINK 1963). Comparée avec une méthode de détection en phase gazeuse qui fournit l'activité absolue, cette méthode, compte tenu de l'efficacité de l'installation de comptage, donne des valeurs environ 4 à 5 % inférieures aux valeurs théoriques (VOLLENWEIDER 1969).

Les pertes de radioactivité au moment de la filtration, mises en évidence par ARTHUR et RIGLER (1967), sont vraisemblablement une des plus importantes sources d'erreur dans la méthode du ^{14}C . Les résultats obtenus par filtration et comptage radioactif de la totalité de l'échantillon (125 ml) ont dû être corrigés par un facteur compris entre 1,75 et 3,2, selon le lac étudié et l'époque de la mesure. En règle générale, ce facteur est d'autant plus élevé que le phytoplancton est dominé par des formes nues de petite dimension. Un exemple de calcul du coefficient de correction est illustré dans la fig. 2 qui représente l'activité par millilitre d'eau filtrée (exprimée en % de la valeur obtenue pour un échantillon de 125 ml) en fonction du volume filtré. Les résultats obtenus en augmentant la pression de filtration (courbe en pointillés) semblent confirmer la valeur du coefficient de correction donné par l'extrapolation de la courbe. L'importance relative des produits organiques extra-cellulaires, qui peut dépasser 35 % dans les eaux oligotrophes (FOGG et al. 1965, FOGG 1971, WATT 1965) est sans doute très réduite lorsqu'on applique cette correction. Les mesures effectuées par SCHINDLER (1971), SCHINDLER et HOLMGREN (1971) indiquent que la production de matières extra-cellulaires ne dépasse jamais 1 à 2 % de la totalité de carbone fixé lorsqu'on tient compte des pertes provoquées par la filtration.

Deux flacons transparents ont été utilisés en parallèle dans chacune de nos expériences. La différence entre l'activité des deux échantillons, exprimée en % par rapport à leur moyenne, a été ainsi calculée pour 240 couples de mesures. En dehors d'un petit nombre (18 %) d'expériences présentant des différences entre échantillons parallèles comprises entre 25 % et 55 %, les écarts oscillent autour d'une valeur moyenne de 12 % et se distribuent selon une loi de probabilité normale. Il n'existe aucune relation entre la période ou la profondeur de prélèvement et la valeur de ces écarts. Ceux-ci reflètent donc de manière globale la variabilité des mesures, imputable aux différences de répartition du phytoplancton, des conditions d'exposition et de filtration pouvant exister entre les deux flacons.

On peut démontrer dans ces conditions (BROUARDEL et RINCK 1963), que la loi de probabilité de la variable principale, à savoir l'homogénéité des mesures, est caractérisée par l'écart-type

$$\sigma' = \frac{M\sqrt{\pi}}{2};$$

la moyenne des écarts calculés (M) est égale à 12 %, donc $\sigma' = 10,5$ %. Ce qui signifie que lorsqu'on fait une mesure au hasard, il y a 95 % de chances qu'elle fournisse un résultat ayant moins de 20 % d'écart avec la moyenne du milieu.

La fixation de carbone à l'obscurité est généralement considérée comme résultant des processus d'assimilation biochimique du CO_2 par les algues et par les bactéries. Cependant ELSTER (1965) signale que la radioactivité du phytoplancton incubé en flacons opaques avec du $^{14}\text{CO}_2\text{NaH}$ est indépendante du volume filtré. En se basant sur ce résultat, il considère que les valeurs de radioactivité sont essentiellement dues à une adsorption du radioisotope sur les membranes filtrantes. Afin de tenter de vérifier ce point, nous avons réalisé une série de 15 expériences. Dans chaque expérience, 125 ml d'eau du lac de Port-Bielh légèrement formolée ont été filtrés sur membrane. L'eau recueillie a été enrichie avec 1 ml de $^{14}\text{CO}_2\text{NaH}$ et refiltrée immédiatement sur la même membrane. Après séchage sur gel de silice à l'obscurité, la radioactivité a été mesurée sur une durée de 30 minutes et la valeur du bruit de fond du compteur déduite du résultat.

L'activité des filtres ainsi traités est de 13 imp./mn en moyenne et, pour les 15 mesures effectuées, varie entre 8 et 19 imp./mn. Cette valeur représente 30 % à 85 % de la radioactivité des flacons opaques après 4 à 6 heures d'incubation avec du $^{14}\text{CO}_2\text{NaH}$. On peut donc admettre qu'une part de l'activité du phytoplancton des expériences faites à l'obscurité correspond uniquement à une adsorption du radioisotope sur la membrane filtrante et sur les éléments planctoniques. Pour l'interprétation de nos mesures, nous avons soustrait 13 imp./mn à toutes les valeurs de radioactivité des « flacons obscurs » en considérant que seule l'activité > 13 imp./mn correspondait à une manifestation de l'activité métabolique des algues et des bactéries planctoniques.

3. PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

Les résultats des mesures de terrain et les analyses effectuées au laboratoire ont permis de suivre l'évolution de 14 paramètres à 8 profondeurs différentes du lac de Port-Bielh au cours de 41 séries de relevés. Ces dernières ont été réalisées à la fréquence de deux à trois par mois pendant l'été des années 1967, 1968 et

1970, de manière plus discontinue pendant l'hiver (1969, 1970, 1971) et l'été 1971.

Les résultats des mesures effectuées pendant la période de dégel ont été figurés sur des diagrammes qui illustrent l'évolution des variables en fonction de la profondeur (ordonnée) et du temps (abscisse). La superposition des diagrammes pour chaque année de mesure permet de visualiser les corrélations existant entre les divers paramètres. Les résultats des mesures d'hiver, moins nombreux, ont été analysés séparément.

La valeur moyenne des variables a été calculée pour chaque série de mesure. Les profondeurs de prélèvements étant plus rapprochées au voisinage de la surface, les résultats ont été intégrés de la façon suivante :

(valeur à 0 m \times 0,5) + (à 1 m \times 1,5) + (à 3 m \times 2) + (à 5 m \times 2,5) + (à 8 m \times 3,5) + (à 12 m \times 4) + (à 16 m \times 3) + (à 18 m \times 1).

En divisant cette somme par 18, on obtient la valeur moyenne pour une colonne d'eau de 0 m à 18 m. Sur le plan quantitatif, cette méthode conduit à surestimer les valeurs de la zone profonde au détriment de celles de surface puisque la cuvette lacustre du Port-Bielh a approximativement la forme d'un cône (CAPBLANCO et LAVILLE, 1969). Elle permet cependant une représentation plus claire de l'évolution saisonnière des diverses composantes.

Dans les lacs de faible profondeur (Gourguet, Gourg Nère Moyen et Gourg Nère Inférieur II) des mesures bimensuelles ont été effectuées au cours de l'été 1968. Quelques expériences de productivité ont également été réalisées en 1967, essentiellement dans le Gourg Nère Inférieur II. Ces lacs, constamment homothermes, présentent de très faibles variations en fonction de la profondeur. Les résultats ont été obtenus en effectuant la moyenne des valeurs mesurées à trois profondeurs (0 m; 1,5 m; 3,50 m).

II. — LAC DE PORT-BIELH

1. LE MILIEU.

1.1. Température et propriétés chimiques.

La morphométrie et l'évolution annuelle des propriétés physico-chimiques de 9 lacs des vallons de Port-Bielh et d'Estibère ont été décrites dans la première partie de ce travail (CAPBLANCO et LAVILLE, 1969). Dans le lac de Port-Bielh, le cycle annuel des températures et des composantes chimiques peut se schématiser de la façon suivante :

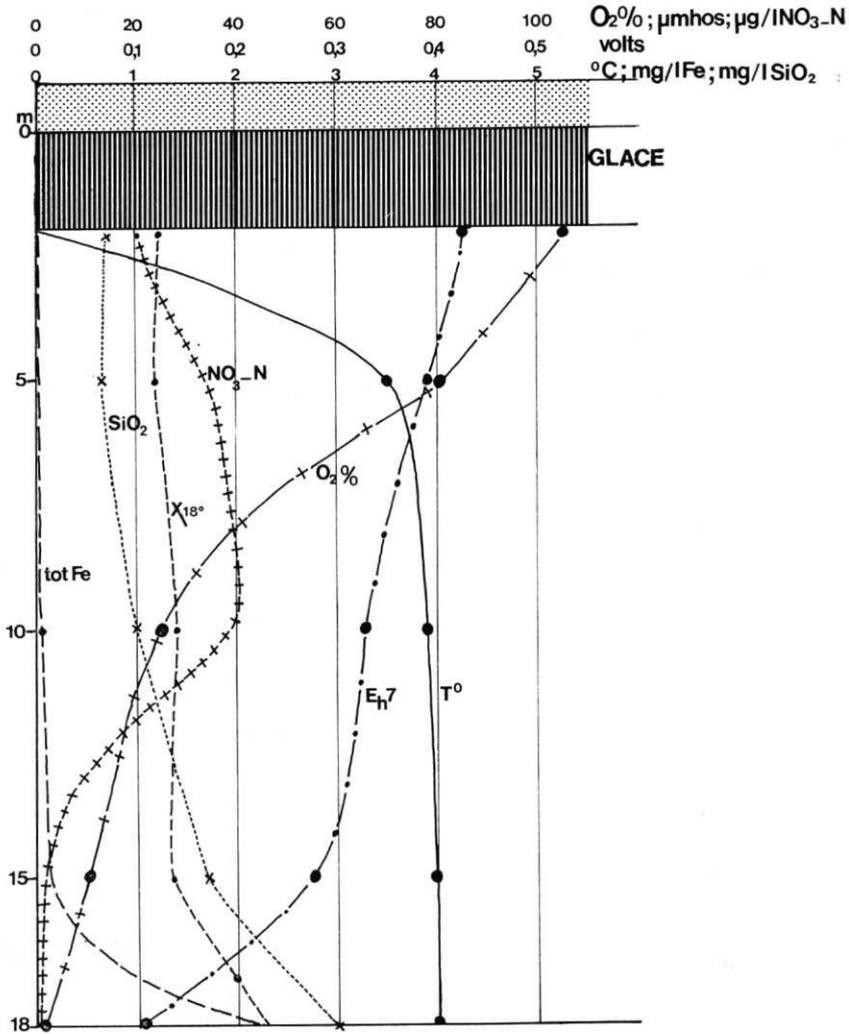


FIG. 3. — Évolution de quelques paramètres physico-chimiques en fonction de la profondeur au lac de Port-Bielh en hiver.

a) Durant la période hivernale, qui se prolonge sept à huit mois par an (fin novembre-début juillet), le lac est recouvert d'une couche de glace et de neige pouvant atteindre une épaisseur maximale de 2,5 m à 3 m en avril. Au-delà de 5 m de profondeur, la température se maintient entre 3,5° et 4 °C tandis que la teneur en O_2 dissous décroît progressivement. Près du fond, elle atteint généralement, dès le mois de février, des valeurs inférieures à 1 mg/l. Dans ces conditions pratiquement anaérobies, les phénomènes de

réduction au niveau de la vase entraînent des modifications chimiques importantes dans l'eau des couches profondes (tableau II et *fig. 3*). La diminution des potentiels d'oxydo-réduction, corrélative à la diminution de la teneur en oxygène, s'accroît au voisinage de la vase. Pour des potentiels inférieurs à $E_h 7 = 0,2$ volts, la disparition de la microzone oxydée permet le passage dans l'eau des ions libérés par réduction dans la vase (MORTIMER, 1941, 1942). Ces phénomènes provoquent une augmentation notable des teneurs en bicarbonates, silicates, phosphates et fer total et une diminution des nitrates. Lorsque le déficit en O_2 s'accroît, vers la fin de l'hiver, apparaît du H^2S libéré par réduction des ions SO_4^{2-} .

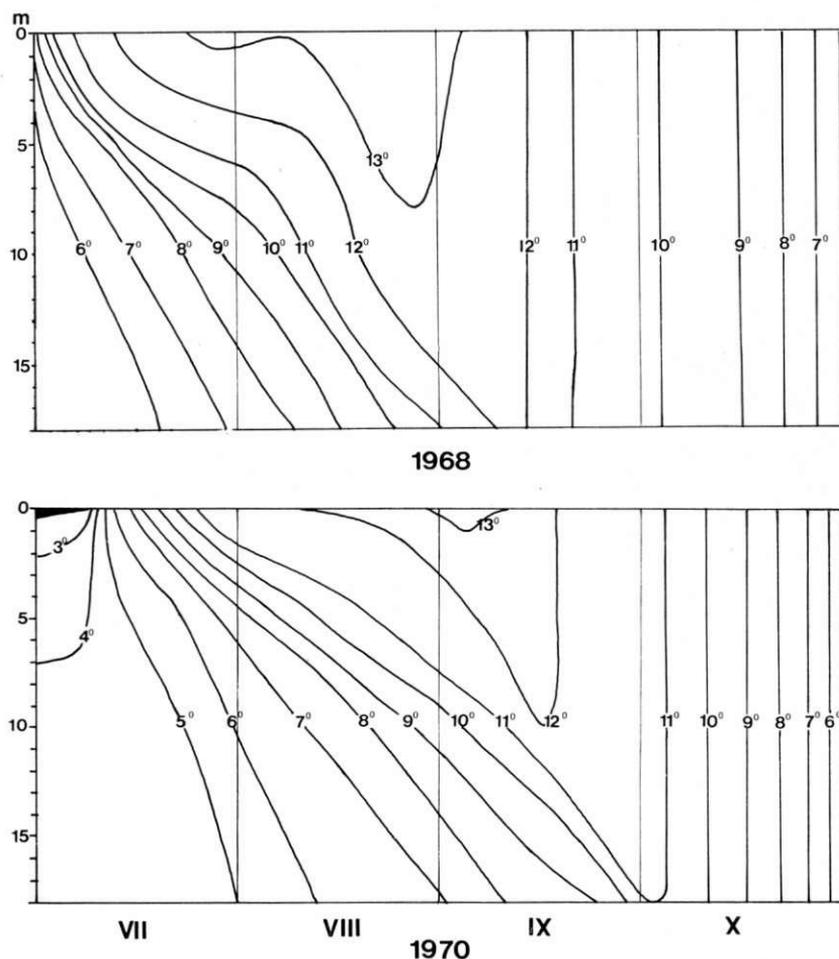


FIG. 4. — Courbes isothermes du lac de Port-Bielh en été.

TABLEAU II. — Caractéristiques chimiques de l'eau de surface (5 m) et de profondeur (18 m) en hiver et en été au lac de Port-Bielh.

	22 avril 1970		12 août 1970	
	5 m	18 m	5 m	18 m
Conductivité (χ 18 °C μ mhos)	23,8	45,8	20,9	21,1
pH	7,15	6,85	8,60	8,25
O ₂ (mg/litre)	7,55	0,30	9,80	9,70
O ₂ (% saturation)	78,5 %	3,1 %	120 %	108 %
Alcalinité totale (meq/litre)	0,210	0,430	0,196	0,210
CO ₂ total (mg/litre)	11,5	28,4	8,60	9,25
Cl ⁻ (meq/litre)	< 3.10 ⁻¹	< 3.10 ⁻¹	< 3.10 ⁻¹	< 3.10 ⁻¹
SO ₄ ²⁻ (meq/litre)	0,022	0,100	0,021	0,031
Σ Anions (meq/litre)	0,232	0,440	0,217	0,241
Ca ⁺⁺ (meq/litre)	0,172	0,325	0,182	0,200
Mg ⁺⁺ (meq/litre)	0,013	0,015	0,006	0,005
K ⁻ (meq/litre)	0,018	0,024	0,004	0,004
Na ⁺ (meq/litre)	0,020	0,032	0,015	0,022
Σ Cations (meq/litre)	0,223	0,396	0,207	0,231
PO ₄ -P (μ g/litre)	4	13	2,4	3,5
Tot-P (μ g/litre)	9	32	6	8
NO ₃ -N (μ g/litre)	35	< 10	92	40
Tot-N (μ g/litre)	150	584	275	250
NH ₄ (μ g/litre)		250		
Tot. Fe (mg/litre)	0,01	2,42	0,03	0,06
SiO ₂ (mg/litre)	0,70	3,00	1,42	0,70
H ₂ S (mg/litre)		0,30		

b) La disparition de la glace à la fin du mois de juin (1968) ou à la mi-juillet (1970) modifie profondément les conditions de milieu. L'évolution des principaux paramètres physiques et chimiques au cours de la période de dégel des années 1968 et 1970 a été résumée sous forme de diagrammes (fig. 4 à 9). La superposition de ces deux séries de diagrammes et leur comparaison avec les courbes données dans la première partie de ce travail révèlent une très grande stabilité dans les cycles annuels des différentes composantes.

— Température (fig. 4) : l'apport estival de chaleur représente moins de 50 % du budget calorifique annuel. Par suite, les températures d'été sont relativement faibles et atteignent rarement 14 °C en surface pendant une brève période au mois d'août. L'évolution des températures estivales permet de distinguer,

* une très brève période d'isothermie au moment du dégel;

* une période de stratification thermique peu prononcée en juillet et août;

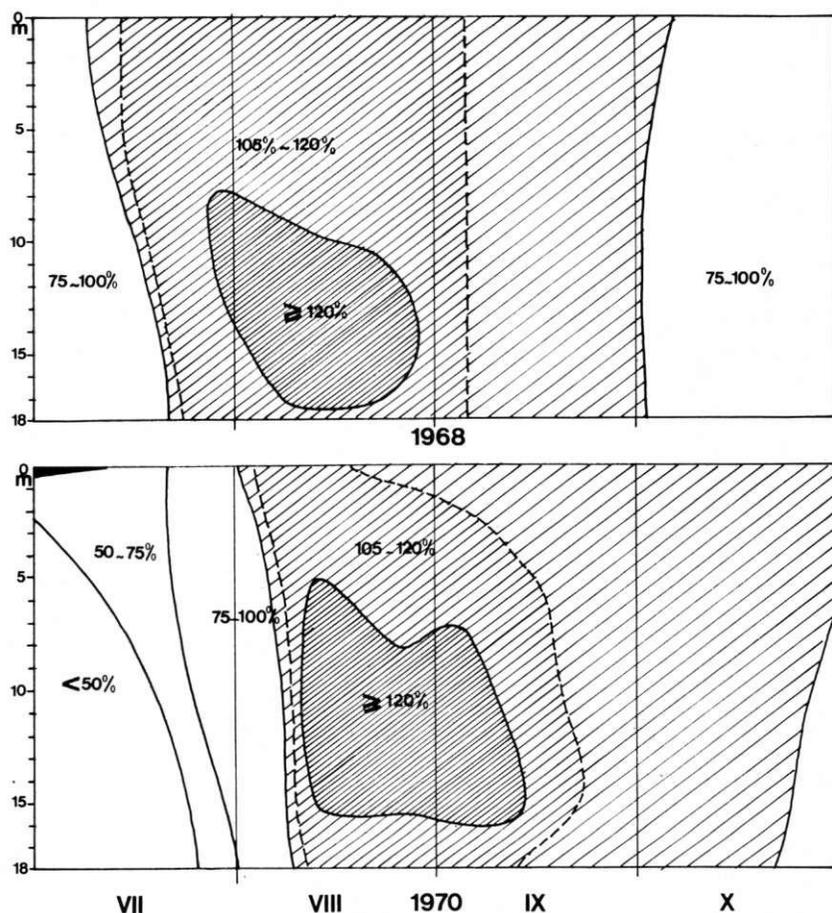


FIG. 5. — Évolution de la teneur en oxygène dissous (% des valeurs à saturation) aux diverses profondeurs du lac de Port-Bielh, en été.

* une longue période d'isothermie automnale qui débute entre la fin du mois d'août (1968) et la fin du mois de septembre (1970) et se prolonge pendant deux mois ou plus jusqu'au gel du lac (deuxième quinzaine de novembre).

— Propriétés chimiques (fig. 5 à 9) : essentiellement alimenté par les eaux de fonte des neiges, le lac de Port-Bielh se caractérise par des eaux peu minéralisées où les carbonates représentent une proportion élevée des anions (tableau II). Lors de l'isothermie de printemps l'oxygénation de l'eau entraîne l'oxydation des composés ferreux qui précipitent sous forme d'hydroxydes ferriques.

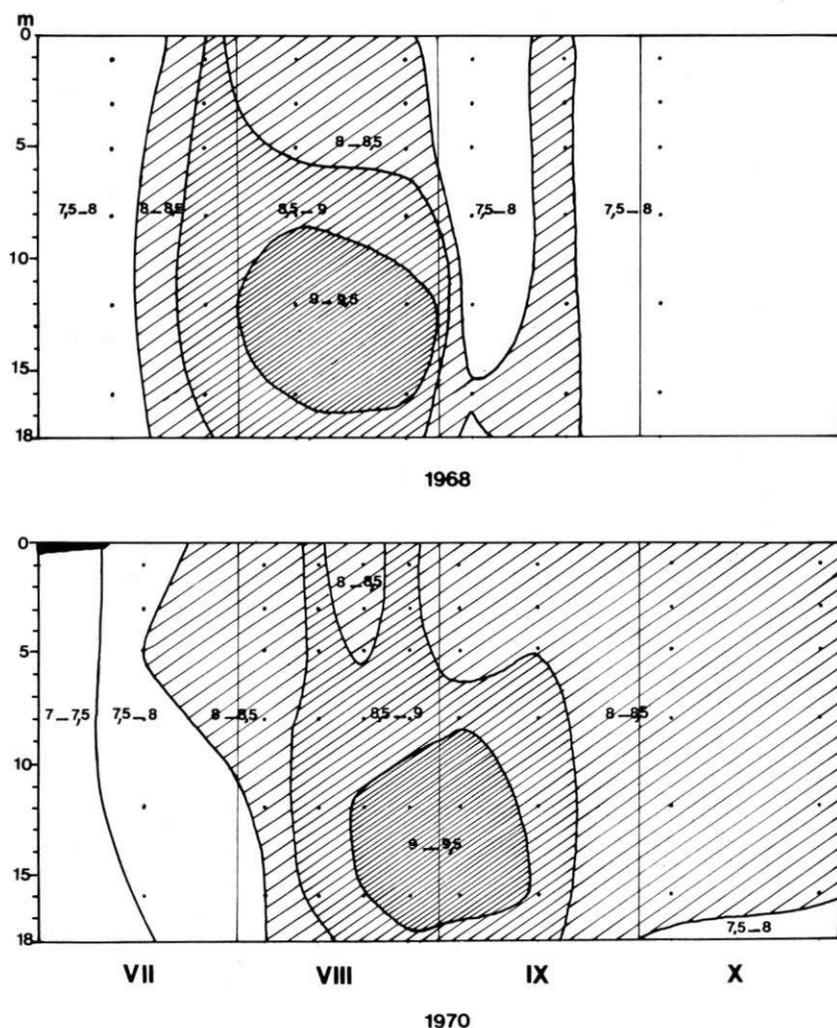


FIG. 6. — Évolution du pH aux diverses profondeurs du lac de Port-Bielh, en été. Les points indiquent les diverses mesures.

Ce processus provoque une diminution brutale des teneurs en fer, phosphates, silicates et carbonates dans la zone profonde, soit par précipitation sous forme de composés ferriques, soit par adsorption sur les complexes ferriques de la vase (MORTIMER, 1941 et 1942). La quantité de nitrates, très faible pendant l'hiver, atteint sa valeur maximale à cette époque de l'année.

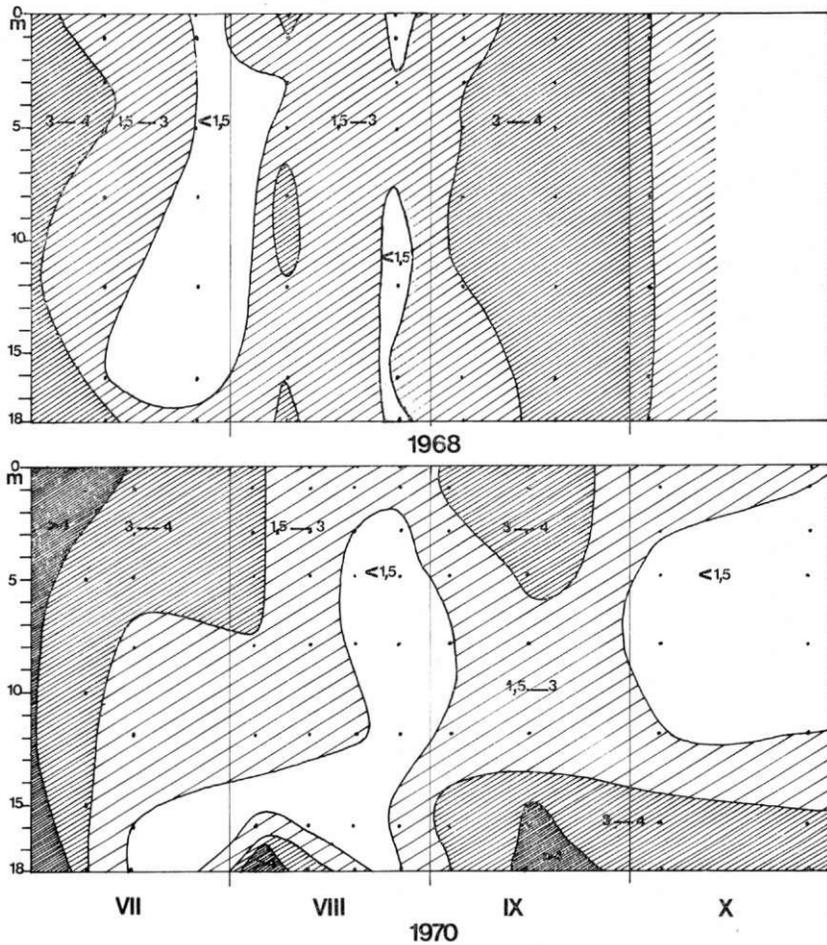


FIG. 7. — Évolution des teneurs en $\text{PO}_4\text{-P}$ ($\mu\text{g/l}$) aux diverses profondeurs du lac de Port-Bielh, en été.

Pendant la stratification thermique d'été, la reprise de la photosynthèse se traduit par une augmentation importante de la teneur en O_2 dissous (fig. 5) et du pH (fig. 6). Ce dernier atteint au mois d'août des valeurs étonnamment élevées, supérieures à pH 9 dans la zone profonde. Corrélativement, on observe une diminution des concentrations de $\text{PO}_4\text{-P}$ (fig. 7), $\text{NO}_3\text{-N}$ (fig. 8) et SiO_2 (fig. 9).

L'isothermie d'automne entraîne l'uniformisation des composantes chimiques dans toute la masse d'eau. Elle se traduit en particulier par une diminution du pH et un équilibre entre l' O_2 dissous et l' O_2 atmosphérique.

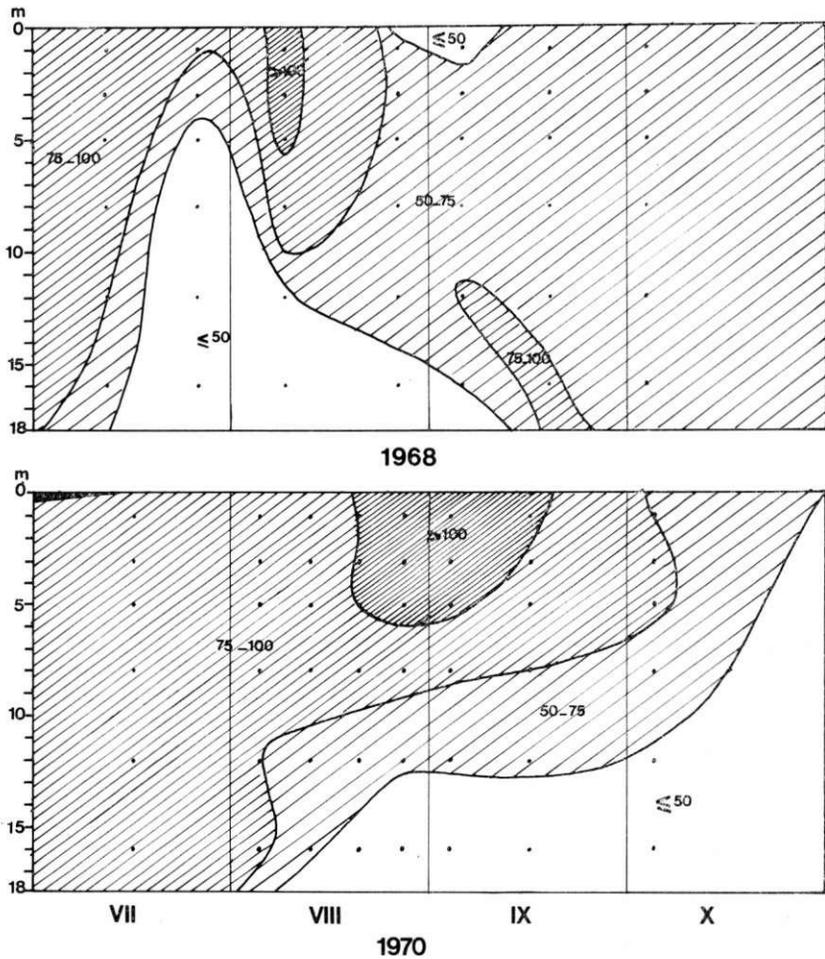


FIG. 8. — Évolution des teneurs en $\text{NO}_3\text{-N}$ ($\mu\text{g/l}$) aux diverses profondeurs du lac de Port-Bielh, en été.

1.2. Lumière.

La quantité et la qualité d'énergie lumineuse disponible aux diverses profondeurs du lac dépend d'un ensemble de facteurs complexes tels la topographie, le climat, la saison et les propriétés optiques de l'eau.

1° La topographie et l'orientation du bassin versant agissent sur la quantité totale de radiations solaires pouvant atteindre la surface du lac à une période donnée. L'écran formé par les crêtes peut limiter considérablement la durée d'insolation d'une

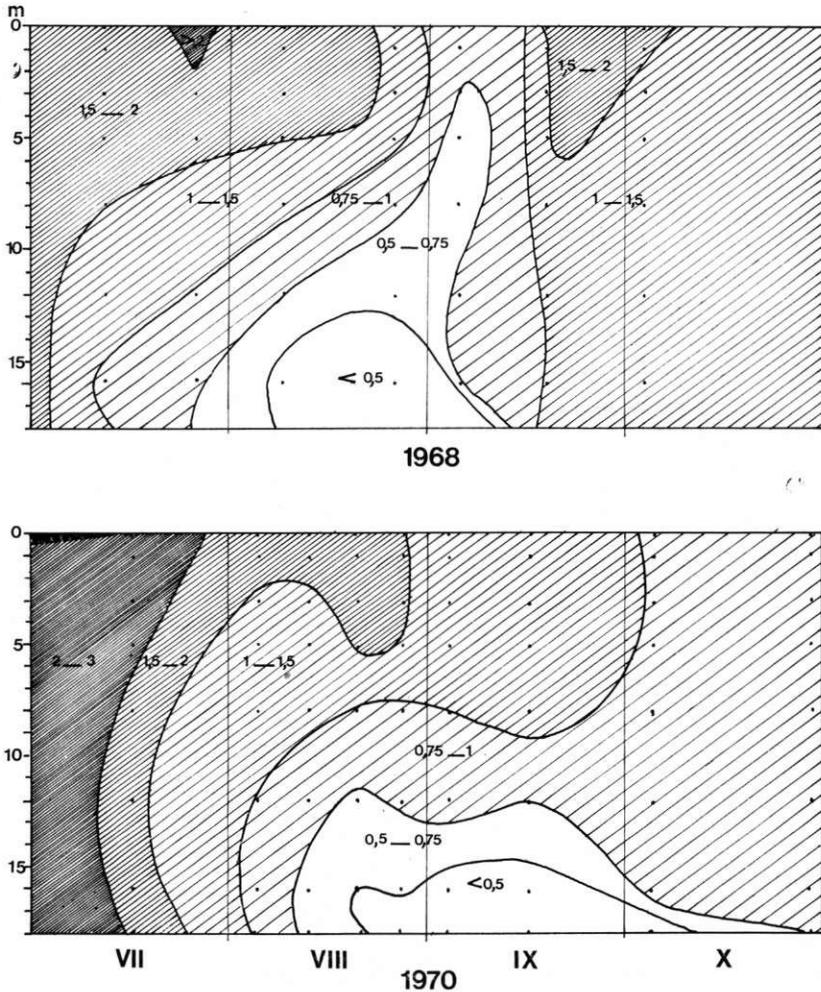


FIG. 9. — Évolution des teneurs en SiO_2 (mg/l) aux diverses profondeurs du lac de Port-Bielh, en été.

station. L'héliogramme de la *fig. 10*, tracé à partir de la carte IGN au 1/25 000^e, indique le temps d'insolation théorique du lac aux diverses périodes de l'année. Il révèle la faible influence du relief sur les conditions d'éclairement du lac de Port-Bielh, conséquence de la situation de ce lac au fond d'un vallon largement ouvert au sud.

2° L'altitude diminue de façon notable l'humidité atmosphérique et favorise ainsi la pénétration des rayons lumineux et ultra-violet. Dans le massif de Néouvielle, ce phénomène est accen-

tué par l'orientation de la haute vallée d'Aure qui, soumise à l'action des vents du sud, se caractérise par son climat relativement sec. Le plateau d'Aumar (2 200 m) bénéficie, en été, d'une sécheresse diurne et d'une insolation identiques à celles que l'on trouve généralement 1 000 à 2 000 m plus haut. (CHOUARD, 1949). Ces caractéristiques climatiques sont encore plus nettement perceptibles dans le vallon de Port-Bielh, ouvert au sud et protégé par une ligne de crête à l'est, au nord et à l'ouest.

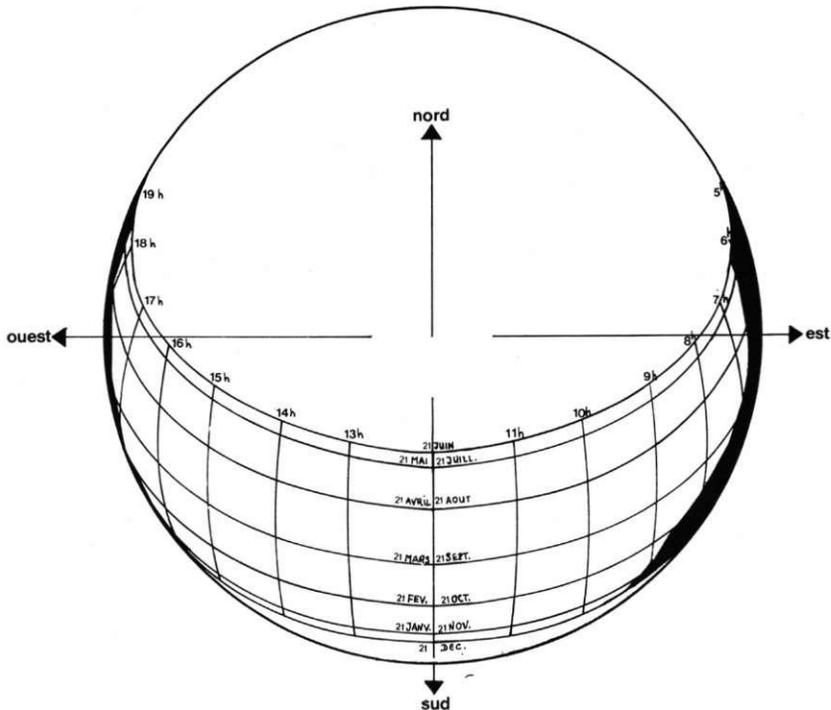


FIG. 10. — Héliogramme relatif au lac de Port-Bielh.

Les enregistrements obtenus au cours de l'été 1967, 1968 et 1970 à l'aide d'un solarigraphe placé près du lac mesurent l'intensité de la radiation totale (radiation directe + radiation diffuse) et l'importance de la nébulosité. Les résultats, exprimés en Cal/cm²/jour, sont représentés sur des graphiques (fig. 11) sur lesquels est également indiquée l'intensité de la radiation pour une nébulosité nulle (valeurs enregistrées pendant des jours clairs). L'intensité des rayonnements solaires peut atteindre des valeurs élevées (1,68 cal/cm²/mn à 13 h en juillet). L'atténuation

des rayonnements par les nuages est relativement faible; elle est très souvent limitée aux dernières heures de la journée par suite de la formation fréquente de brouillards.

La quantité de lumière utilisable pour la photosynthèse a été évaluée à partir des courbes du solarigraphe en considérant que la fraction d'énergie comprise entre 400 et 700 m μ équivaut à 46 % de la radiation totale (TALLING, 1957 a) et que la surface du lac réfléchit 10 % de la radiation totale (SAUBERER, 1962).

3° La couverture de glace et de neige réduit dans de fortes proportions la pénétration de l'énergie lumineuse. Ses propriétés optiques varient considérablement entre les périodes de gel et de dégel du lac et d'une année à l'autre; elles sont essentiellement fonction de l'épaisseur, de la structure et de la densité des couches successives de glace et de neige qui la composent. Le coefficient d'extinction de la glace claire ne diffère pratiquement pas de celui de l'eau distillée (PECHLANER, 1971). Celui de la neige varie entre 0,1 et 0,6/cm : il est d'autant plus élevé que la densité de la neige est faible (AMBACH et HABICHT, 1962). A travers 1 m de couches alternées de glace bulleuse et de neige mouillée, qui, dans les conditions naturelles, sont immergées, il pénètre 30 % de l'énergie lumineuse de surface (PECHLANER 1966).

Dans le lac de Port-Bielh, deux séries de mesures ont été réalisées au cours de l'hiver 1971. Le 2-3-1971, sous 1,65 m de glace et de neige (0,60 m de neige poudreuse, 0,55 m de neige mouillée, 0,35 m de glace bulbeuse, 0,15 m de glace vitreuse), la quantité de lumière a été estimée à 0,85 % de l'intensité de surface. Le 31-3-1971, sous 2,70 m de couverture hivernale (1 m de neige, 1,10 m de neige mouillée, 40 cm de glace bulleuse, 20 cm de glace dure), elle était de l'ordre de 0,01 %. On peut donc admettre que pendant six à sept mois d'hiver, selon l'importance et la précocité des précipitations de neige, l'intensité lumineuse est réduite de plus de 99 %.

4° La transparence de l'eau du lac de Port-Bielh est élevée. La profondeur limite de visibilité du disque de Secchi varie entre 9,50 m et 17,50 m en été; elle est de 13,65 m en moyenne sur quatre années de mesures. Il existe une corrélation hautement significative ($r = -0,72$) entre la transparence et le volume moyen de phytoplancton par m³ d'eau. La dispersion des points dans la zone correspondant aux faibles biomasses (*fig. 12*) est attribuable au léger trouble de l'eau consécutif à la fonte des neiges.

Pendant l'été 1970 et 1971, la transmission lumineuse a été mesurée à l'aide d'une cellule photoélectrique immergée. Les caractéristiques du montage utilisé (cellule + filtres) sont données dans le tableau III.

Fig. 11. — Radiations so-laires (cal/cm²/ jour) enregistrées au lac de Port-Bielh au cours de l'été. Les colonnes en noir indiquent la quantité de radiations reçues à la surface du lac pendant les jours cè mesure; la courbe en pointillés correspond à l'intensité des radiations pour une nébulosité nulle.

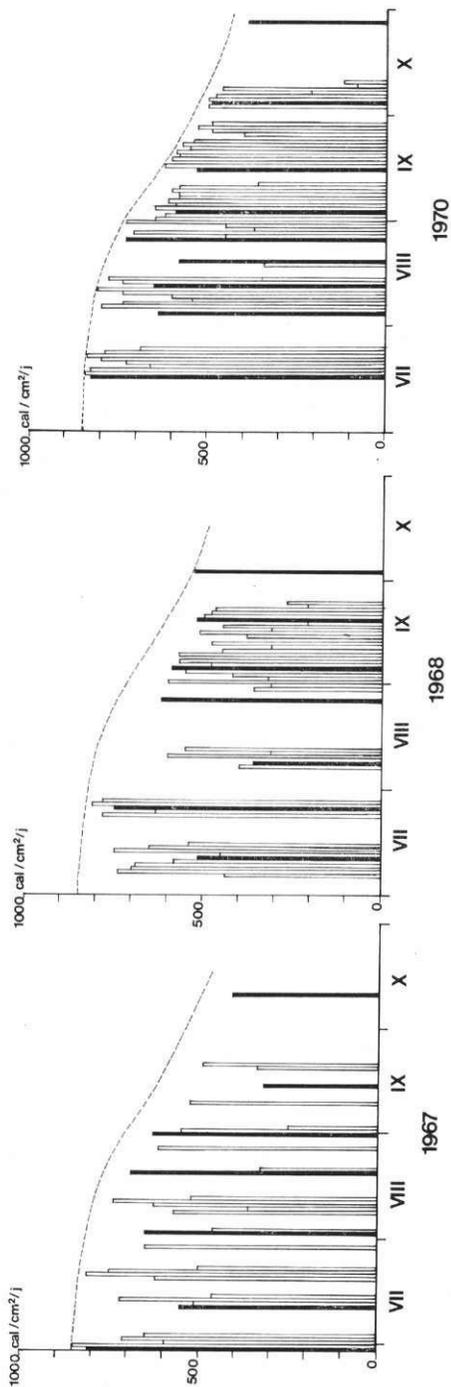


TABLEAU III. — Sensibilité de la cellule photoélectrique (Megatron, Londres) combinée avec des filtres colorés (Schott et Gen., Mainz, Allemagne).

Filtres	UG ₁ + BG ₁₂	BG ₁₂	VG ₆	RG ₆₃₀
Zone de sensibilité	320 - 410	323 - 515	440 - 655	600 - 730
Zone de sensibilité $\geq 50\%$	340 - 395	402 - 475	490 - 580	617 - 645
Maximum de sensibilité	370	437	530	637

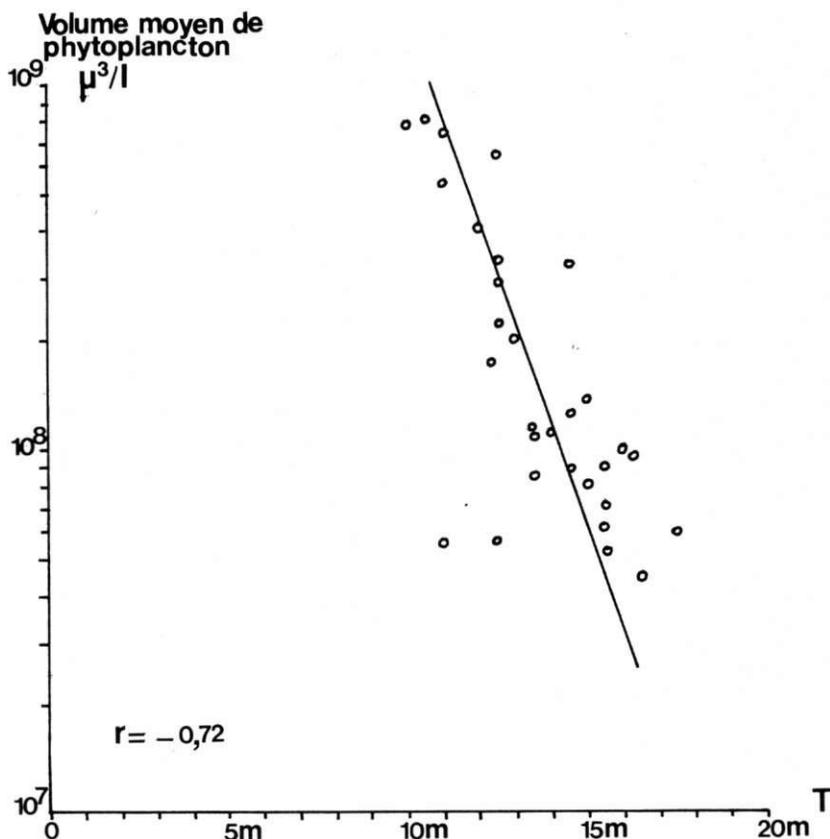


FIG. 12. — Relation entre la biomasse algale moyenne entre 0 m et 18 m et la profondeur de visibilité du disque de Secchi (T) au lac de Port-Bielh.

Les propriétés optiques du lac de Port-Bielh, déduites de ces mesures, sont résumées dans la *fig. 13* (moyenne de 3 mesures effectuées au mois d'août pour des transparences comprises entre

9,50 et 11,50 m et moyenne de 4 mesures effectuées en septembre et octobre pour des transparences variant de 14,50 à 16,50 m). Comme dans tous les lacs alpins étudiés jusqu'ici, les rayonnements verts présentent le coefficient d'extinction le plus faible ($\alpha_{530} = 0,12$ à $0,10$ soit 88,5 à 90 % de transmission). Les rayonnements bleus sont également peu atténués (86,4 à 86,7 % de transmission). Notons qu'au mois d'août, les courbes de transmission présentent un point d'inflexion vers 8 à 10 m de profondeur en relation avec l'augmentation de la biomasse du phytoplancton de la zone profonde.

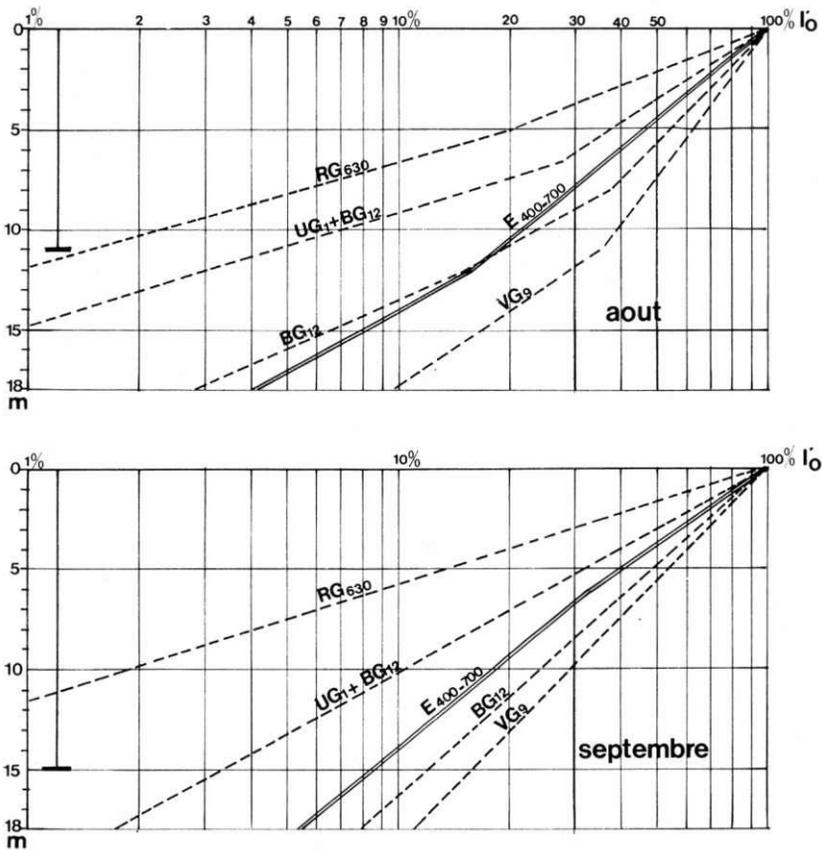


FIG. 13. — Transmission de la lumière au lac de Port-Bielh en août (transparence moyenne 11 m) et en septembre (transparence moyenne 15 m). Le gradient d'énergie totale dans le domaine du visible ($E_{400-700}$) a été calculé à partir des valeurs mesurées pour le bleu (BG_{12}), le vert (VG_9) et le rouge (RG_{630}).

Dans le domaine du visible (400 — 700 m μ), la transmission caractéristique varie entre 83,85 % et 85,25 %. Au cours de l'été, il n'existe donc pratiquement pas de variation du coefficient de transmission lumineuse identique à celle constatée pour la transparence. Cette observation est en accord avec les résultats de BEETON (1957) qui note que l'intensité lumineuse à la limite de visibilité du disque de Secchi passe de 15 % à 9 % lorsque la transparence augmente de 10 à 16 m. Les caractéristiques optiques du lac de Port-Bielh sont donc pratiquement constantes au cours de la période de dégel, la transmission lumineuse étant de 84,5 % en moyenne. Cette valeur est très proche de celle que nous avons estimée à partir de la valeur de la transparence moyenne (CAPBLANCQ et LAVILLE, 1969).

1.3. Zooplancton.

Pendant le mois de juillet, le peuplement est essentiellement composé par *Mixodiaptomus laciniatus*. Les stades naupliens de cette espèce (86 % de la population le 21-7-1971) présentent des migrations verticales de faible amplitude et abondent toujours dans la zone supérieure du lac (0-5 m) où la température est la plus élevée. Pratiquement, seuls les stades naupliens et copépodites jeunes de *Cyclops strenuus* mènent une vie pélagique; on ne les trouve en forte densité qu'au voisinage du substrat. *Daphnia longispina* se développe à partir du mois d'août et atteint sa densité maximale annuelle en septembre. Le cycle biologique de cette espèce se caractérise par deux périodes maximales de reproduction parthénogénétique, en août, et en septembre (REY, 1969).

La densité totale des organismes du zooplancton augmente considérablement au cours de l'été (tableau IV). Pratiquement toutes les espèces atteignent un maximum annuel au mois de septembre. La biomasse, estimée d'après les relations taille-poids chez les crustacés (OSMERA, 1966, EDMONSON et WINBERG, 1971) est à cette époque 10 à 15 fois plus forte qu'au mois de juillet; elle est composée à plus de 70 % par *Daphnia longispina* et les stades copépodites de *Mixodiaptomus laciniatus*.

2. PHYTOPLANCTON : COMPOSITION DU PEUPELEMENT ET EVOLUTION SAISONNIERE.

L'examen, au microscope inversé, de 320 échantillons fixés et l'observation de matériel frais après concentration par centrifugation ont permis de dénombrer environ 50 espèces dans le phyto-plancton du lac de Port-Bielh. Leur liste est donnée dans le

TABLEAU IV. — Densité des organismes du zooplancton à différentes profondeurs du lac de Port-Bielh à cinq périodes de l'été 1971.

Date d'échantillonnage	2.7.71					21.7.71					17.8.71					8.9.71					28.9.71				
	0	5	10	15	18	0	5	10	15	18	0	5	10	15	18	0	5	10	15	18	0	5	10	15	18
Profondeurs (m)	6	4,9	4,5	4,2	4,2	10	7,5	6	5,6	5,2	13,5	11,8	8,8	8	7,9	12,5	11,3	10,9	10	9	11	10,6	10,6	10,6	10,5
Température (°C)																									
ROTIFERES																									
- <u>Keratalla hiemalis</u> (Carl.)	0,2	0,8	0,2	0,4	19,0	0,8	0,4	0,8	6,0	8,8	0,2	0,2	0,2	0,2	9,0	0,6									
- <u>Polyarthra vulgaris</u>				0,2	5,6		0,6	2,8	1,2	0,6	0,2		26,0	42,0	8,8			29,4	300,6	18,4			1,6	10,0	22,8
- <u>Conochilus unicornis</u> (Bossw.)								0,2			1,0	1,4				2,0	37,4	2,2							
- <u>Ascomorpha ecaudis</u> (Perty)								2,8	1,4	0,8	0,2	0,2	10,2	1,0	0,2	0,2									
COPEPODES																									
- <u>Mixodiaptomus laciniatus</u> (Lillj.)																									
- Nauplii	0,2	0,6	4,4	1,4	0,6	59,6	44,4	11,8	1,6	0,6	2,8	0,6	0,2		0,2	42,8	37,8	18,2	31,6	9,6	0,4	25,4	49,4	25,4	15,4
- Copepodites											2,8	3,2	28,8	14,0	20,4	2,0	2,2	0,6	0,6	0,2		1,4	0,4		
- Adultes			12,6	11,6	4,6	21,0	11,0	1,4	0,2	1,0															
- <u>Cyclops strenuus</u> (Fisch.)																									
- Nauplii	0,4	0,4	0,4	0,4	49,5	0,4	9,0	10,0	9,2	9,2	0,2	0,6	2,0	12,4	79,8	0,8	1,2	1,2	1,2	15,0			1,6	0,4	2,4
- Copepodites					0,8		0,2	0,2			0,2	0,6	5,6	7,4	17,4	0,8	4,6	4,0	1,8	3,4			0,4	6,2	3,4
- Adultes					1,4		0,2						0,2	0,2	1,0		0,2								
CLADOCERES																									
- <u>Daphnia longispina</u> (O.F.M.)	0,4	1,4	17,6	14,0	81,7	81,6	57,2	29,2	20,6	21,2	0,8	7,6	6,2	5,6	0,2	0,2	14,0	20,0	1,6	0,2	1,0	31,2	7,4	5,2	
Total individus/litre																									
Densité (ind./m ³)	2	490				5	027				22	072				43	730				10	622			
moyenne	12	760				21	730				39	133				35	855				31	833			
(0-18m)							195				4	065				9	845				11	022			
Total (ind./m ³)	15	250				26	950				65	270				89	430				53	477			

tableau V avec, pour les formes abondantes, le volume moyen d'un organisme. Trois remarques générales peuvent être faites à la lecture de ce tableau.

TABLEAU V. — Liste des espèces du phytoplancton du lac de Port-Bielh et volume moyen des formes abondantes.

	Volume moyen
Cyanophycées	
— <i>Microcystis aeruginosa</i> Kuetzing	1 000 μ^3
— <i>Aphanocapa elachista</i> var. <i>conferta</i> W. et G.S. West	200 μ^3
— <i>Chroococcus</i> sp.	100 μ^3
— <i>Anabaena cylindrica</i> Lemmermann	
— <i>Oscillatoria limnetica</i> Lemmermann	
Chlorophycées	
— μ algues (<i>Chlorella</i> sp.; <i>Coccomyxa</i> sp.)	10 μ^3
— <i>Chlamydomonas</i> sp. A	90 μ^3
— <i>Chlamydomonas</i> sp. B	20 μ^3
— <i>Sphaerocystis schroeteri</i> Chodat	1 000 μ^3
— <i>Oocystis pusilla</i> Hansgirg	{
— <i>Oocystis submarina</i> Lagerheim	
— <i>Oocystis solitaria</i> Wittrock	
— <i>Pediastrum boryanum</i> var. <i>rugulosum</i> G.S. West	
— <i>Tetraëdron simmeri</i> Schmidle	300 μ^3
— <i>Tetraëdron caudatum</i> var. <i>incisum</i> Lagerheim	
— <i>Tetraëdron minimum</i> f. <i>apiculatum</i> Reinsch	
— <i>Scenedesmus</i> sp.	
— <i>Crucigenia rectangularis</i> (Näg) Gay	
— <i>Crucigenia fenestrata</i> Schmidle	
— <i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Gorda) Ralfs	100 μ^3
— <i>Cosmarium humile</i> (Gay) Nordstedt	
— <i>Cosmarium blyttii</i> Wille	
Euglenophycées	
— <i>Astasia</i> sp.	380 μ^3
Chrysophycées	
— <i>Chromulina</i> cf. <i>minima</i> Dollein	8 μ^3
— <i>Chromulina</i> cf. <i>glacialis</i> Skuja	30 μ^3
— <i>Chromulina</i> sp. + <i>Ochromonas</i> sp.	50 μ^3
— <i>Ochromonas</i> cf. <i>elegans</i> Dollein	90 μ^3
— <i>Ochromonas</i> sp. + <i>Chromulina</i> sp.	200 μ^3
— <i>Pseudokephyrion</i> sp.	50 μ^3
— <i>Erkenia subaequiciliata</i> Skuja	25 μ^3
— <i>Dinobryon cylindricum</i> var. <i>alpinum</i> Imhof	320 μ^3
— <i>Uroglena europaea</i> (Pascher) Conrad	
— <i>Monas</i> sp.	
Xanthophycées	
— <i>Pseudostaurastrum</i> (= <i>Isthmochloron</i>) <i>trispinatum</i> W. et G.S. West	

	Volume moyen
Diatomées	
— <i>Cyclotella comta</i> (Ehrb.) Kuetzing	850 μ^3
— <i>Cyclotella stelligera</i> (Cleve et Grunow) van Heurck	90 μ^3
— <i>Synedra nana</i> Meister	250 μ^3
— <i>Eunotia arcus</i> Ehrenberg	
— <i>Achnanthes minutissima</i> var. <i>cryptocephala</i> Grunow	
— <i>Diatoma hiemale</i> (Lyngbie) Heiberg	
Cryptophycées	
— <i>Navicula</i> sp.	
— <i>Chroomonas minuta</i> Skuja (= <i>Rhodomonas minuta</i> Skuja)	110 μ^3
— <i>Chroomonas</i> sp.	200 μ^3
— <i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja	700 μ^3
— <i>Cryptomonas ovata</i> Ehrenberg	2 500 μ^3
— <i>Katablepharis ovalis</i> Skuja	90 μ^3
Péridiniens	
— <i>Gymnodinium</i> sp.	

1° Le nombre des espèces phytoplanctoniques du lac est relativement faible. En comparaison, le peuplement algal benthique présente une diversité beaucoup plus importante puisque 77 espèces sont recensées dans le seul groupe des Diatomées (BESCH et al., 1972). Sur une quarantaine d'espèces véritablement planctoniques, 15 seulement jouent un rôle appréciable sur le plan quantitatif.

2° Seules quelques formes coloniales, en général peu abondantes (*Crucigenia rectangularis*, *Sphaerocystis schroeteri*, *Pediatrum boryanum*, *Dinobryon cylindricum*), ont une taille supérieure à 30 μ . Dans leur grande majorité (+ de 90 %) les espèces ont une dimension comprise entre 2 et 20 μ . Ces formes nannoplanctoniques constituent 99 à 100 % de la biomasse algale.

3° Les organismes flagellés représentent environ la moitié des espèces. Numériquement, les *Chlamydomonas*, les Chrysomonadines et les Cryptomonadines forment 90 à 100 % du peuplement.

Le phytoplancton du lac de Port-Bielh présente donc les caractéristiques générales de peuplement des lacs oligotrophes alpins et arctiques : une faible diversité spécifique, et une dominance ou une exclusivité des formes nannoplanctoniques mobiles.

2.1. Peuplement hivernal.

La biomasse et la composition spécifique du phytoplancton hivernal varient selon la date et la profondeur d'échantillonnage. Les prélèvements réalisés entre la fin du mois de novembre et le mois

de juillet révèlent l'existence d'une relation très nette entre l'évolution du peuplement et celle des paramètres chimiques. Les diagrammes (fig. 14) illustrent, pour différentes dates, les variations qualitatives et quantitatives du phytoplancton aux diverses profondeurs. Elles permettent de distinguer, à partir du mois de janvier, deux zones différentes dans le lac.

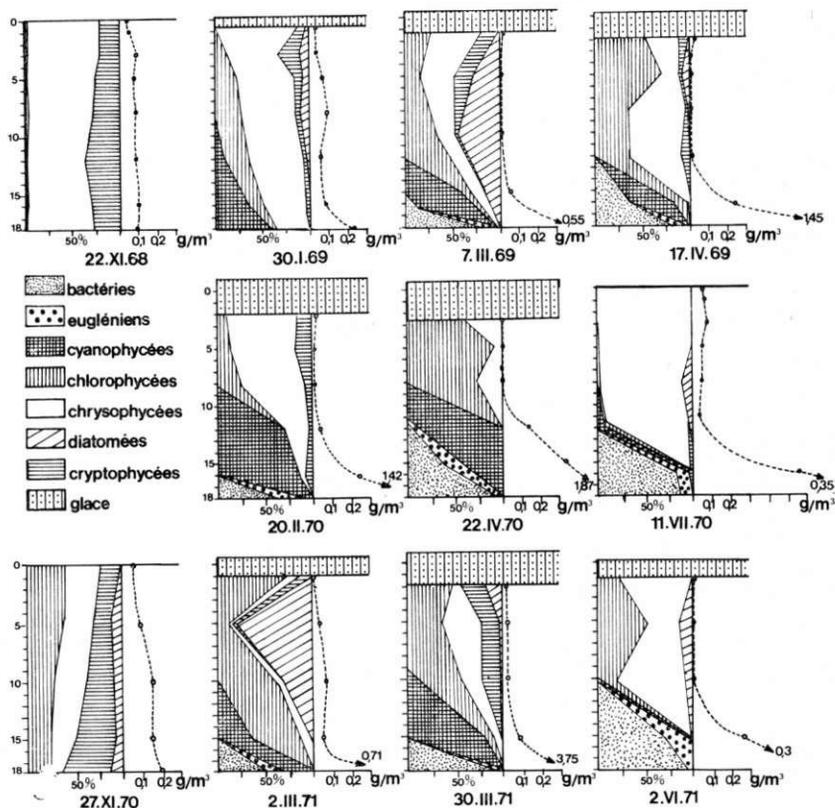


FIG. 14. — Biomasse (g de Poids frais/m³) et composition (% du volume total) du phytoplancton aux différentes profondeurs du lac de Port-Bielh, en hiver.

a) Entre la surface et une profondeur de 10 à 12 m, la biomasse de phytoplancton est très réduite et généralement inférieure $10^7 \mu\text{g}/\text{litre}$ ($10 \mu\text{g}/\text{l}$ de poids algal frais). Les Chlorophycées (*Chlorella* sp., *Oocystis pusilla*, *Chlamydomonas* sp. A), les Chrysomonadines (*Chromulina* sp., *Monas* sp.) et les Cryptomonadines

(*Chroomonas minuta*, *Katablepharis ovalis*) y dominant; la présence des Diatomées (*Cyclotella comta* et *C. stelligera*) est plus irrégulière. Toutes ces espèces sont, pour la plupart, présentes dans les relevés du mois de novembre. Le peuplement hivernal apparaît donc comme dépourvu d'espèces caractéristiques; il est composé de formes automnales dont les populations persistent au début de l'hiver et déclinent progressivement au fur et à mesure que l'épaisseur de la glace et de la neige augmente. Ainsi, *Oocystis pusilla* a été trouvé le 30-1-1969 et le 2-3-1971 avec des densités de l'ordre de $3 \cdot 10^4$ cellules/litre entre 5 et 12 m de profondeur; seuls quelques exemplaires de cette espèce subsistent en avril et juin. Une évolution comparable a été notée pour *Chroomonas minuta* et *Chromulina* sp. Ces flagellés sont, avec *Chlamydomonas* sp. A, plus abondants dans les cinq premiers mètres sous la surface de la glace. *Chlamydomonas* subsiste pendant tout l'hiver; il est présent dans 85 % des relevés effectués entre 0 m et 12 m; le 17-4-1969 nous l'avons trouvé avec une densité de 10^5 cellules/litre à 0,2 m sous la surface de la glace.

Cyclotella stelligera, absent des prélèvements de 1969 et 1970, semble s'être maintenu durant tout l'hiver en 1971 (10^5 cellules/litre entre 5 et 10 m le 2-3-1971, 5 000 à 10 000 cell./l le 2-6-1971). En janvier et mars 1969, seul *C. comta* (2 000 à 5 000 cell./l) a été trouvé.

Il faut noter enfin que la proportion des flagellés incolores (*Katablepharis ovalis*, *Monas* sp.) augmente en même temps que la quantité de phytoplancton décroît. Les derniers représentent 5 à 80 % de la biomasse de Chrysomonadines à partir du mois de mars.

b) Le peuplement phytoplanctonique de la zone profonde (12 m-18 m) se caractérise par l'apparition de groupes très rares ou absents pendant la période estivale. Entre 12 et 15 m de profondeur, des Cyanophycées (*Microcystis aeruginosa*, *Aphanocapsa elachista*, *Chroococcus dispersus*) se développent et représentent 60 à 100 % de la biomasse algale, cinq à dix fois plus élevée qu'en surface. Près du fond, un peuplement composé essentiellement de bactéries oligoaérobies (*Spirillum* sp., *Chromatium* sp., *Achromatium* sp., *Siderocapsa* sp.) associées à *Astasia* sp. remplace les Cyanophycées. La densité de ces organismes augmente progressivement au cours de l'hiver et corrélativement à la diminution du taux d'O₂ dissous ($7 \cdot 10^7$ bactéries/litre le 30-3-1971 à 18 m; $8 \cdot 10^5$ cellules d'*Astasia*/litre le 22-4-1970 à 18 m). Dans ce dernier mètre d'eau se forment ainsi des biomasses considérables : 1,9 mg/l le 22-4-1970; 3,75 mg/l le 30-3-1971).

2.2. Peuplement d'été.

2.2.1. LA BIOMASSE ET SA COMPOSITION.

L'augmentation de l'éclairement et les modifications chimiques de l'eau consécutifs à la disparition de la glace et à l'isothermie de printemps se traduisent par un changement total du peuplement et une croissance rapide des algues planctoniques. Les variations quantitatives et qualitatives du phytoplancton au cours de la période de dégel sont représentées dans la *fig. 15*. Une évolution identique a pu être observée au cours des trois années de prélèvement :

— La biomasse algale présente une phase de croissance rapide et atteint une valeur maximale (0,6 à 0,8 g/m³ d'eau) entre le 15 juillet (1968) et le 15 août (1970) soit régulièrement trois semaines à un mois après la fusion totale de la glace. Durant cette période, elle est composée presque exclusivement de Chryso-
monadines (70 à 90 % du volume total de phytoplancton).

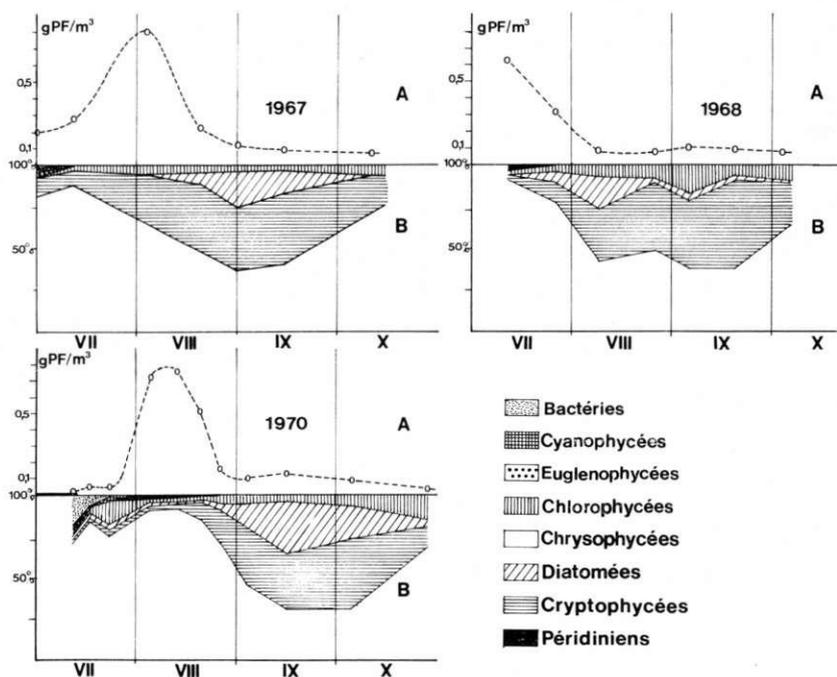


FIG. 15. — Évolution de la biomasse de phytoplancton du lac de Port-Bielh en été.

A : g de poids frais/m³, moyenne entre 0 m et 18 m; B : importance relative (% biomasse totale) des divers groupes.

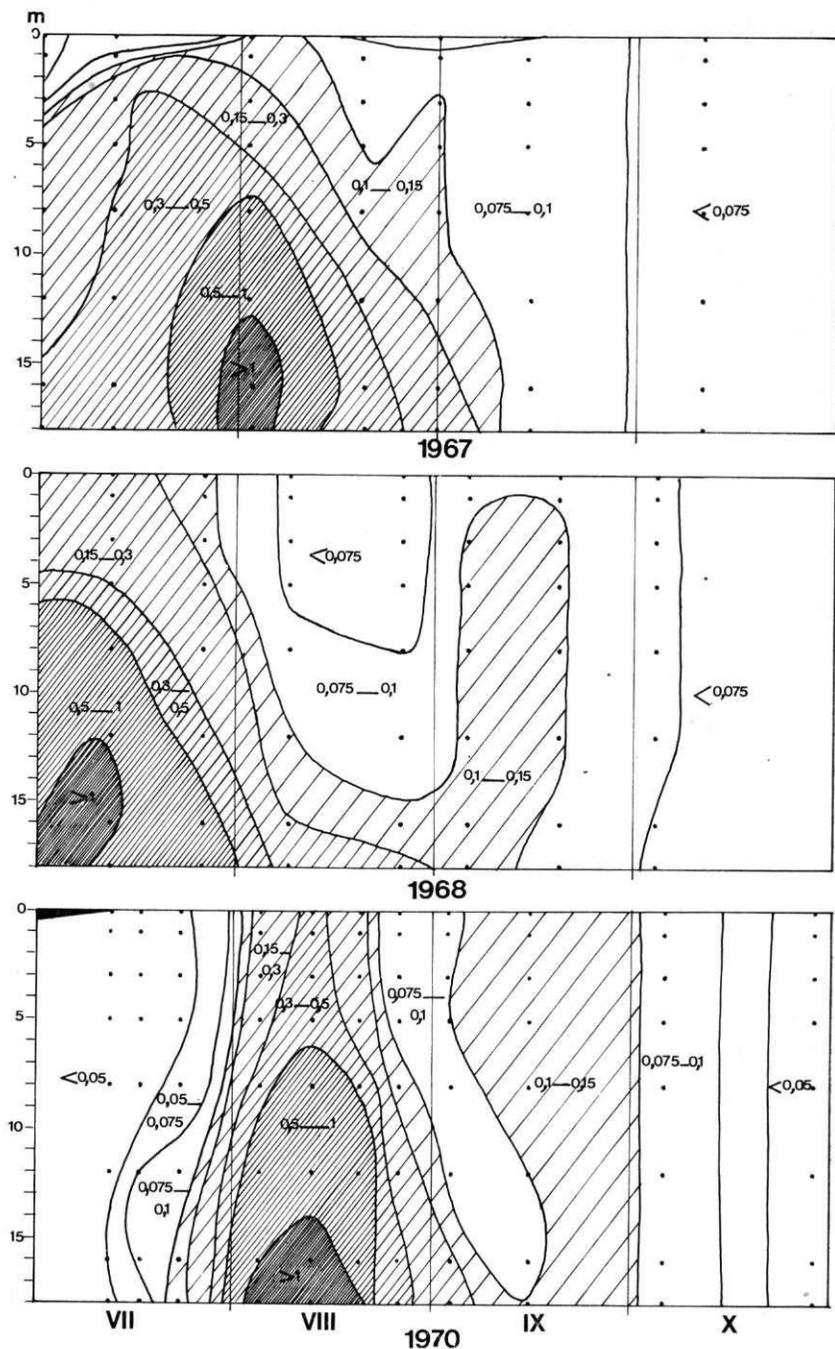


FIG. 16. — Évolution de la biomasse de phytoplancton (g de poids frais/m³) aux diverses profondeurs du lac de Port-Bielh, en été.

— Le peuplement phytoplanctonique décline au mois d'août. La biomasse, relativement faible ($0,1 \text{ g/m}^3$ en moyenne) se maintient à une valeur à peu près constante jusqu'au gel. L'abondance relative des Chrysomonadines décroît au profit des Diatomées et des Cryptomonadines qui représentent ensemble 50 à 70 % de la biomasse de septembre.

— Parmi les groupes systématiques représentés, Chrysomonadines, Cryptomonadines et Diatomées dominent sur le plan quantitatif. Les Chlorophycées dépassent rarement 10 % du volume total de phytoplancton. Leur abondance relative augmente légèrement à l'automne; c'est un des groupes dominants dans le peuplement de surface en hiver. Les Cyanophycées et les Périidiniens ne se développent qu'au début de l'été. Ces deux groupes jouent un rôle quantitatif négligeable et ne forment jamais plus de 2 % dans la biomasse.

2.2.2. RÉPARTITION DU PHYTOPLANCTON EN FONCTION DE LA PROFONDEUR.

Les diagrammes (fig. 16) illustrent la répartition verticale du phytoplancton au cours de l'été. Il existe, en fait, un parallélisme assez étroit entre la distribution des algues et les conditions thermiques du lac.

Pendant la stratification thermique des mois de juillet et août, les algues se développent essentiellement dans la zone profonde du lac, au-delà de 10 à 12 m. Au moment de la croissance optimale du phytoplancton, plus de 50 % de la biomasse sont concentrés dans les cinq derniers mètres d'eau. Ce type de distribution, caractéristique des lacs transparents d'altitude (NAUWERCK, 1966, RODHE *et al.*, 1966, PECHLANER, 1967), s'atténue lorsque la stabilité thermique du lac diminue (fig. 17). A la fin du mois d'août, les

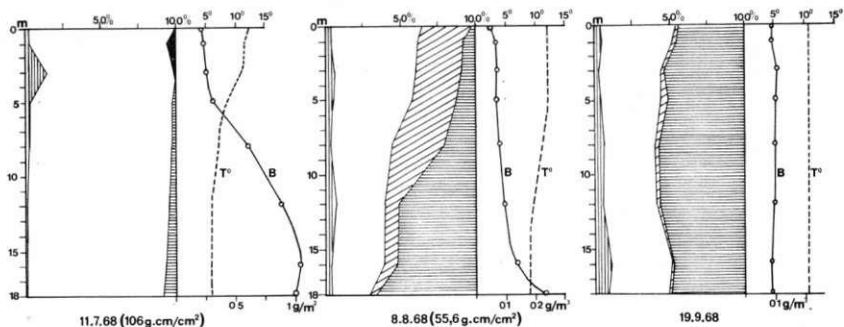


FIG. 17. — Types de répartition quantitative et qualitative du phytoplancton du lac de Port-Bielh, en été. Les valeurs de la température et de la stabilité thermique sont indiquées sur les figures. Symboles : voir fig. 15.

différences de biomasse entre la surface et la profondeur s'amoin-
drissent. Qualitativement, il existe cependant une différence très
nette entre le phytoplancton de surface, composé de Chrysomonad-
ines et de Diatomées et celui de la zone profonde où dominent les
Cryptomonadines (fig. 17). L'isothermie d'automne entraîne une
uniformisation de la biomasse et de sa composition dans toute la
masse d'eau : ces conditions dureront jusqu'au gel pendant une
période de deux mois ou plus.

2.2.3. CYCLE SAISONNIER ET RÉPARTITION VERTICALE DES ESPÈCES DOMINANTES.

Les résultats des comptages d'organismes ont été figurés sous
forme de diagrammes (fig. 18 à 21). Ils illustrent l'évolution numé-
rique des populations des 14 espèces dominantes du phytoplancton
du lac de Port-Bielh en fonction de la profondeur (ordonnée) et
du temps (abscisse).

* Bactérioplancton.

Le peuplement hivernal de la zone profonde disparaît très rapi-
dement au début de l'été. Le 22-7-1970, soit huit jours après la
fusion complète de la glace, il ne subsistait aucun exemplaire des
formes qui abondaient encore le 11-9-1970 (10^7 bactéries/litre à
18 m). Une évolution identique avait été observée entre le 29-6-
1967 (lac à moitié dégelé) et le 11-7-1967.

Pendant l'été, les bactéries planctoniques sont peu abondantes
à tous les niveaux. Les comptages par dilution en milieu liquide
effectués par G. MICHEL (comm. verb.) ont révélé des densités
très faibles, de l'ordre de 1 000 germes/litre. Les valeurs de
l'assimilation de ^{14}C à l'obscurité qui mesurent essentiellement
l'activité hétérotrophe des bactéries (SOROKIN et KADOTA, 1972),
sont en général relativement faibles.

* Cyanophycées.

Cette classe n'est jamais présente en abondance dans les prélè-
vements de l'été. *Chroococcus dispersus* en est l'élément dominant
mais il n'atteint jamais de fortes densités. Nous ne l'avons trouvé
en quantités notables (10^4 à 2.10^4 colonies/litre) que dans les
échantillons de 15 et 18 m de profondeur au début de l'été 1967
et 1970. Cette espèce disparaît progressivement lorsque la teneur
en O_2 dissous augmente.

* Chlorophycées (fig. 18).

Elles ne forment jamais une biomasse importante dans le phy-
toplancton du lac de Port-Bielh. Numériquement deux espèces du
genre *Chlamydomonas* et deux espèces du genre *Oocystis* (*O.*
pusilla et *O. submarina*) dominent le groupe des algues vertes.
Sphaerocystis schroeteri n'est jamais très abondant (1 000 à 5 000

colonies/litre) mais, de par sa taille plus élevée, il peut former plus de 50 % du volume total de Chlorophycées.

Chlamydomonas spp. apparaissent dans le plancton de façon précoce et se succèdent dans le temps et dans l'espace : *Chlamydomonas* sp. A ($7 \times 5 \mu$) est une forme de surface (0-5 m) qui apparaît dès le dégel du lac; elle domine dans le peuplement d'hiver. *Chlamydomonas* sp. B (3μ) lui succède et se développe de préférence entre 5 et 12 m de profondeur.

Sphaerocystis Schroeteri et *Oocystis* sp. sont des formes automnales. Elles apparaissent simultanément dans le phytoplancton au mois d'août et présentent leur maximum en septembre ou octobre selon les années. *Oocystis pusilla* ne disparaît qu'en avril.

* *Euglénophycées.*

Le seul représentant de ce groupe (*Astasia* sp.) suit un cycle parallèle à celui des bactéries et disparaît à l'isothermie de printemps.

* *Chrysomonadines* (fig. 19).

Elles constituent le groupe dominant du phytoplancton tant par le nombre d'espèces que par leur biomasse. *Chromulina* spp., *Ochromonas* spp. et *Erkenia subaequiciliata* atteignent des densités généralement supérieures à 10^6 cellules/litre pendant tout l'été.

Les difficultés d'observation de ces flagellés nannoplanctoniques (2 à 8μ), liées à l'extrême fragilité du matériel frais et à leur déformation par les fixateurs, ne nous ont pas permis de distinguer les espèces des genres *Chromulina* et *Ochromonas*. Il s'avérait d'ailleurs pratiquement impossible de reconnaître les espèces lors des comptages de matériel fixé au lugol. Nous avons tenté de séparer les différentes formes en nous basant sur le nombre de flagelles et sur la taille des organismes. Ces critères n'ont cependant pas permis la différenciation rigoureuse des formes de taille identique lorsque les fouets n'étaient pas toujours bien visibles. Nous les avons regroupées sous la même rubrique (*Chromulina* + *Ochromonas*).

Les unités systématiques ainsi définies se distribuent dans le temps et dans l'espace selon le même schéma général, chaque année. Entre le dégel et le gel, elles se succèdent rapidement de la façon suivante :

— *Chromulina* sp. + *Ochromonas* sp. ($4-5 \mu$) au dégel — *Ochromonas* sp. + *Chromulina* sp. ($7-10 \mu$) et *Dinobryon cylindricum* — *Erkenia subaequiciliata* — *Pseudokephyrion* sp. et *Chromulina* (cf. *minima*) — *Chromulina* (cf. *glacialis*) et *Ochromonas* (cf. *elegans*) en automne.

Dans leur majorité, ces espèces semblent trouver les conditions de développement optimales en zone profonde entre 10 et 18 m. *Chro-*

mulina (cf. *minima*) et *Pseudokephyrion* sp. sont plus abondants près de la surface (0 - 8 m).

* *Diatomées* (fig. 20).

Les Diatomées sont essentiellement représentées dans le plancton du Port-Bielh par deux *Cyclotella* (*C. stelligera* et *C. comta*). *Synedra nana* ne forme jamais de populations abondantes (5 000 cellules/litre au maximum). Quelques formes benthiques (*Achnanthes minutissima* var. *cryptocephala*, *Navicula* sp., *Cymbella* sp., *Eunotia arcus*) apparaissent de façon irrégulière dans les prélèvements de 12 à 18 m.

Cyclotella stelligera et *C. comta* se développent simultanément dans le plancton de surface (0 - 12 m). L'optimum se situe au début du mois d'août en 1968, du mois de septembre en 1967 et coïncide chaque année avec la chute du peuplement phytoplanctonique et avec les températures maximales de l'eau.

* *Cryptomonadines* (fig. 21).

Cet ordre forme, avec les Chryomonadines, l'élément dominant du phytoplancton. Deux espèces de *Cryptomonas* peuplent la zone pélagique. *C. marssonii* a été trouvé dans tous les prélèvements à partir du mois de juillet, avec une densité optimale au mois de septembre. *C. ovata* se développe seulement dans la zone profonde où il forme des populations relativement abondantes entre 12 et 18 m au mois d'août.

Chroomonas minuta est une forme constante du phytoplancton. Nous l'avons trouvé en quantité souvent importante (10^5 à 10^6 cellules/litre) à partir de 12 m de profondeur entre juillet et octobre avec un maximum en juillet (1968) ou en août (1967 et 1970). Un autre *Chroomonas* apparaît de façon très éphémère dans la zone profonde au moment du dégel. Nous ne l'avons récolté en grande quantité (10^6 cellules/litre) que le 29-6-1967 à 16 m alors que le lac était encore partiellement gelé.

Katablepharis ovalis est présent dans tous les prélèvements d'été avec une densité optimale (2.10^5 à 3.10^5 cellules/litre) entre 12 m et 18 m au mois d'août.

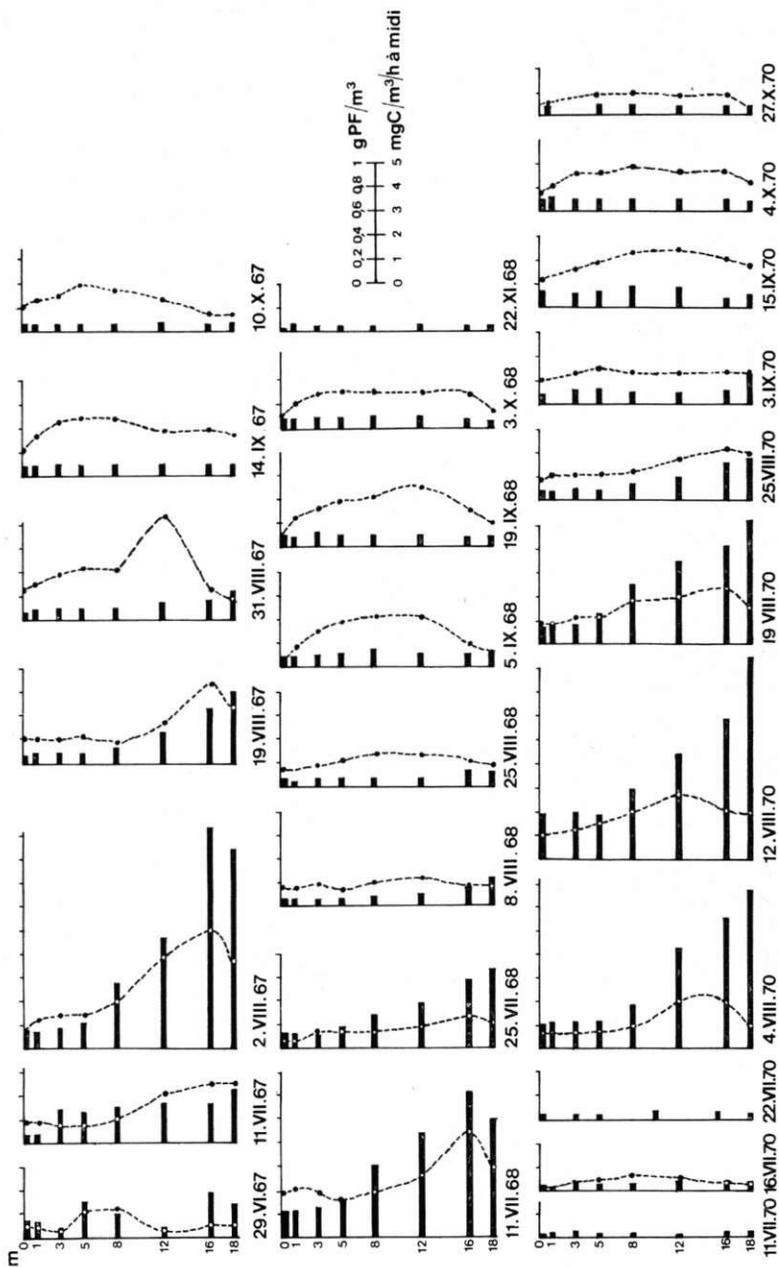
* *Péridiniens*.

Ils sont pratiquement absents du phytoplancton du lac de Port-Bielh. Quelques exemplaires du genre *Gymnodinium* (2 000 ind./l au maximum) ont été dénombrés dans des prélèvements du début du mois de juillet.

3. PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE

Le taux d'accroissement de la biomasse phytoplanctonique et l'évolution du pH et de l' O_2 dissous reflètent l'existence d'une activité photosynthétique dans toute la masse d'eau au cours de

FIG. 22. — Profils verticaux des biomasses de phytoplancton (histogrammes) et des taux d'assimilation photosynthétiques en $\text{mg C/m}^3/\text{h}$ à midi (courbes) au lac de Port-Beilh, en été.



l'été. Ces paramètres globaux n'ont cependant qu'une valeur indicatrice dans la mesure où ils peuvent être influencés par d'autres composantes du milieu (nutrition du zooplancton, circulation des eaux à l'isothermie). Des mesures directes du taux de photosynthèse des algues phytoplanctoniques ont été effectuées avec la technique du ^{14}C . Les résultats de 23 séries de mesures réalisées au cours de l'été en 1967, 1968 et 1970 ont été représentés sous forme de courbes dans la *fig. 22*. Elles indiquent, pour chaque date de mesure, l'importance du taux de photosynthèse (exprimé en mg de carbone assimilé/m³ d'eau/heure au milieu de la journée solaire) aux diverses profondeurs. La valeur de la biomasse algale a également été figurée.

3.1. Variations en fonction de la profondeur.

Il existe un parallélisme assez net entre la distribution des algues phytoplanctoniques en profondeur et les courbes de productivité. Ces dernières traduisent des taux de photosynthèse relativement faibles près de la surface, plus élevés en profondeur (12 à 16 m), dans la zone à fortes biomasses de phytoplancton. Durant la période de stratification thermique, plus de 50 % du carbone assimilé entre 0 et 18 m provient de la photosynthèse du phytoplancton des cinq derniers mètres.

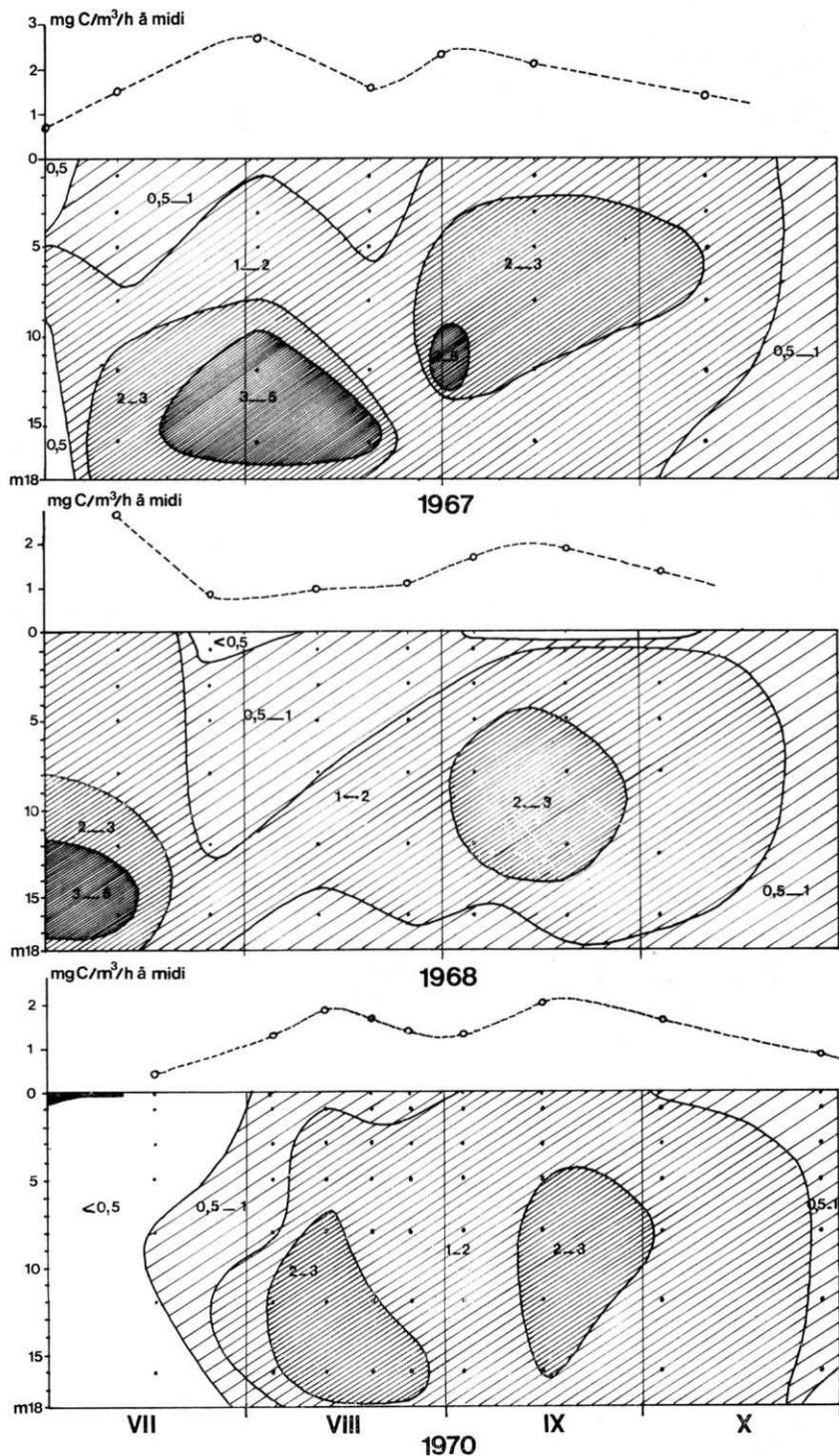
Les courbes obtenues au moment de l'isothermie automnale correspondent à une répartition qualitative et quantitative du phytoplancton relativement homogène. Elles se caractérisent par l'existence d'un maximum peu distinct situé entre 5 et 12 m selon les dates de mesure et sont comparables aux courbes de type II (lacs oligotrophes) décrites par FINDENEGG (1964).

L'assimilation de carbone par photosynthèse est très réduite en hiver et n'est décelable que dans les deux premiers mètres immédiatement sous la surface de la glace. Elle est d'autant plus faible que l'épaisseur de la couverture hivernale est forte (0,162 mg C/m³/h à midi sous la glace le 30-1-1969; 0,018 mg C/m³/h à midi sous la glace le 17-4-1969). Au-delà d'une profondeur de 5 m, l'assimilation de ^{14}C dans les flacons opaques est toujours identique à celle des flacons transparents.

3.2. Variations saisonnières.

L'intégration des courbes de productivité permet d'évaluer le taux de photosynthèse moyen (mg C/m³/h à midi) entre 0 et 18 m de profondeur pour chaque série d'expériences. Les résultats ont été représentés dans la *fig. 23*. Un diagramme retraçant l'évolution de la productivité estivale dans le temps et dans l'espace permet une comparaison directe avec les autres variables.

Fig. 23. — Assimilation photosynthétique ($\text{mg C/m}^3/\text{h}$ à midi) aux diverses profondeurs du lac de Port-Bielh, en été, et évolution du taux d'assimilation moyen entre 0 m et 18 m (courbes en pointillés).



Entre le mois de janvier et le mois de juin, la photosynthèse est pratiquement négligeable et limitée à la couche superficielle du lac. On peut estimer que la productivité moyenne est généralement inférieure à $1 \mu\text{g C/m}^3/\text{h}$ à midi dès que la couche de glace et de neige dépasse une épaisseur d'un mètre.

L'augmentation de l'éclairement à la fin de la période de gel entraîne une reprise rapide de la photosynthèse. Deux maxima distincts ont été observés chaque année pendant la période de dégel. Le premier correspond aux fortes biomasses algales qui se développent dans le lac au cours du premier mois qui suit le dégel. Le second se situe au mois de septembre et coïncide avec le début de l'isothermie d'automne. La fin de la période de stratification d'été est caractérisée par la diminution du taux de photosynthèse et de la biomasse phytoplanctonique. Cette évolution traduit vraisemblablement l'épuisement du milieu en un ou plusieurs éléments nutritifs. Contrairement à ce qui se passe au début de l'été, le pic de photosynthèse automnal ne s'accompagne jamais d'un accroissement notable de la biomasse algale.

3.3. Variations journalières.

Leur mise en évidence résulte d'expériences successives, de courte durée (3 à 5 h) réalisées entre le lever et le coucher du soleil. La fig. 24 illustre l'évolution de l'ensoleillement et de la quantité moyenne de carbone assimilé pendant chaque expérience ($\text{mg C/m}^3/\text{h}$) aux diverses profondeurs. Les trois séries de courbes correspondent à des conditions différentes :

— stratification thermique avec augmentation de la biomasse algale en fonction de la profondeur; mesures effectuées un jour sans nuage (4-8-1971) et un jour avec brouillard l'après-midi (12-8-1970);

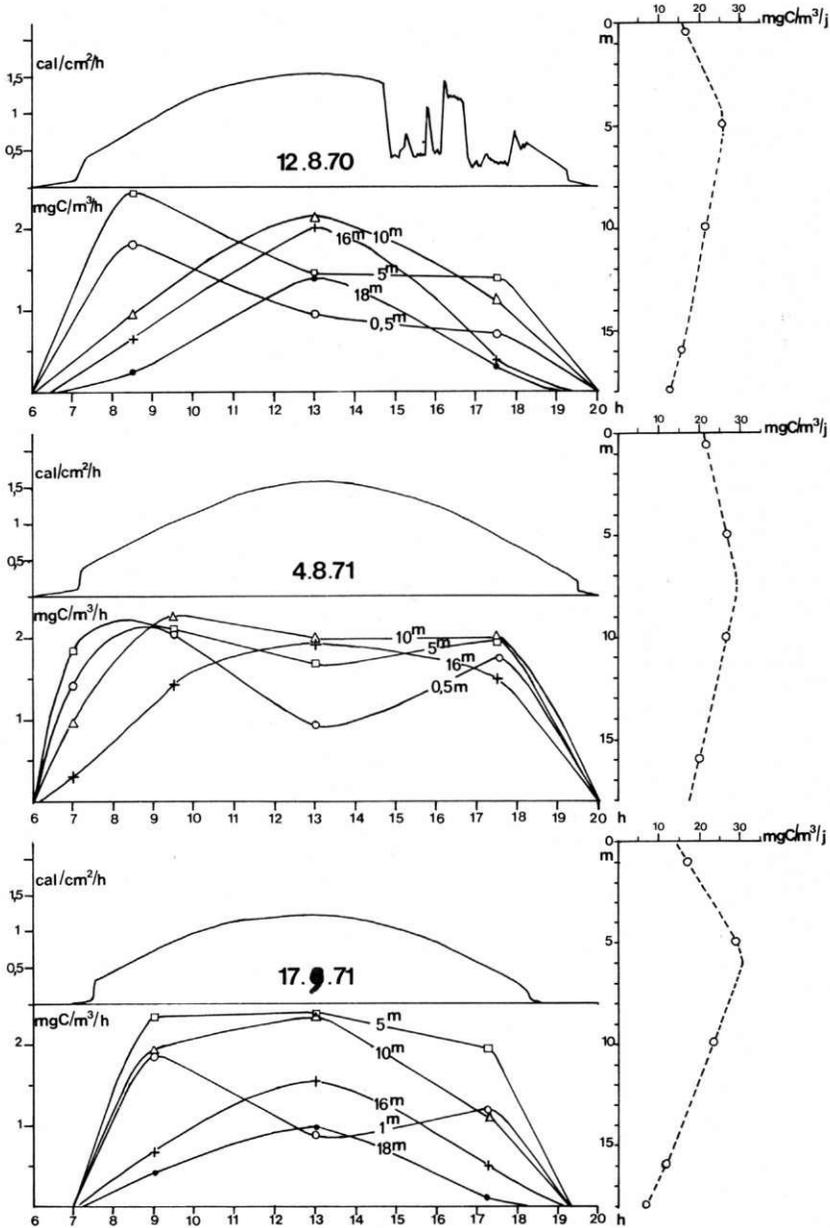
— isothermie d'automne avec répartition homogène du phytoplancton à toutes les profondeurs (17-9-1971).

Trois caractères généraux apparaissent à la lecture de ces courbes :

1° Dans tous les cas, le taux de photosynthèse diminue au milieu de la journée et ceci d'autant plus que l'intensité des radiations solaires est forte. Ce phénomène d'inhibition par la lumière est perceptible jusqu'à 10 m de profondeur au mois d'août; seule la courbe de 1 m présente cette dépression le 17-9-1971. A 16 m, les taux de photosynthèse sont pratiquement proportionnels à l'intensité des radiations solaires.

2° Toutes les courbes présentent une dissymétrie par rapport au midi solaire. A l'exception des courbes du 12-7-1971 où cette dissymétrie résulte de la formation de nuages en fin de journée,

FIG. 24. — Variations journalières de l'assimilation photosynthétique à diverses profondeurs du lac de Port-Bielh. Les courbes d'ensoleillement correspondant aux journées de mesure sont reproduites. Les profils verticaux représentent la productivité journalière aux différentes profondeurs.



on observe, pour une énergie radiante identique, des taux d'assimilation plus élevés aux premières heures de la journée qu'en fin d'après-midi. Ce résultat est en accord avec les observations de OHLE (1958), DOTY et OGURI (1959), VOLLENWEIDER et NAUWERCK (1961).

3° La surface délimitée par les courbes représente la productivité journalière aux profondeurs correspondantes. Les profils verticaux ainsi obtenus (*fig. 24*) diffèrent sensiblement de ceux qui décrivent les résultats des expériences réalisées entre 11 h et 15 h. L'optimum apparaît entre 5 et 10 m de profondeur : c'est la zone où le taux de photosynthèse reste relativement élevé pendant la plus grande partie de la journée solaire. En période de stratification thermique, les différences entre la distribution verticale de la biomasse et les profils de productivité journalière méritent d'être soulignées.

3.4. Assimilation de carbone à l'obscurité.

Pendant la période de dégel, l'assimilation de carbone dans les flacons opaques représente presque toujours un faible pourcentage (1 à 4 %) de l'assimilation photosynthétique. Ces valeurs sont très semblables à celles qu'indique STEEMANN-NIELSEN (1960 a) pour la mer.

La fixation de carbone à l'obscurité varie en fonction de la profondeur de manière sensiblement identique à la photosynthèse. Pour l'ensemble des mesures (*fig. 25*), les valeurs moyennes aux différentes profondeurs varient peu jusqu'à 12 m (18 à 26 $\mu\text{g C/m}^3/\text{h}$ soit 1 à 2 % de la photosynthèse). Par contre, un maximum très net (62 $\mu\text{g C/m}^3/\text{h}$ soit 3,5 % de la photosynthèse) apparaît entre 16 et 18 m. Dans cette zone, l'assimilation obscure a atteint 0,12 mg C/m³/h (19-9-1967 à 16 m) à 0,19 mg C/m³/h (5-9-1968 à 18 m) soit respectivement 3,5 % et 23 % de l'assimilation à la lumière.

L'assimilation du carbone à l'obscurité évolue au cours de l'été (*fig. 26*) : un maximum apparaît dans la deuxième quinzaine du mois d'août (1967 et 1970) ou au début du mois de septembre (1968). Ces valeurs, deux à trois fois supérieures à la moyenne d'été, correspondent à la période où la température du lac est la plus élevée. En 1967 et 1970, elles coïncident avec la diminution de la biomasse et du taux de photosynthèse du phytoplancton. En 1968, l'optimum a été noté au début de l'automne, deux mois après le pic de biomasse. Le faible éclaircissement en hiver et, par conséquence, la baisse du taux de photosynthèse augmente l'importance relative de l'assimilation de carbone à l'obscurité. Au-delà d'une profondeur de 5 m, l'activité des flacons opaques est égale ou par-

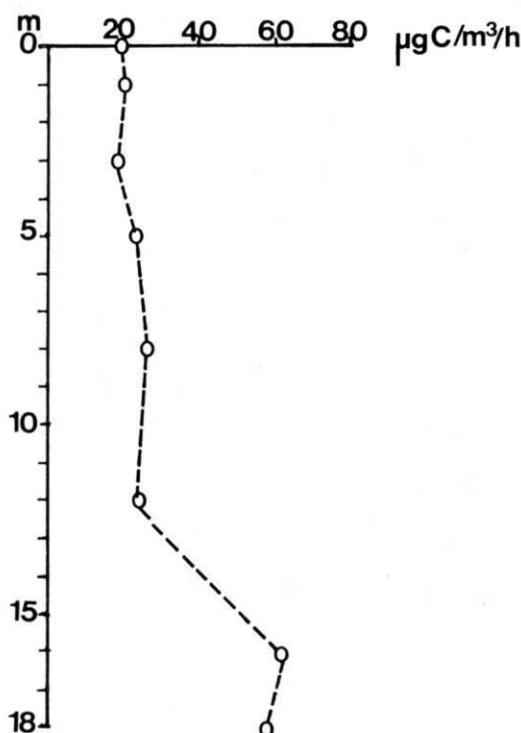


FIG. 25. — Assimilation de carbone à l'obscurité aux différentes profondeurs du lac de Port-Bielh, en été (moyenne des valeurs mesurées de 1967 à 1971).

fois légèrement supérieure à celle des flacons transparents. Les valeurs restent cependant toujours faibles et inférieures à $10 \mu\text{g C}/\text{m}^3/\text{h}$ sauf au contact du fond où, corrélativement à la présence des bactéries anaérobies, elles dépassent en général $0,2 \text{ mg C}/\text{m}^3/\text{h}$. Le 20-2-1970 nous avons mesuré une assimilation de $0,79 \text{ mg C}/\text{m}^3/\text{h}$ à 18 m; le 30-4-1969 elle atteignait $2,30 \text{ mg C}/\text{m}^3/\text{h}$ à la même profondeur.

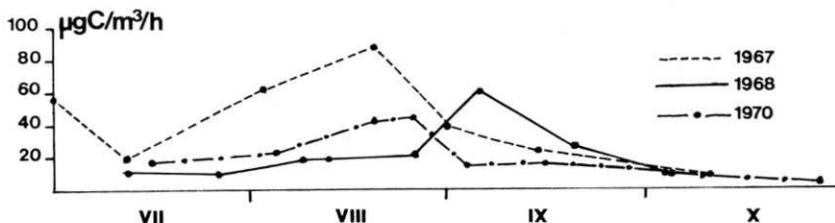


FIG. 26. — Variations de l'assimilation de carbone à l'obscurité au cours de l'été (moyenne entre 0 m et 18 m) dans le lac de Port-Bielh.

Les travaux de ROMANENKO (1964) et de SOROKIN (1965) montrent que, dans les eaux normalement oxygénées, il existe une relation entre l'assimilation de carbone à l'obscurité et la production bactérienne. On peut admettre que les bactéries hétérotrophes assimilent en moyenne 6 % du carbone nécessaire à leur biosynthèse à partir du CO₂ de l'eau (SOROKIN et KADOTA 1972). Toutefois, pendant la période de dégel, les algues peuvent également jouer un rôle dans les processus d'hétérotrophie (TILZER 1972 a et b, HOBIE et WRIGHT 1965). Dans le lac de Port-Bielh, les valeurs optimales d'assimilation obscure correspondent assez bien au développement du flagellé incolore *Katablepharis ovalis* en 1967 et 1970. Pour ces deux années, on pourrait admettre que le pic de phytoplancton entraîne une augmentation de substances dissoutes qui seraient utilisées par les organismes hétérotrophes (bactéries et flagellés incolores) et par les algues.

Dans les eaux faiblement oxygénées, tous les groupes intermédiaires entre les hétérotrophes vrais et les chimioautotrophes peuvent coexister. La quantité de CO₂ utilisée varie selon les groupes entre 6 % et 100 % du carbone total mis en jeu dans les processus de biosynthèse. Les valeurs d'assimilation, mesurées en profondeur en hiver, sont de ce fait difficiles à interpréter. En outre, il faut noter l'influence possible de phénomènes purement chimiques lors du transvasement dans les flacons d'expériences : l'aération de l'eau, normalement dépourvue en O₂ dissous peut entraîner la précipitation d'hydroxyde ferrique. Celui-ci peut alors former des complexes adsorbants qui fixent une part du ¹⁴C ajouté.

III. — GOURGUET, GOURG NÈRE MOYEN ET GOURG NÈRE INFÉRIEUR

Ces trois lacs peu profonds (3,5 à 5 m) et de faible superficie (0,6 à 2,5 hectares) diffèrent du lac de Port-Bielh par des températures sensiblement plus élevées en été et par l'absence de stratification thermique. Leurs caractéristiques morphométriques et physico-chimiques ont été définies dans la première partie de ce travail (CAPBLANCQ et LAVILLE 1969). Rappelons que dans ces lacs, la minéralisation de l'eau augmente du dégel à l'automne, entre une période de renouvellement total par l'eau de fonte des neiges et une période de basses eaux due à la pauvreté de l'alimentation

1. COMPOSITION ET ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DU PHYTOPLANCTON

Le tableau VI et les fig. 27 à 29 résument les résultats des prélèvements effectués entre le 30 juin et le 3 octobre 1968.

TABLEAU VI. — Liste des espèces du phytoplancton des petits lacs du vallon de Port-Bielh (les formes abondantes ont été indiquées par deux croix). G : Gourguet; GNI : Gourg Nère Inférieur; GNM : Gourg Nère Moyen.

	GNI	GNM	G
Cyanophycées			
— <i>Microcystis aeruginosa</i> Kuetzing	+	+	+
— <i>Aphanocapsa elachista</i> W. et G.S. West	+	+	+
— <i>Aphanothece castagnei</i> (Breb.) Rabenhorst	+		
— <i>Chroococcus minutus</i> (Kuetz) Naegeli	+	+	
— <i>Chroococcus turgidus</i> (Kuetz) Naegeli	+	+	
— <i>Chroococcus tenax</i> (Kirchn.) Hieron	+		
— <i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Naegeli	+		
— <i>Gloeocapsa</i> sp.	+	+	
— <i>Oscillatoria tenuis</i> Agardh		+	+
Chlorophycées			
— <i>Chlamydomonas</i> spp.	++	++	+
— μ algae (<i>Chlorella</i> sp.)	++	++	++
— <i>Sphaerocystis schroeteri</i> Chodat	++	+	+
— <i>Pediastrum boryanum</i> var. <i>rugulosum</i> G.S. West	+	+	+
— <i>Pediastrum boryanum</i> var. <i>longicorne</i> Al Braun			+
— <i>Oocystis pusilla</i> Hansgirg	++	+	+
— <i>Oocystis elliptica</i> W. West	+		
— <i>Oocystis submarina</i> Lagerheim	++		
— <i>Oocystis solitaria</i> Wittrock	+		
— <i>Scenedesmus ovalternus</i> Chodat	+		
— <i>Scenedesmus brasiliensis</i> Bohlin	++	+	
— <i>Scenedesmus serratus</i> (Corda) Bohlin	+		
— <i>Scenedesmus</i> cf. <i>acutiformis</i> Schröder			+
— <i>Dictyosphaerium pulchellum</i> var. <i>minutum</i> Deflandre	++	++	
— <i>Crucigenia rectangularis</i> var. <i>irregularis</i> (Wille) Brunnthaler	++	+	+
— <i>Coelastrum proboscideum</i> Bohlin	+		+
— <i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs	++	+	
— <i>Ankistrodesmus convolutus</i> Corda	++		
— <i>Ankistrodesmus</i> cf. <i>setigerus</i> Schöder G.S. West			++
— <i>Gonatozygon monotaenium</i> de Barry	+	+	
— <i>Cosmarium angulosum</i> Brébisson	+		
— <i>Cosmarium botrytis</i> Meneghini	+		
— <i>Cosmarium tetraophthalmum</i> Brébisson	+		
— <i>Cosmarium anceps</i> Lund		+	
— <i>Euastrum verrucosum</i> Ehrenberg	+		+
— <i>Staurastrum alternans</i> Brébisson		+	
— <i>Staurastrum gracile</i> Ralfs		+	
— <i>Staurastrum teliferum</i> Ralfs			+
— <i>Oedogonium</i> sp.		+	
— <i>Ulothrix</i> sp.	+		
— <i>Mougeotia</i> sp.		+	+

	GNI	GNM	G
Chrysophycées			
— <i>Chromulina</i> cf. <i>minima</i> Doflein	++	++	++
— <i>Chromulina</i> cf. <i>glacialis</i> Skuja		+	++
— <i>Chromulina</i> spp.	++	++	++
— <i>Mallomonas tenuis</i> Conrad			+
— <i>Mallomonas</i> sp.		+	++
— <i>Synura</i> sp.	+	+	
— <i>Ochromonas</i> cf. <i>elegans</i> Doflein	++	++	
— <i>Ochromonas</i> spp.	++	++	++
— <i>Erkenia subaequiciliata</i> Skuja	++	++	++
— <i>Pseudokephyrion</i> sp.	++	++	
— <i>Bitrichia</i> (= <i>Diceras</i>) <i>chodati</i> Reverdin	++	+	
Cryptophycées			
— <i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja	++	++	++
— <i>Katablepharis ovalis</i> Skuja	++	++	+
Diatomées			
— <i>Cyclotella comta</i> (Ehrb.) Kuetzing	++	++	
— <i>Cyclotella stelligera</i> (Cleve et Grun.) van Heurck	++	+	
— <i>Diatoma hiemale</i> (Lyngbye) Heiberg	+	+	++
— <i>Fragillaria pinnata</i> Ehrenberg		+	+
— <i>Fragillaria construens</i> (Ehrb) Grunw			+
— <i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehrenberg	+	+	
— <i>Cymbella gracilis</i> (Ehrb) Kuetzing	++	+	+
— <i>Cymbella ventricosa</i> Kuetzing	+	+	+
— <i>Navicula radiosa</i> Kuetzing	+	+	+
— <i>Navicula cryptocephala</i> Kuetzing		+	
— <i>Achnanthes minutissima</i> Kuetzing	+	+	+
— <i>Eunotia arcus</i> Ehrenberg	+	+	
— <i>Surirella linearis</i> W. Smith			+
— <i>Meridion circulare</i> var. <i>constricta</i> (Ralfs) van Heurck	+		+
Péridiniens			
— <i>Gymnodinium</i> sp.	++	+	++
— <i>Peridium pigmaeum</i> Lindemann	+		
— <i>Ceratium hirundinella</i> var. <i>austriacum</i> (Zederb.) Bachmann	+		

Le peuplement de tous ces lacs est, comme celui du lac de Port-Bielh, dominé par les formes nannoplanctoniques. Ces dernières forment la totalité de la biomasse dans le lac du Gourguet. Dans les Gours Nère, les prélèvements effectués au filet fin ont révélé la présence d'espèces de plus grande taille. Parmi elles, *Sphaerocystis schroeteri*, *Crucigenia rectangularis* et *Ceratium hirundinella* atteignent des densités élevées au Gourg Nère Inférieur II.

La proportion importante de formes tychoplanctoniques caractérise le phytoplancton de ces lacs. La majorité des espèces de Diatomées et près de la moitié des espèces de Chlorophycées énumérées dans le tableau VI sont des formes benthiques. Elles peuvent représenter parfois une part non négligeable de la biomasse algale, notamment après une période de vent et d'orage.

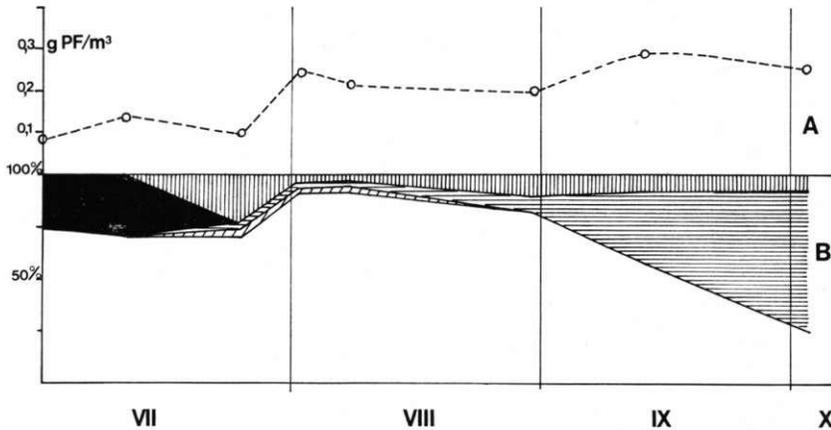


FIG. 27. — Évolution de la biomasse de phytoplancton du Gourguet (été 1968). A : g de poids frais/m³; B : importance relative (% biomasse totale) des divers groupes. Symboles : voir fig. 15.

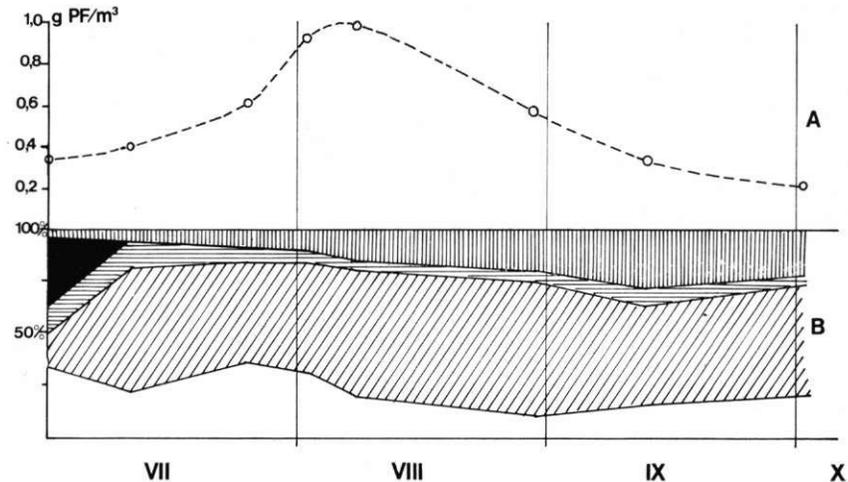


FIG. 28. — Évolution de la biomasse de phytoplancton du Gour Nère Inférieur (été 1968).

A : g de poids frais/m³; B : importance relative (% biomasse totale) des divers groupes. Symboles : voir fig. 15.

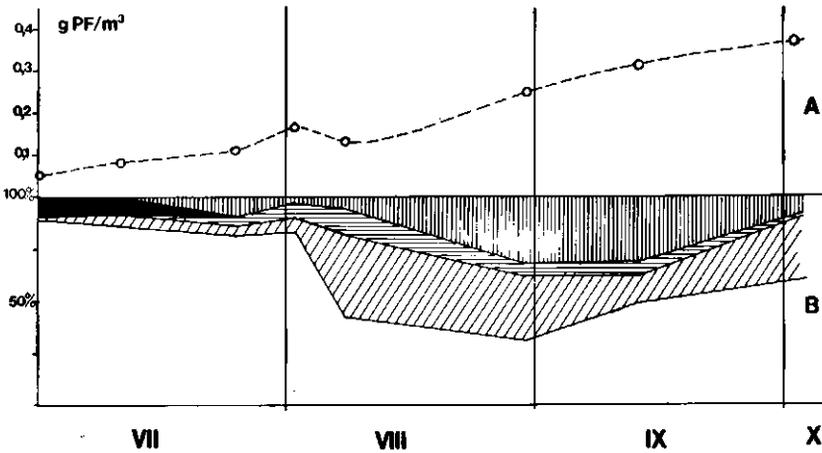


FIG. 29. — Évolution de la biomasse de phytoplancton du Gourg Nère Moyen (été 1968).
A : g de poids frais/m³; B : importance relative (% biomasse totale) des divers groupes. Symboles : voir fig. 15.

La diversité spécifique augmente progressivement entre le lac du Gourguet et le Gourg Nère Inférieur II. Nous n'avons trouvé qu'une dizaine d'espèces dominantes dans le lac du Gourguet; plus de 20 espèces sont numériquement abondantes dans le Gourg Nère Inférieur II (tableau VI).

Il n'existe pratiquement aucune variation de densité du phytoplancton en fonction de la profondeur. Dans ces lacs peu profonds et constamment homothermes, le brassage de l'eau par le vent entraîne une homogénéisation du peuplement algal. La biomasse algale en surface atteint, en moyenne, 90 % de celle de la zone profonde. Cette différence est essentiellement le fait des formes mobiles (*Cryptomonas*, *Chrysomonadines*) qui, par temps calme, tendent à se concentrer dans la zone la plus profonde. Ainsi, le 1-8-1968, la biomasse de ces deux groupes était 2,1 fois plus élevée à 3 m de profondeur qu'en surface au Gourg Nère Inférieur II alors qu'elle était identique pour les Chlorophycées et les Diatomées.

Une succession comparable à celle rencontrée dans le lac de Port-Bielh (Péridiniens et *Chrysomonadines* au dégel — *Cryptomonadines* et Diatomées en été — Chlorophycées en automne) apparaît plus ou moins nettement dans ces lacs. Cependant, la composition et l'évolution saisonnière du peuplement algal varient d'un lac à l'autre.

* *Gourguet* (fig. 27).

Le phytoplancton de ce lac, le plus froid et le moins minéralisé de la série, est dominé tout l'été par les *Chrysomonadines* (*Chro-*

mulina spp., *Ochromonas* spp., *Erkenia subaequiciliata*, *Mallomonas* sp.) qui forment 70 à 90 % de la biomasse. Les Cryptomonadines (*Cryptomonas marssonii*) se développent en automne : elles représentaient 70 % du volume algal le 2-10-1968. Les Chlorophycées et les Péridiniens, peu abondants, constituent rarement plus de 10 % de la biomasse. Les Diatomées ne sont représentées que par quelques formes benthiques (*Diatoma hiemale* notamment); les espèces du genre *Cyclotella* qui peuplent tous les autres lacs, n'ont jamais été récoltées dans le Gourguet.

La biomasse du phytoplancton varie peu au cours de l'été. Un peu plus faible au mois de juillet (100 à 135 mg/m³), elle se maintient à des valeurs relativement constantes en août et septembre (200 à 300 mg/m³).

* *Gourg Nère Inférieur II* (fig. 28).

Le volume de ce lac est quatre fois plus faible que celui du Gourguet. Il ne possède pas d'autre source d'alimentation que l'eau de fonte des neiges. Ces conditions se traduisent par des températures estivales et une minéralisation plus élevées que celles des autres lacs du vallon de Port-Bielh (CAPBLANCO et LAVILLE 1969).

Le phytoplancton ne présente que peu d'analogies avec celui du lac du Gourguet. L'abondance relative des Chrysomonadines et des Cryptomonadines est réduite par rapport à celle des Chlorophycées et des Diatomées. Ces dernières dominent, les deux *Cyclotella* (*C. comta* et *C. stelligera*) formant 50 % à 65 % de la biomasse algale alors qu'elles sont absentes au Gourguet.

Les Chlorophycées sont, avec les Chrysomonadines, le groupe le plus diversifié. Parmi les espèces numériquement bien représentées dans le phytoplancton du Gourg Nère Inférieur II (tableau VI) seuls *Crucigenia rectangularis* et *Sphaerocystis schroeteri* ont été retrouvées, en faibles quantités, dans les relevés de la fin du mois de septembre au lac du Gourguet. *C. rectangularis* abonde pendant tout l'été dans le Gourg Nère Inférieur II où il constitue, du fait de la taille relativement grande des colonies, 90 % de la biomasse des Chlorophycées au mois d'août (55.10³ colonies/litre le 7-8-1968). En septembre, nous avons noté le développement de formes rares ou absentes dans le Gourguet : *Ankistrodesmus falcatus*, *Oocystis* spp., *Scenedesmus* spp. et *Dictyosphaerium pulchellum* var. *minutum* (4.10⁶ à 10⁷ colonies/litre le 12-9-1968 et le 2-10-1968).

Trois Chrysomonadines abondantes dans le Gourg Nère Inférieur II (*Pseudokephyrion* sp., *Ochromonas* (cf. *elegans*) et *Bitrichia chodati*) n'ont jamais été trouvées dans le lac du Gourguet. Dans leur majorité, les espèces de ce groupe présentent un optimum en juillet et au début du mois d'août. *Bitrichia chodati* n'apparaît que

dans les prélèvements de septembre (25.10³ à 30.10³ cellules/litre le 12-9 et le 2-10-1968). Nous n'avons jamais trouvé de *Mallomonas sp.* dans le Gourg Nère Inférieur II; *Chromulina (cf. glacialis)*, abondant tout l'été dans le Gourguet, est également absent.

Les Péridiniens, et essentiellement le genre *Gymnodinium*, apparaissent immédiatement après le dégel comme dans les autres lacs du vallon de Port-Bielh. Toutefois, le Gourg Nère Inférieur II est le seul lac où les prélèvements réalisés au filet fin ont révélé la présence de *Ceratium hirundinella var. austriacum*.

Relativement élevée, la biomasse de phytoplancton présente un maximum très net au début du mois d'août (0,91 et 0,98 g/m³ le 1-8 et le 7-8-1968). Elle atteint à cette période des valeurs équivalentes à celles rencontrées dans la zone profonde du lac de Port-Bielh, au moment du maximum estival.

* *Gourg Nère Moyen (fig. 29)*.

Le peuplement de ce lac se caractérise par la succession de deux périodes distinctes. Pendant tout le mois de juillet, le lac est alimenté par le déversoir du Gourg Nère Supérieur; par suite de son faible volume (12 540 m³), son eau est renouvelée très rapidement. Pendant toute cette période, la biomasse algale reste faible (100 à 150 mg/m³); elle est quasi exclusivement composée de Chrysomonadines (*Chromulina spp.*, *Ochromonas spp.*, *Pseudokephyrion sp.*). La diminution du débit du déversoir au mois d'août et son assèchement en septembre se traduisent par le développement des populations de *Cyclotella comta*, *Ochromonas (cf. elegans)* et *Dictyosphaerium pulchellum var. minutum*, formes dominantes dans le phytoplancton du Gourg Nère Inférieur II en automne. Le 12-9-1968 et le 2-10-1968, ces trois espèces formaient 75 % de la biomasse algale, alors trois fois plus élevée qu'au mois de juillet (315 et 375 mg/m³).

2. PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE

Les résultats de 31 séries de mesures effectuées dans ces trois lacs apparaissent dans le tableau VII.

Dans le Gourg Nère Inférieur II, les valeurs du taux de photosynthèse restent à peu près constantes pendant tout l'été : de l'ordre de 3 à 4 mg C/m³/h à midi. Un maximum, peu prononcé, apparaît en 1967 et en 1968 au début du mois d'août. Dans les deux autres lacs, le taux de photosynthèse augmente progressivement au cours de l'été et atteint, en septembre, les plus fortes valeurs jamais mesurées sur l'ensemble des lacs du vallon (6,16 à 7,65 mg C/m³/h à midi).

D'une manière générale, les taux de photosynthèse sont légèrement plus élevés près du fond. La productivité moyenne, calculée

TABLEAU VII. — Taux de photosynthèse (mg C/m³/h à midi) dans les petits lacs du vallon de Port-Biel.

	18-7-67	1-8-67	18-8-67	31-8-67	7-9-67	10-7-68	24-7-68	1-8-68	7-8-68	19-8-68	29-8-68	12-9-68	2-10-68
Gourg Nère Inférieur	2,80	5,21	3,57	3,46	3,44	3,83	2,11	3,22	4,32	4,10	3,75	4,16	2,24
Gourg Nère Moyen	1,49	2,00				0,50	0,74	1,49	1,27	3,24	7,65	6,54	3,03
Gourgnet						1,51	1,61	3,25	4,13	4,15	6,16	6,43	3,67

à chaque profondeur et exprimée en % de la valeur optimale donne les résultats suivants :

— Gourguet :

3,50 m = 100 % ; 1,50 m = 96,4 % ; 0 m = 78,5 % ;

— Gourg Nère Moyen :

2,70 m = 100 % ; 1 m = 95,2 % ; 0 m = 80 % ;

— Gourg Nère Inférieur II :

3,50 m = 100 % ; 1,50 m = 85,2 % ; 0 m = 72,5 % .

En fait, les valeurs sont fréquemment identiques à toutes les profondeurs et les taux optima sont parfois mesurés à 1,50 m.

3. COMPARAISON AVEC LE LAC DE PORT-BIELH

La quantité moyenne de phytoplancton est à peu près semblable dans les lacs de Port-Bielh, du Gourguet et dans le Gourg Nère Moyen (tableau VIII). Le Gourg Nère Inférieur II, le plus chaud et le plus minéralisé de la série, abrite par contre un peuplement plus riche et plus diversifié. L'abondance relative des Diatomées et des Chlorophycées distingue nettement les deux Gourgs Nère du lac de Port-Bielh dont le peuplement se rapproche davantage de celui du lac du Gourguet. Quelques espèces (*Sphaerocystis schroeteri*, *Chromulina* (cf. *minima*), *Erkenia subaequiciliata*, *Cryptomonas marssonii*) présentent un taux de développement identique dans tous les lacs. Inversement, beaucoup d'espèces n'abondent que dans un ou deux lacs (*Crucigenia rectangularis* (GNI), *Dictyosphaerium pulchellum* (GNI et GNM), *Bitrichia chodati* (GNI), *Malomonas* sp. (G), *Dinobryon cylindricum* (PB), *Cryptomonas ovata* (PB), *Chroomonas minuta* (PB)) et sont rares ou absentes dans les autres.

Les taux de photosynthèse sont nettement plus élevés dans les petits lacs que dans le lac de Port-Bielh (tableau VIII). Cette diffé-

TABLEAU VIII. — Comparaison de la biomasse (mg de Poids frais/m³) et du taux de photosynthèse (mg C/m³/h à midi) moyens dans la zone pélagique des lacs du vallon de Port-Bielh, en été.

	Port-Bielh		Gourguet	Gourg Nère Moyen	Gourg Nère Inférieur
	0-18 m	0-5 m	0-3,50 m	0-3 m	0-3,50 m
B (mg de Poids frais/m ³)	220	120	206	225	575
P (mg C/m ³ /h à midi)	1,50	1,08	4,60	3,06	3,45

rence est encore plus apparente si on compare ces lacs à la zone superficielle du lac de Port-Bielh (0 - 5 m). Pour une même quantité d'énergie lumineuse, la productivité est donc beaucoup plus forte dans les lacs peu profonds. Les données du tableau VIII montrent, par ailleurs, que la biomasse algale n'est pas une fonction directe de la productivité.

IV. — RELATIONS ENTRE LE PHYTOPLANCTON, SA PRODUCTIVITÉ ET LES COMPOSANTES DU MILIEU

Les facteurs de milieu généralement considérés comme responsables de l'évolution saisonnière et de la distribution verticale du peuplement phytoplanctonique peuvent être classés en facteurs physiques (hydrographie, température, lumière), chimiques (éléments minéraux et organiques dissous) et biotiques (compétition spécifique, prédation par le zooplancton). Cette classification est en fait très artificielle.

Les travaux de RUTNER (1937), RODHE (1948) et de FINDENEGG (1943) ont abouti à un schéma général suivant lequel l'action simultanée de la lumière et de la température permet d'interpréter la succession des espèces dans l'espace et dans le temps. Mais, en été, des gradients verticaux de température et d'éclairement coexistent dans un lac; il est rarement possible de distinguer le facteur principal de la distribution et de la productivité du phytoplancton suivant la profondeur. Cependant, si la lumière et la température influencent de concert le taux de division d'*Asterionella formosa*, l'un ou l'autre de ces facteurs devient prépondérant selon la saison et la profondeur (LUND 1949). De nombreux exemples indiquent par ailleurs que les composantes chimiques peuvent modifier la réponse des algues à ces deux facteurs. L'équilibre est souvent fragile : des cultures d'algues peuvent survivre plusieurs mois dans des milieux appauvris en sels nutritifs si l'éclairement et la température, qui agissent sur le taux de photosynthèse et par conséquent sur le taux d'utilisation des sels nutritifs, demeurent faibles (LUND 1965). Dans ces cultures, toute augmentation de l'éclairement ou de la température épuise le milieu et entraîne la disparition des algues.

Ainsi, un complexe de facteurs, agissant en étroite interaction, détermine-t-il le cycle saisonnier du phytoplancton. Toutefois, pour plus de clarté, nous envisagerons séparément le rôle des diverses composantes du milieu. Les données du lac de Port-Bielh nous serviront de base.

1. HYDROGRAPHIE

Les lacs de montagne se caractérisent par un important apport d'eau au moment de la fonte des neiges. Le débit du déversoir du lac de Port-Bielh passait ainsi de 0,35 m³/s au dégel en 1972 à 0,03 m³/s à la fin du mois d'octobre de la même année. On peut estimer qu'en période estivale, entre le dégel et le gel, un volume d'eau égal à celui du lac franchit le déversoir; plus de 50 % de cet écoulement se produit en juillet. D'après PECHLANER (1971), le ruissellement maximal survient lorsque le lac est encore gelé : l'eau de fonte, froide, parcourt alors le lac en surface, sous la glace. En été, une partie de l'eau d'alimentation du Port-Bielh se réchauffe en surface avant de parvenir au lac. Elle ne se mélange probablement pas à l'hypolimnion, plus froid, et le renouvellement affecte essentiellement l'épilimnion. Il s'ensuit une perte de phytoplancton par l'émissaire, ce qui accentue la répartition verticale des algues.

L'influence des conditions hydriques apparaît avec plus de netteté dans les lacs de faible volume. Nous avons déjà indiqué (CAPBLANCO et LAVILLE 1969) que l'évolution des composantes chimiques en été est dépendante du mode d'alimentation de ces lacs. Il en est de même pour la densité du phytoplancton et la productivité primaire. Au Gourguet, biomasse algale et productivité restent faibles après le dégel quand les apports d'eau extérieurs demeurent importants. Au Gourg Nère Inférieur, où les apports cessent dès la fin de la fonte des neiges, la biomasse algale et la productivité primaire augmentent rapidement en juillet. A la même altitude, le Gourg Nère moyen est alimenté jusqu'à la mi-août par le déversoir du Gourg Nère Supérieur; son faible volume permet un renouvellement rapide de l'eau, et le phytoplancton reste peu abondant. Il augmente en septembre lorsque le déversoir du Gourg Nère Supérieur ne coule pratiquement plus. Cette augmentation de biomasse s'accompagne d'une modification qualitative du peuplement phytoplanctonique qui devient identique à celui du Gourg Nère Inférieur II.

2. TEMPÉRATURE

Le rôle de la température joint à celui de la lumière, a été considéré par de nombreux auteurs comme fondamental dans l'écologie des algues planctoniques. Dans les lacs de montagne, les conditions thermiques sont vraisemblablement responsables de la composition du peuplement phytoplanctonique. Les Chrysomonadines sont en général bien représentées dans tous les lacs étudiés;

selon BOURRELLY (1954) ce groupe abonde surtout dans les eaux pures et claires des climats tempérés et froids où la température semble, dans de nombreux cas, conditionner la vie de l'espèce. Le nannoplancton forme toujours la quasi-totalité de la biomasse algale; son importance est également considérable dans le plancton hivernal des lacs tempérés (PAVONI 1963, RODHE et al. 1965). Pour NAUWERCK (1966), 40 % des espèces peuplant six lacs d'altitude du Tyrol et de Laponie sont des formes sténothermes d'eau froide, l'abaissement de la température réduisant la diversité spécifique du phytoplancton. Pour les quatre lacs du vallon de Port-Bielh, les listes d'espèces (tableau V et VI) montrent une augmentation de la diversité spécifique en fonction de la température moyenne des lacs.

Les variations qualitatives et quantitatives du phytoplancton du lac de Port-Bielh se reproduisent chaque année avec une régularité remarquable. Les trois années d'observations, résumées dans les fig. 15 à 23 se caractérisent par un dégel du lac plus ou moins précoce (3-7-1967, 22-6-1968, 14-7-1970). Un décalage analogue peut être observé dans le cycle du phytoplancton. Les biomasses maximales (2-8-1967, 11-7-1968, 12-8-1970) apparaissent régulièrement trois semaines à un mois après la date de disparition de la glace. Une remarque identique peut être faite en ce qui concerne le cycle des espèces dominantes. Par suite, l'eau se réchauffant toujours à la même vitesse, ces cycles coïncident avec celui de la température. Ainsi, pour la majorité des espèces, les densités optimales correspondent toujours aux mêmes températures (10 - 12° pour *Cyclotella stelligera*, 6 - 7° pour *Dinobryon cylindricum*, 10 - 11° pour *Cryptomonas marssonii*, etc.).

La succession saisonnière (Chrysomonadines et *Gymnodinium* au dégel — Diatomées et Cryptomonadines en été — Chlorophycées plus abondantes en septembre) retrouvée dans les quatre lacs du vallon de Port-Bielh est sensiblement identique à celle que l'on connaît dans des lacs tempérés. Cependant, l'abondance des Chlorophycées est réduite, principalement dans les lacs les plus froids (Gourguet, Port-Bielh). Dans ce dernier, le développement de *Oocystis* sp. paraît d'autant plus intense que le dégel est précoce et, corrélativement, les températures d'été plus élevées (fig. 18). Dans le Gourg Nère Inférieur, où la température dépasse généralement 15 °C en été, les Chlorophycées sont plus diversifiées et plus abondantes. De même, *Cyclotella comta* atteint dans ce lac des densités dix à vingt fois supérieures à celles du lac de Port-Bielh. Les deux espèces de *Cyclotella* n'abondent dans le lac de Port-Bielh que lorsque la température dépasse 10 °C; elles sont absentes dans le plancton du lac du Gourguet.

Des rapports étroits apparaissent donc entre le peuplement phytoplanctonique et le régime thermique des lacs du vallon de Port-Bielh. Cependant, les différences de peuplement soulignées dans le § III (3) ne peuvent être attribuées à l'influence de ce seul facteur. D'après LUND (1965) nous ne possédons pas de preuve expérimentale de l'existence d'espèces sténothermes d'eau froide. Il n'existe en outre aucune relation apparente entre le taux de photosynthèse du phytoplancton et la température de l'eau.

Soulignons aussi que les composantes chimiques varient d'un lac à l'autre; pour un même lac, elles évoluent au cours de l'été parallèlement à la température. Dans ces conditions, l'influence directe de la température sur le peuplement phytoplanctonique peut être mise en doute. L'augmentation de la température ne serait qu'indirectement responsable de la disparition des espèces à développement précoce; d'une part, en permettant la croissance rapide des algues, elle provoque l'appauvrissement du milieu en substances nutritives; d'autre part, elle favorise la croissance du zooplancton, entraînant une filtration plus intense au détriment du phytoplancton.

Dans le lac de Port-Bielh, ce mécanisme est sans doute à l'origine de la chute du peuplement à la fin du mois d'août. Dans les lacs moins profonds, les échanges permanents entre la vase et l'eau entraînent un renouvellement constant des sels nutritifs. Exception faite pour le Gourg Nère Moyen, la composition spécifique du peuplement y est beaucoup plus stable que dans le lac de Port-Bielh.

3. LUMIÈRE

La luminosité des lacs de montagne dépend de l'alternance de deux périodes opposées.

En hiver, la couverture de glace et de neige réduit fortement la pénétration des rayons lumineux. En général, la photosynthèse s'annule pratiquement lorsque l'intensité lumineuse devient inférieure à 1 % de l'énergie de surface. Cependant, RODHE (1962) et WRIGHT (1964) ont décelé une photosynthèse dans des lacs couverts de glace en hiver à des intensités égales à 0,06 % et 0,07 % de l'énergie de surface. PECHLANER (1967) et HOBBIÉ (1964) ont trouvé un phénomène analogue dans des lacs du Tyrol et de l'Alaska. Les mesures effectuées sous la glace dans le lac de Port-Bielh ont également montré l'existence d'une assimilation photosynthétique près de la surface, à des intensités lumineuses inférieures à 1 % de celles de surface. Les valeurs sont cependant très faibles et le phénomène devient d'autant moins décelable que l'épaisseur de la couche de neige et de glace s'accroît. En consé-

quence, la biomasse algale diminue progressivement au cours de l'hiver et, à partir du mois de mars, devient extrêmement réduite.

En juillet, la fonte de la glace entraîne une augmentation considérable de la lumière. Ces nouvelles conditions se traduisent par une croissance rapide des algues planctoniques qui, comme en témoignent les prélèvements effectués au moment de la débâcle, commence avant la complète disparition de la glace. Dans tous les lacs, les biomasses sont plus faibles en surface qu'en profondeur. Ce phénomène apparaît avec netteté dans le lac de Port-Bielh où d'importantes populations algales se développent dans la zone profonde. Par suite, l'optimum de croissance de la majorité des espèces correspond à des températures relativement faibles, de l'ordre de 5 °C à 6 °C. Quelques espèces, plus héliophiles, se développent près de la surface. Parmi elles, les Diatomées du genre *Cyclotella* (fig. 20) présentent une répartition identique à celle décrite par NAUWERCK (1966) dans un lac du Tyrol, le Gossenkolensee. Les expériences réalisées par JØRGENSEN (1964) sur *C. meneghiniana* Kutz. montrent d'autre part que cette algue est capable de résister à des intensités lumineuses très élevées sans réduction notable du taux de photosynthèse. D'autres espèces (*Dinobryon cylindricum*, *Cryptomonas ovata*, *Chroomonas minuta*) se développent presque exclusivement au-delà de dix mètres de profondeur dans le lac de Port-Bielh. L'affinité des Cryptomonadines pour les zones profondes à faible éclairément a été signalée par plusieurs auteurs (NAUWERCK 1963 et 1966, PECHLANER 1967). Cette répartition permet d'expliquer leur absence dans les lacs peu profonds, exception faite pour *C. marssonii*.

Plus généralement, la concentration du phytoplancton en profondeur caractérise des lacs transparents de haute montagne (RODHE 1962, RODHE et al. 1966, PECHLANER 1967 et 1971, NAUWERCK 1966 et 1968). Elle apparaît comme la conséquence directe des conditions d'éclairément. RODHE (1962), RODHE et al. (1966) l'attribuent en partie à l'action des rayonnements ultra-violet. Il est possible que leur action soit plus prononcée dans ces lacs où la transmission, aux longueurs d'onde proches de 300 m μ , est assez élevée. Selon HALLDAL (1967), seuls les rayonnements compris entre 280 et 313 m μ ont un effet inhibiteur; au-dessus de 313 m μ , l'effet des rayons ultra-violet est identique à celui de la lumière dans le domaine du visible.

Dans la majorité des milieux aquatiques, les profils verticaux de photosynthèse se caractérisent par une inhibition plus ou moins intense jusqu'à une profondeur où l'intensité lumineuse est 1,5 à 3 fois plus faible qu'en surface (STEEMANN-NIELSEN 1960 b, RODHE 1965). Dans les lacs de montagne, la transparence élevée des eaux

TABLEAU IX. — Taux de photosynthèse relatifs (P/P_{opt}) d'échantillons prélevés à 16 m (20-7-1971), à 1 m et à 16 m (29-7-1971) et exposés à différentes conditions d'éclairement et de température.

20-7-1971				29-7-1971			
Prof. d'exposition (m)	T°	lumière cal/cm ² /h	P/Popt échantillon de 16 m	Prof. d'exposition (m)	T°	Lumière cal/cm ² /h échantillon de 1 m	P/Popt échantillon de 16 m
0,5	10°	29,0	0,358	0	12°	36,7	0,207
5	7,5°	14,1	0,637	5	9,5°	16,5	0,591
8	6,2°	8,4	0,679	8	7,9°	9,9	0,897
12	5,9°	4,5	0,921	12	6,8°	5,2	1,00
16	5,6°	2,2	1,00	16	6,2°	2,8	0,455
18	5,2°	1,5	0,937	18	6,1°	1,8	0,388

augmente l'importance de la zone d'inhibition. Trois séries de résultats permettront d'illustrer ce phénomène.

1° Pendant la stratification thermique d'été, plusieurs paramètres varient simultanément en fonction de la profondeur : l'éclairement, la température, les composantes chimiques, la composition spécifique du peuplement et la biomasse algale. Au cours de trois séries d'expériences, des échantillons d'eau ont été prélevés à une profondeur donnée puis exposés à des conditions de température et d'éclairement différentes. Les résultats (tableaux IX et X) conduisent aux remarques suivantes :

— Pour une densité d'algues et des conditions chimiques identiques, les taux de photosynthèse sont toujours plus élevés en profondeur qu'en surface (tableau IX). L'optimum se situe entre 12 et 16 m, pour des intensités d'éclairement comprises entre 2 et 5 cal./cm²/h (7 % à 15 % de l'énergie en surface). L'activité photosynthétique est fortement réduite dans les échantillons exposés en surface, malgré l'élévation de température qu'ils subissent pendant la durée de l'expérience et qui, théoriquement, devrait augmenter le taux d'assimilation (RUTTNER 1953, TALLING 1957 a).

— Sous des conditions d'éclairement identiques, l'inhibition par les fortes intensités lumineuses est plus importante pour les échantillons prélevés à 16 m que pour les échantillons provenant de la surface (tableaux IX et X). Les expériences de STEEMANN-NIELSEN (1962) et de JØRGENSEN (1964) ont montré que le taux de photosynthèse d'algues développées à des éclairagements faibles diminue lorsqu'on transfère ces algues à des intensités lumineuses plus élevées. Par ailleurs, le coefficient d'activité du phytoplancton décroît lorsque la biomasse augmente et, pour une biomasse donnée, est plus faible aux fortes intensités lumineuses (§ IV 5.1.). Enfin, l'effet inhibiteur de la lumière pourrait s'accroître lorsque la concentration en sels nutritifs diminue. Durant la stratification thermique d'été, l'eau de profondeur est plus alcaline, moins riche en éléments dissous et plus densément peuplée que l'eau de surface.

— Le phytoplancton de surface (0-5 m) présente des taux d'assimilation sensiblement identiques lorsqu'il est transféré dans des zones où l'éclairement et la température sont plus faibles (tableaux IX et X). Ce phénomène tend à démontrer que le peuplement de surface, quotidiennement soumis à de fortes variations d'éclairement, est plus euryphote et plus eurhythme que celui de profondeur. Sur le plan qualitatif, nous rappellerons qu'il est essentiellement composé de formes abondantes à toutes les profondeurs.

TABLEAU X. — Coefficient d'activité (P/B mg C/mg de Poids frais/h à midi) d'échantillons de phytoplancton du lac de Port-Bielh exposés à différentes conditions d'éclairement et de température (20-7-1971).

Prof. d'échantillonnage (m)	Prof. d'exposition (m)	Lumière cal/cm ² /heure	Température C°	Biomasse mg de P F/m ²	P/B mg C/mg P F/h à midi
0,50	0,50	29,0	10,0°		0,0205
	18	1,5	5,2°	52	0,0175
5	5	14,1	7,5°		0,0172
	16	2,2	5,6°	150	0,0165
16	0,50	29,0	10°		0,0019
	5	14,1	7,5°	810	0,0034
	16	2,2	5,6°		0,0052
18	0,50	29,0	10°		0,0016
	18	1,5	5,2°	585	0,0082

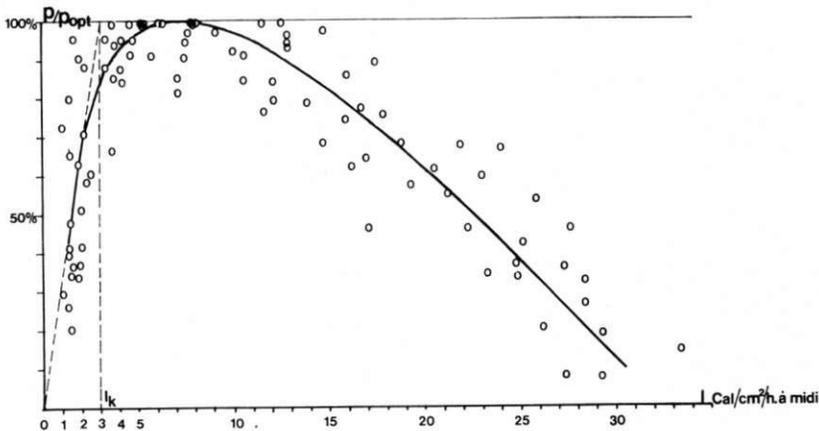


FIG. 30. — Taux de photosynthèse relatifs (p/p_{opt}) en fonction de l'énergie lumineuse moyenne disponible pendant le temps d'exposition (I cal/cm²/h à midi). La courbe représente la moyenne des valeurs mesurées au cours de onze séries d'expériences réalisées pendant l'isothermie d'automne.

2° L'isothermie d'automne qui, dans le lac de Port-Bielh, se maintient pendant deux mois ou plus, entraîne l'uniformisation des paramètres chimiques et biotiques dans toute la masse d'eau. La biomasse algale est alors qualitativement et quantitativement identique à toutes les profondeurs et généralement comprise entre 70 et 110 mg de poids frais/m³ d'eau. Dans ces conditions, on peut admettre que seul le gradient d'éclairement détermine l'allure des courbes de productivité (courbes de septembre et octobre 1967, 1968 et 1970; *fig. 22*). Onze séries de mesures ont été effectuées durant la période d'isothermie automnale entre 1966 et 1971. Les résultats calculés par rapport aux taux d'assimilation optimal (p/p_{opt}) sont représentés en fonction de l'énergie lumineuse (I) exprimée en cal./cm²/h (*fig. 30*) et en pourcentage de l'intensité I_0 de surface (*fig. 31*). Les courbes, obtenues en reliant les valeurs moyennes, montrent l'existence d'une relation très nette entre le taux de photosynthèse et l'énergie disponible aux différentes profondeurs :

— pour de faibles intensités lumineuses et si l'on considère que $p = 0$ lorsque $I = 0$, le taux de photosynthèse augmente proportionnellement à la lumière. L'amorce d'une saturation apparaît vers 1,5 à 2 cal./cm²/h. Le taux optimal (p_{opt}) se situe généralement entre 5 et 8 cal./cm²/h (18 % à 35 % de I_0), valeurs très voisines de celles déduites des figures de RYTHER (1956) et GOLDMAN et al. (1963). La valeur de I_k qui caractérise l'effet de saturation par la lumière (TALLING 1957 a et 1957 b), peut être estimée à 3 cal./cm²/h (*fig. 30*) ou à 0,10 I_0 . Elle est très proche de la

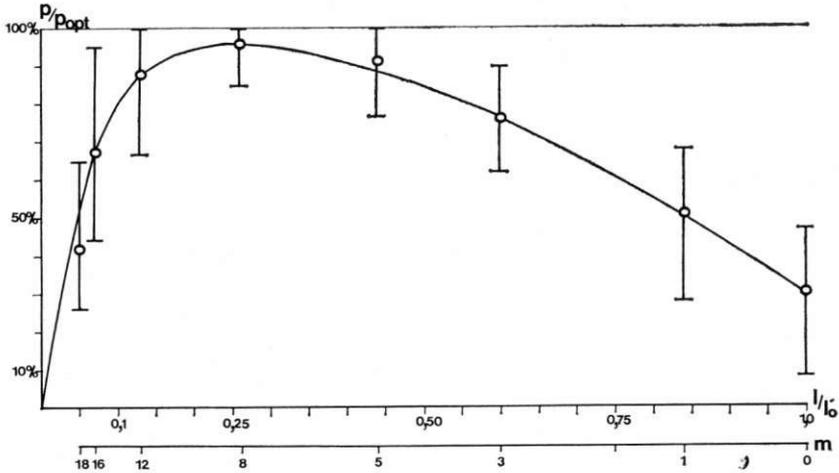


FIG. 31. — Amplitude et moyenne arithmétique des taux de photosynthèse relatifs (p/p_{opt}) aux différentes profondeurs en fonction de l'énergie lumineuse (I/I_0). La courbe représente la fonction :

$$p = p_{opt} \frac{kI}{\sqrt{1 + (kI)^2}} (A - \alpha I^2)$$

avec $k = 12,5$; $A = 1,05$ et $\alpha = 0,76$.

valeur que l'on peut calculer ($Ik = 2,2 \text{ cal./cm}^2/\text{h}$ ou $0,08 I_0$) en admettant que la relation entre p et I suit l'équation de SMITH (1936) : $KI = p(1 - p^2)^{-\frac{1}{2}}$ dans laquelle $1/K = Ik$, intensité à laquelle $p = 0,71$ (TALLING 1957 a). RODHE (1965) indique que Ik varie généralement entre 18 % et 25 % de I_0 à la longueur d'onde dont la transmission est la plus élevée : par rapport à la lumière verte, I_k est de l'ordre de $0,25 I_0$ dans le lac de Port-Bielh.

— pour des intensités comprises entre 10 et $30 \text{ cal./cm}^2/\text{h}$, il existe une corrélation négative hautement significative ($r = -0,825$) entre l'énergie lumineuse et le taux de photosynthèse qui décroît de façon pratiquement linéaire lorsque I augmente. Un phénomène d'inhibition identique est connu dans la majorité des milieux aquatiques. RYTHER (1956) a montré que le taux de photosynthèse du phytoplancton marin est réduit d'environ cinq fois lorsque l'intensité d'éclairement augmente de 10 à $30 \text{ cal./cm}^2/\text{h}$. TALLING (1957 a) observe que la diminution du taux de photosynthèse des populations d'*Asterionella formosa* commence pour une intensité de 9 à $13 \text{ cal./cm}^2/\text{h}$. Dans le lac de Port-Bielh l'effet inhibiteur se manifeste également au-dessus de $10 \text{ cal./cm}^2/\text{h}$ c'est-à-dire, en moyenne, dans une zone où l'intensité d'éclairement est supérieure à $0,25 I_0$. Compte tenu de la forte transmission des rayonnements

lumineux et de la profondeur relativement faible de ce lac, l'inhibition y est proportionnellement plus importante que dans les lacs de plaine.

Pendant l'isothermie, l'activité photosynthétique du phytoplancton peut ainsi être décrite comme une fonction de l'énergie lumineuse. Les résultats obtenus pour le lac de Port-Bielh sont tout à fait semblables aux données expérimentales correspondant à des conditions très diverses (RYTHER 1956, TALLING 1957 a, STEEMANN-NIELSEN 1962, GOLDMAN et al. 1963, RODHE 1965) et conformes à la formulation mathématique proposée par TALLING (1957 a et 1957 b) et VOLLENWEIDER (1965) (*fig. 31*). Lorsque le phytoplancton est uniformément réparti, les conditions d'éclairement déterminent dans tous les milieux aquatiques une réponse identique de la photosynthèse pélagique. Sur ce point, le phytoplancton du lac de Port-Bielh ne présente aucune différence fondamentale avec ceux des lacs tempérés ou de la mer.

3° Nous avons vu (§ II 3.3.) que l'évolution journalière de la photosynthèse se caractérise par une forte dépression de l'activité photosynthétique en surface au milieu de la journée. Ce phénomène peut être défini par la relation photosynthèse-lumière que nous venons de décrire. Dans la *fig. 32*, est représentée l'évolution de la photosynthèse relative à quatre profondeurs différentes au cours de deux journées solaires. p/p_{opt} a été évalué à partir des courbes d'enseillement (*fig. 24*) et de la *fig. 30*. Étant donné que les valeurs expérimentales donnent le taux d'assimilation horaire moyen pendant la durée de l'expérience (3 à 5 h) et que les valeurs calculées ne rendent pas compte de la diminution de la photosynthèse l'après-midi, la similitude entre les deux séries de courbes (*fig. 24* et *32*) est assez bonne. La réponse du phytoplancton aux variations de l'intensité lumineuse paraît être sensiblement identique pendant tout l'été, même lorsque les algues, la température et les composantes chimiques n'ont pas une répartition homogène (courbes du 4-8-1971).

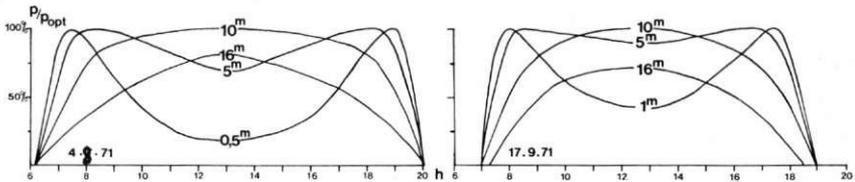


FIG. 32. — Évolution journalière des taux de photosynthèse (p/p_{opt}) à différentes profondeurs du lac de Port-Bielh, calculée d'après la courbe moyenne de la figure 30 et les courbes d'enseillement (*fig. 24*).

Le point le plus important qui ressort de l'analyse de ces courbes est que la quantité maximale de carbone assimilé en une journée (c'est-à-dire la plus grande quantité de matières organiques synthétisées) correspond pendant tout l'été à une profondeur comprise entre 5 et 10 m (fig. 24). Les mesures effectuées pendant l'isothermie d'automne montrent que cette zone correspond bien aux conditions optimales d'éclairement (fig. 30) pour lesquelles les processus de photosynthèse sont saturés par la lumière. Pendant la stratification d'été, cette zone ne correspond cependant pas aux biomasses maximales de phytoplancton. Pour interpréter cette différence, on peut supposer que le taux de respiration du phytoplancton et la prédation par le zooplancton diminuent en profondeur en même temps que la température et la lumière. Dans ces conditions, des taux de photosynthèse légèrement plus faibles peuvent aboutir à la formation de biomasses plus importantes en zone profonde.

Ainsi l'énergie lumineuse disponible apparaît comme la cause essentielle de la distribution des taux d'assimilation photosynthétiques suivant la profondeur. Dans le lac de Port-Bielh, la corrélation entre la lumière et la production est sensiblement identique à celle des milieux aquatiques aux propriétés optiques différentes. Les profils verticaux semblent simplement déplacés vers la profondeur par suite de la forte pénétration des radiations et de la diminution, aux faibles températures, du taux de photosynthèse à saturation (TALLING 1957 b). PECHLANER (1971) souligne qu'une corrélation entre la production et la lumière est rarement observée dans les lacs clairs d'altitude. Il l'attribue au fait que le phytoplancton compense les variations saisonnières et journalières de l'intensité lumineuse par une migration verticale, qu'il a observée pour l'espèce dominante du Vorderer Finstertaler See (*Gymnodinium uberrimum*). Il n'existe apparemment aucun phénomène identique dans le lac de Port-Bielh.

Dans les lacs peu profonds du vallon de Port-Bielh, le développement de biomasses algales relativement importantes et les taux de photosynthèse élevés sont en contradiction avec l'hypothèse d'un effet inhibiteur des rayonnements ultra-violet dans les lacs transparents d'altitude. Ils révèlent, par ailleurs, que les relations entre la lumière et le métabolisme du phytoplancton ne sont pas totalement indépendantes des paramètres chimiques. Dans ces lacs homothermes, la circulation des eaux renouvelle constamment les substances nutritives en favorisant les échanges au niveau de la vase. La biomasse algale et l'activité photosynthétique y sont nettement plus élevées que dans la zone superficielle du lac de Port-Bielh (0 - 5 m) pourtant soumise à des conditions d'éclairement identiques. La réduction de la photosynthèse près de la surface est

également peu prononcée. Il est alors permis de supposer avec LUND (1965) et PECHLANER (1971) que l'effet inhibiteur des fortes intensités lumineuses devient d'autant plus important que la disponibilité en sels nutritifs diminue. Dans ces conditions, l'évolution de la production en fonction de la profondeur et ses variations au cours de l'été résulteraient de l'action combinée de la lumière et des composantes chimiques.

4. COMPOSANTES CHIMIQUES

La figure 33 représente l'évolution comparée de la productivité primaire, du pH et de la teneur en $\text{PO}_4\text{-P}$ et $\text{NO}_3\text{-N}$.

La diminution des taux de photosynthèse à la fin de la période de stratification correspond à une diminution de la quantité d'éléments dissous, principalement du CO_2 libre (qui se traduit par l'augmentation du pH) et du $\text{PO}_4\text{-P}$. Les diagrammes des fig. 6 et 7 montrent par ailleurs que cette diminution affecte surtout la zone profonde. Elle résulte du développement des biomasses relativement importantes au début de l'été.

L'amplitude des variations de la teneur en $\text{PO}_4\text{-P}$ et $\text{NO}_3\text{-N}$, généralement considérés comme facteurs limitants, est assez faible. Le rôle de ces éléments a été étudié par plusieurs auteurs (par exemple CHU 1942 et 1943, RODHE 1948) sur des cultures d'algues. Les résultats expérimentaux sont cependant difficilement utilisables lorsqu'il s'agit de définir les concentrations inférieures limites pour le phytoplancton lacustre. D'une part, le nombre d'espèces étudiées est relativement restreint et les exigences varient selon les espèces. On sait par exemple (RODHE 1948) que les Chrysomonadines (*Dinobryon*, *Uroglena*) ont les besoins les plus faibles, propriété qui peut être rapprochée de l'abondance de ce groupe dans les lacs de montagne. D'autre part, la régénération du phosphore dans l'eau à partir de la phase solide, des algues et du zooplancton est relativement rapide (HUTCHINSON 1957 page 744, RIGLER 1961 a et 1964, OVERBECK 1962). De plus le phosphore et l'azote peuvent être utilisés sous des formes diverses par les algues (VOLLENWEIDER 1968). Enfin, une concentration donnée d'un élément nutritif peut avoir un effet différent selon les conditions de température et d'éclairement (LUND 1965, FOGG 1965).

Comme tous les lacs de montagne, les lacs du vallon de Port-Bielh sont pauvres en phosphore et en azote. Dans les lacs de faible profondeur, la concentration de ces éléments est du même ordre de grandeur que dans le lac de Port-Bielh (CAPBLANCO et LAVILLE 1969). Cependant, la quantité de $\text{PO}_4\text{-P}$ augmente légèrement au cours de l'été et présente un maximum (4 à 5 $\mu\text{g/l}$) en

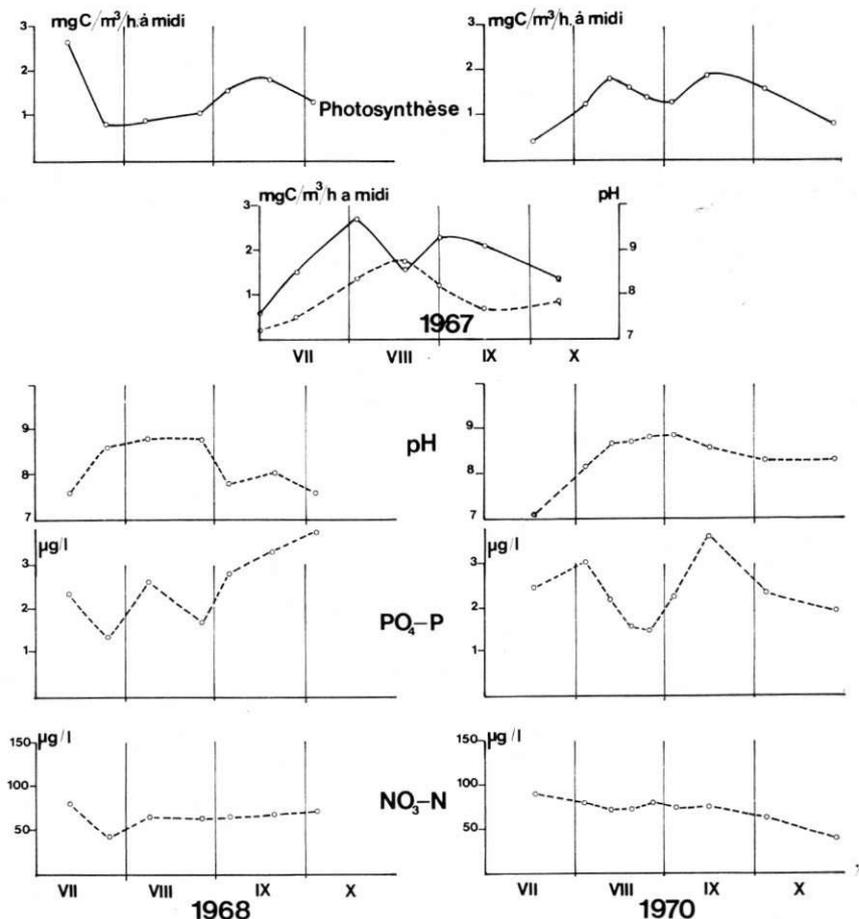


FIG. 33. — Évolution comparée des taux d'assimilation photosynthétique ($\text{mg C}/\text{m}^3/\text{h}$ à midi), du pH et de la teneur en $\text{PO}_4\text{-P}$ et $\text{NO}_3\text{-N}$ au lac de Port-Bielh, en été (valeurs moyennes entre 0 m et 18 m).

septembre qui correspond aux plus fortes productivités. La comparaison de ces lacs montre que pour des teneurs en $\text{PO}_4\text{-P}$ et $\text{NO}_3\text{-N}$ sensiblement identiques, la productivité du phytoplancton est différente. Le taux de renouvellement de cet élément joue vraisemblablement un rôle plus important que sa teneur à un moment donné.

Le CO_2 est rarement signalé comme facteur limitant de la photosynthèse dans les milieux aquatiques. Quelques exemples (STEEMANN-NIELSEN 1955, WRIGHT 1960) indiquent que sa diminution peut entraîner une baisse de la productivité. Dans le lac de Port-Bielh, il existe chaque année une correspondance frappante entre la diminution de l'assimilation photosynthétique au mois

TABLEAU XI. — Teneur en CO₂ (CO₂ total et CO₂ libre) et taux de photosynthèse (mg C/m³/h à midi) des lacs du vallon de Port-Bielh, en été.

Lacs	CO ₂ total (mg/litre)			CO ₂ libre (mg/litre)			P (mg C/m ³ /h à midi)		
	min.	max.	moy.	min.	max.	moy.	min.	max.	moy.
Port-Bielh	8,9	10,1	9,7	0,054	0,890	0,185	0,85	2,71	1,50
Gourguet	11,9	15,6	13,1	0,250	0,780	0,471	1,51	6,43	4,60
Gourg Nère Moyen	11,9	19,6	16,1	0,230	0,885	0,451	0,50	7,65	3,45
Gourg Nère Inférieur	22,7	25,7	24,1	0,070	0,860	0,144	2,11	5,21	3,06

d'août et les valeurs maximales du pH. La comparaison des quatre lacs (tableau XI) indique, d'autre part, que la productivité augmente en même temps que la quantité de CO_2 libre disponible. Les lacs du Gourguet et du Gourg Nère Moyen montrent les taux d'assimilation photosynthétique les plus élevés; le pH y dépasse rarement 8,3 et, corrélativement, la quantité de CO_2 libre y est en moyenne plus élevée que dans les lacs de Port-Bielh et du Gourg Nère Inférieur II. Dans ce dernier, les taux de photosynthèse sont sensiblement plus faibles qu'au Gourguet malgré des températures, une teneur en CO_2 total et une biomasse algale nettement plus élevées.

Dans ces lacs peu minéralisés, la quantité de CO_2 dissous, principalement sous forme de CO_2 libre, apparaît donc comme un facteur limitant de la productivité primaire.

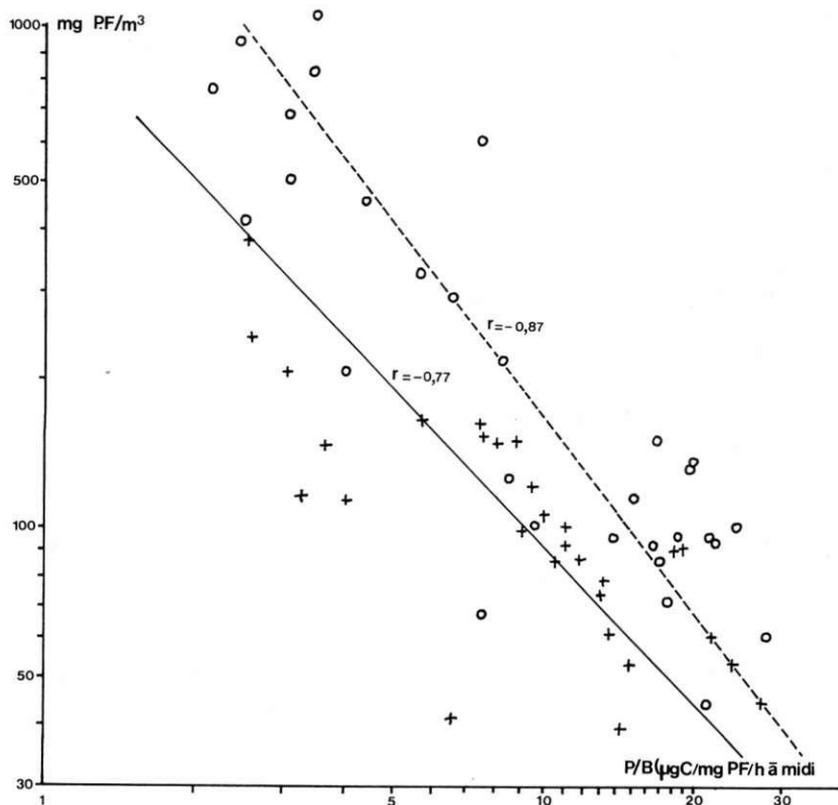


FIG. 34. — Relation entre la biomasse (mg de poids frais/m³) et le coefficient d'activité du phytoplancton (P/B µg C/mg poids frais/h à midi) au lac de Port-Bielh en été (+ et trait plein : valeurs moyennes entre 0 et 3 m; o et trait pointillé : valeurs moyennes entre 8 et 16 m).

5. COMPOSANTES BIOTIQUES

5.1. Biomasse algale.

Dans les lacs du vallon de Port-Bielh, le taux d'assimilation relative (P/B) ou « coefficient d'activité » du phytoplancton (NAUWERCK 1963) varie en fonction inverse de la densité algale. Cette relation, signalée dans d'autres lacs par plusieurs auteurs (FINDENEG 1965, ELSTER 1965, PECHLANER et al. 1972, GOLDMAN et al. 1968 par exemple) a été représentée pour deux zones différentes du lac de Port-Bielh (*fig. 34*). Dans les lacs de faible profondeur, la corrélation est moins nette (*fig. 35*), sans doute par suite de l'évolution des paramètres chimiques au cours de l'été.

L'analyse des résultats permet de dégager les points suivants :

— pour une biomasse algale identique, le coefficient d'activité est environ deux fois plus élevé dans la zone profonde du lac de Port-Bielh (12 - 16 m) que dans la zone superficielle (0 - 3 m) ;

— le rapport P/B est plus élevé dans les lacs de faible profondeur (*fig. 35*) ; pour une quantité d'algues et des conditions d'éclairément identiques, il est en moyenne quatre à six fois plus élevé que dans la zone superficielle du lac de Port-Bielh ;

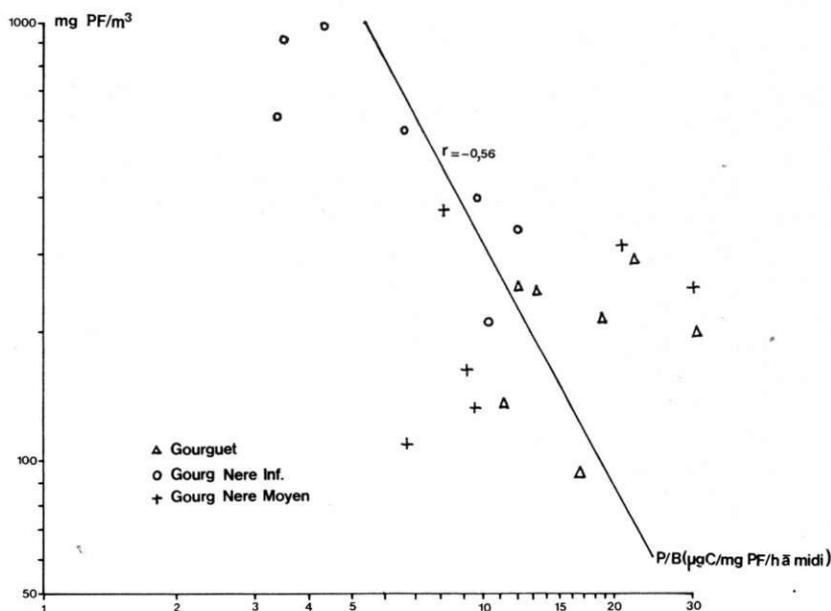


FIG. 35. — Relation entre la biomasse (mg de poids frais/m³) et le coefficient d'activité du phytoplancton (P/B µg C/mg poids frais/h à midi) dans les lacs de faible profondeur.

— dans tous les lacs, les valeurs maximales du taux d'assimilation relative se situent en septembre. Pour le lac de Port-Bielh, elles coïncident avec le début de la période d'isothermie automnale c'est-à-dire avec les températures les plus chaudes. La comparaison des quatre lacs montre cependant qu'il n'existe aucune relation entre la valeur de P/B et la température de l'eau;

— le coefficient d'activité est d'autant plus élevé que le volume moyen des éléments du phytoplancton est faible (fig. 36).

Ces résultats peuvent être interprétés par le fait que les formes de petite taille, en raison d'un rapport surface/volume élevé, sont capables d'assimiler les substances nutritives d'une manière plus active que les espèces plus grosses. La dominance des formes nanoplanctoniques dans les lacs oligotrophes est sans doute liée à ce phénomène. L'efficacité de l'assimilation est d'autant plus réduite que la concentration en éléments dissous est faible et que la

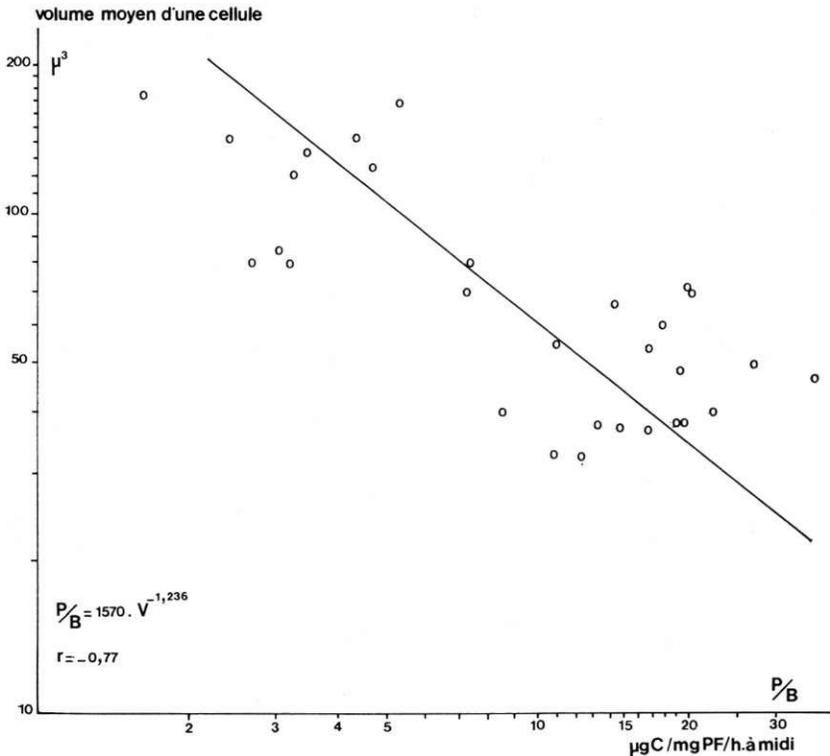


FIG. 36. — Relation entre le volume moyen des algues (μ^3) et le coefficient d'activité du phytoplancton ($\mu\text{g C/mg}$ poids frais/h à midi) au lac de Port-Bielh, en été.

lumière est intense. Sous des conditions d'éclairement identiques, la diminution du rapport P/B, corrélatif à une augmentation de la densité algale, peut ainsi résulter du processus de compétition entre les algues planctoniques pour un élément nutritif. Il peut être également la conséquence d'une inhibition de la photosynthèse par les produits extracellulaires rejetés par les algues. Les expériences de FOGG et WATT (1965) sur *Chlorella pyrenoidosa* tendent à montrer que la quantité de produits excrétés augmente lorsque la photosynthèse est inhibée par les fortes intensités lumineuses et limitée par le CO₂ disponible.

5.2. Diversité spécifique.

Le coefficient d'activité (P/B) mesure le taux d'accroissement des communautés algales. On peut admettre que, dans une communauté plurispécifique, les potentialités d'accroissements et les vitesses de multiplication diffèrent selon les espèces. En conséquence toute variation de la productivité doit être liée à une modification de la structure de la communauté. Par exemple, une augmentation de P/B devrait se traduire par la dominance des quelques espèces dont la vitesse de multiplication est la plus élevée. Inversement, la diminution de P/B devrait entraîner une atténuation de la dominance. MARGALEF (1965) considère ainsi que « la production est une fonction, au sens mathématique du terme, de la structure de la communauté ».

Les indices de diversité sont une expression quantitative de l'organisation des communautés. L'expression que nous avons utilisée donne la diversité moyenne par individu en unités binaires d'information.

$$\bar{D} = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$$

p_i est la probabilité de présence d'un individu de l'espèce i dans l'échantillon ($p_i = \frac{n_i}{N}$ = nombre d'individus de l'espèce i /nombre total d'individus dans l'échantillon).

\bar{D} est égal à 0 (lorsque tous les individus appartiennent à la même espèce) et $\rightarrow \infty$ (lorsque chaque individu appartient à une espèce différente).

Nous avons calculé cet indice pour chaque prélèvement. Ses variations et celles du coefficient d'activité du phytoplancton sont représentées par les diagrammes de la figure 37. Pendant tout le début de l'été, il existe une relation inverse entre la diversité spécifique et le rapport P/B; aux fortes valeurs du coefficient d'acti-

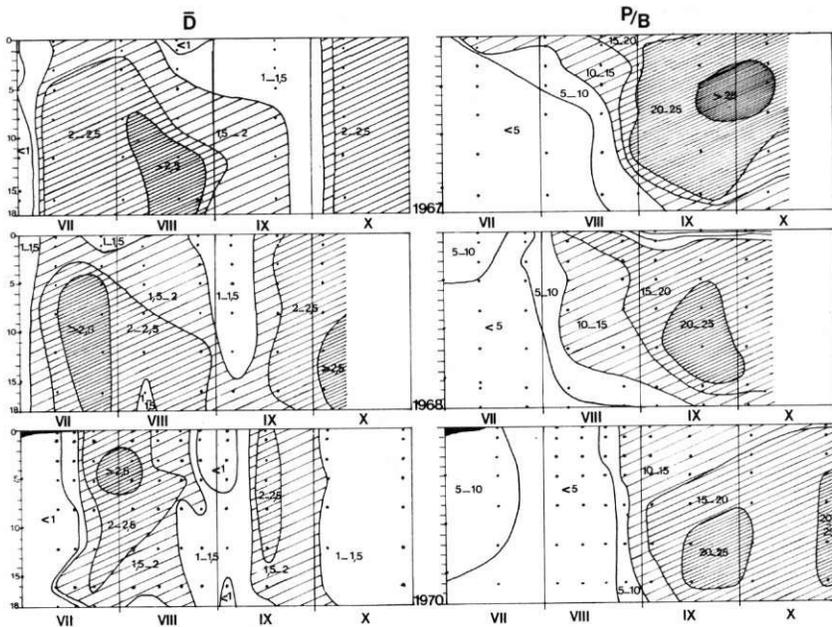


FIG. 37. — Évolution comparée de la diversité spécifique (\bar{D}) et du coefficient d'activité du phytoplancton P/B ($\mu\text{g C/mg}$ poids frais/h à midi) au lac de Port-Bielh, en été.

vité (zone superficielle du lac pendant la stratification d'été, début de l'isothermie de septembre) correspond généralement une faible diversité spécifique. Cependant, cette relation s'inverse à la fin du mois de septembre où apparaît, chaque année, une augmentation de \bar{D} pour des valeurs élevées du rapport P/B. L'augmentation de la diversité spécifique s'accompagne alors d'une diminution de la densité algale, conséquence vraisemblable de l'intensification de la prédation par le zooplancton. La taille des éléments du phytoplancton étant sensiblement identique, on peut supposer que la quantité d'algues ingérées par les organismes filtreurs dépend uniquement de leur densité dans l'eau. En conséquence, la prédation affecte davantage les espèces dont le taux de multiplication est le plus élevé. Ceci a pour effet d'atténuer la dominance qui devrait normalement résulter d'une augmentation de la productivité.

5.3. Zooplancton.

Par suite des migrations verticales du zooplancton et de l'absence de données précises sur la nutrition des diverses espèces, il est difficile de définir clairement le rôle du zooplancton sur le peuple-

ment phytoplanctonique. Plusieurs résultats (MARSHALL et ORR 1955, NAUWERCK 1959, RIGLER 1961 b, Mc MAHON 1965, RICHMAN 1966) indiquent cependant que le taux de nutrition des organismes filtreurs augmente avec la concentration de nourriture, la température et la taille de ces organismes. On peut admettre, d'autre part, que les espèces du phytoplancton du lac de Port-Bielh, de taille peu différente, sont filtrées pratiquement sans sélection.

L'évolution comparée des populations zooplanctoniques et phytoplanctoniques du lac de Port-Bielh montre que :

— en juillet, lorsque le lac est stratifié, le zooplancton (stades naupliens de *Mixodiptomus laciniatus* essentiellement) est plus dense dans les couches superficielles plus chaudes. Ces dernières sont moins riches en phytoplancton que les couches profondes où les taux de photosynthèse journaliers sont cependant plus faibles;

— en septembre, malgré des taux de production élevés, la quantité d'algues reste relativement faible. Cette période correspond aux densités optimales de zooplancton (tableau IV), alors composé de formes de plus grande taille (copépodites de *Mixodiptomus laciniatus*, *Daphnia longispina*). L'augmentation de la biomasse de zooplancton jointe à l'élévation de la température entraînent une intensification du taux de filtration qui limite le développement des populations algales.

V. — PRODUCTIVITÉ JOURNALIÈRE DU LAC DE PORT-BIELH

Pour nos mesures de productivité, nous avons généralement adopté un temps d'exposition des échantillons d'une durée de 4 heures (11 h - 15 h), plus rarement de 6 heures (10 h - 16 h). Le problème consiste à convertir les taux de photosynthèse, mesurés pendant ces expériences, en taux journaliers.

Dans un travail précédent (CAPBLANCO et LAVILLE 1972) nous avons, à l'exemple de nombreux auteurs, estimé la production journalière au moyen d'un coefficient calculé à partir des courbes d'ensoleillement (Énergie radiante pendant la journée d'expérience/Énergie radiante pendant la période d'exposition). Cette méthode suppose en fait que l'assimilation est proportionnelle à l'énergie lumineuse disponible; cette hypothèse n'est approximativement vérifiée que dans la zone profonde du lac. En surface, dans la zone d'inhibition, le taux de photosynthèse mesuré au milieu de la journée correspond à une assimilation relativement faible par rapport à la valeur journalière (fig. 24). Le facteur de conversion journalier varie donc en fonction de la profondeur, c'est-à-dire de l'énergie lumineuse disponible.

Les résultats obtenus dans les quatre séries d'expériences réalisées sur l'ensemble de la journée solaire (cf. § II 3.3. et *fig. 24*) ont servi de base au calcul de la production journalière. La somme des taux d'assimilation, mesurés entre le lever et le coucher du soleil à une profondeur donnée (z), représente la production journalière (P_z/jour) à cette profondeur. P_z/jour , exprimé par rapport au taux d'assimilation horaire moyen mesuré au milieu de la journée (p_z à midi), donne le facteur de conversion journalier (K_z) pour la profondeur considérée. Les valeurs de K_z ont été ainsi calculées pour différentes profondeurs à partir des données expérimentales correspondant à deux journées sans nuages (4-8-1971 et 17-9-1971) et à deux journées avec brouillard en fin d'après-midi (12-8-1970 et 3-8-1971). Les résultats (*fig. 38*) ont été représentés en fonction de l'énergie lumineuse moyenne I_z cal./cm²/h à midi) disponible à la profondeur considérée entre 11 h et 15 h (temps d'exposition standard). La figure montre l'existence d'une forte corrélation ($r = 0,942$) entre I_z à midi et le facteur de conversion journalier K_z . Ce dernier augmente en même temps que I_z ; cela traduit le fait que les mesures effectuées près de la surface au milieu de la journée correspondent à l'inhibition la plus forte.

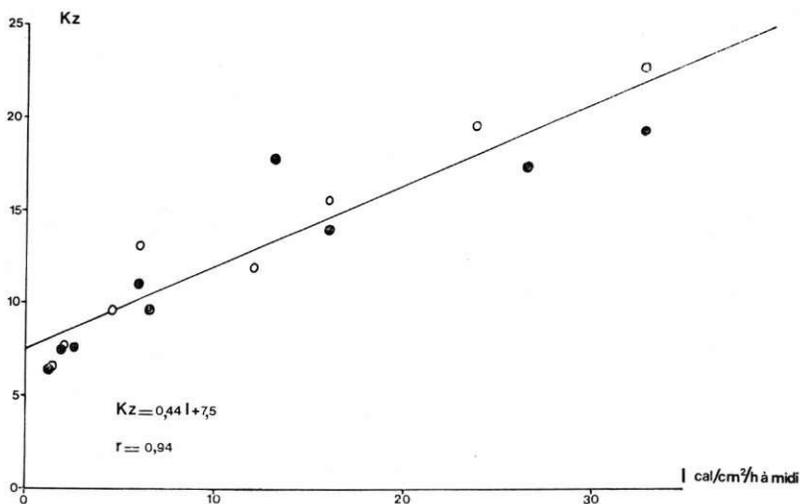


FIG 38. — Relation entre le facteur de conversion journalier

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

et l'énergie lumineuse moyenne (I cal/cm²/h à midi) reçue à la profondeur (z) pendant la période standard d'exposition (11 h - 13 h).

○ : mesures réalisées un jour clair;

● : mesures réalisées un jour partiellement nuageux.

12-8-1970						3-8-1971					
Prof. (m)	A	B	A-B A	C	A-C A	Prof. (m)	A	B	A-B A	C	A-C A
0,5	16,43	16,75	-0,02	9,15	+0,44	0,5	18,10	20,20	-0,11	7,13	+0,60
5	25,21	20,04	+0,20	13,95	+0,44	5	23,65	24,40	-0,03	12,99	+0,45
10	20,80	23,85	-0,14	21,35	-0,02	10	21,90	20,20	+0,08	15,27	+0,30
16	15,34	17,46	-0,15	19,54	-0,27	16	15,14	17,07	-0,13	15,10	—
18	12,55	15,87	-0,26	18,65	-0,48	18	12,80	15,80	-0,23	14,63	-0,14
18	$\sum_{0}^{18} P_z/18$					18	$\sum_{0}^{18} P_z/18$				
0	21,41	19,96	+0,07	17,05	+0,20	0	19,83	20,45	-0,03	13,44	+0,32

4-8-1971						17-9-1971					
Prof. (m)	A	B	A-B A	C	A-C A	Prof. (m)	A	B	A-B A	C	A-C A
0,5	21,20	20,35	+0,04	8,09	+0,62	1	17,28	15,60	+0,10	7,29	+0,58
5	26,83	26,60	+0,01	15,84	+0,41	5	28,94	31,35	-0,09	20,06	+0,30
10	26,60	21,40	+0,19	18,48	+0,30	10	22,97	22,83	+0,006	19,78	+0,13
16	20,11	17,83	+0,11	18,04	+0,10	16	11,44	12,85	-0,12	12,72	+0,11
18	$\sum_{0}^{18} P_z/18$					18	$\sum_{0}^{18} P_z/18$				
0	23,93	22,39	+0,06	16,05	+0,33	0	20,06	21,10	-0,05	15,89	+0,26

TABLEAU XII. — Productivité journalière (P_z mg C/m³/jour) aux différentes profondeurs et valeur moyenne pour la colonne d'eau ($\sum_{Z=0}^{18} P_z/18$) au lac de Port-Bielh.

A : somme des expériences de courte durée réalisées entre le lever et le coucher du soleil;

B : calculée par la relation, $P_z/\text{jour} = p_z \text{ à midi} \cdot (0,44 I'_0 \cdot e^{-0,2z} + 7,5)$;
 I'_0 cal/cm²/jour

C : calculée par la relation, $P_z/\text{jour} = p_z \text{ à midi} \frac{I'_0 \text{ cal/cm}^2/\text{jour}}{I'_0 \text{ cal/cm}^2/\text{h à midi}}$.

K_z peut être estimé à partir de l'équation de la droite de régression par l'expression :

$$K_z = 0,44 I_0 \cdot e^{-\alpha z} + 7,5$$

où I_0 = intensité moyenne de la lumière immédiatement sous la surface pendant le temps d'exposition standard en cal./cm²/h.
 α = coefficient d'extinction.

Le tableau XII récapitule, à titre de comparaison, les taux de production journaliers calculés pour quatre journées différentes :
 — par sommation des mesures réalisées entre le lever et le coucher du soleil (colonne A);
 — en utilisant la relation précédente (colonne B);
 — d'après le rapport Énergie radiante pendant la journée/Énergie radiante pendant le temps d'exposition (colonne C).

Les écarts entre les valeurs calculées (B et C) et les valeurs expérimentales (A), exprimés par rapport à ces dernières, sont

indiqués. La productivité moyenne de la colonne d'eau $\sum_{Z=0}^{18} P_z/18$

est également donnée.

Les valeurs estimées au moyen de la relation $P_z/\text{jour} = P_z \text{ à midi} \times K_z$ sont en général assez proches des valeurs expérimentales. Les écarts dépassent rarement 20 %; souvent plus importants dans la zone profonde du lac, ils s'amoindrissent dans les couches supérieures (0 - 10 m) où leur valeur absolue se situe en moyenne au-dessous de 10 %. L'erreur dans l'estimation de la productivité moyenne entre 0 m et 18 m ne dépasse jamais 10 %. Inversement, les taux de production journaliers calculés à partir des courbes d'ensoleillement (colonne C) sont très éloignés des valeurs mesurées; près de la surface (0 - 5 m) les écarts dépassent toujours 40 %.

Productivité et biomasse sont généralement exprimées par m_z de plan d'eau par intégration des courbes obtenues en portant les différentes valeurs en fonction de la profondeur. Dans le cas du lac de Port-Bielh, cette méthode conduirait à surestimer l'importance de la zone profonde puisque le volume décroît avec la profondeur. Pour tenir compte de ce fait, nous avons adopté la méthode de calcul suivante :

— les différentes valeurs de P_z ont été multipliées par la surface A_z du lac à la profondeur correspondante. La somme

$$\sum_{Z=0}^{18} \frac{(P_{z1} \cdot A_{z1}) + (P_{z2} \cdot A_{z2})}{2} \quad (Z_2 - Z_1)$$

correspond à la productivité journalière pour la totalité du lac. En divisant par la superficie du lac (A) on obtient la productivité

TABLEAU XIII. — Productivité primaire, biomasse, coefficient d'activité et taux de renouvellement du phytoplancton des lacs du valloin de Port-Bielh.

Date	P mg C/m ² /j	B mg P F/m ²	$\frac{P/B}{\text{mg P F/m}^2}$	% de biomasse renouvelée/ jour (12,5 % du P F = Carbone)
29- 6-67	90	1 490	0,060	48
11- 7-67	115	2 270	0,050	40
2- 8-67	255	3 790	0,067	54
19- 8-67	108	1 200	0,090	72
31- 8-67	268	970	0,275	220
14- 9-67	213	840	0,253	202
10-10-67	177	610	0,290	232
11- 7-68	215	3 970	0,054	43
25- 7-68	83	1 900	0,044	35
8- 8-68	95	680	0,140	112
25- 8-67	126	610	0,206	165
5- 9-68	187	970	0,192	153
19- 9-68	202	910	0,221	177
3-10-68	158	740	0,213	170
30- 1-69	1,5	250	0,006	4,8
17- 4-69	0,1	90	0,001	0,9

20- 2-70	0,1	70	0,0014	1,1
22- 4-70	0,08	30	0,0026	2,1
16- 7-70	53	450	0,118	94
4- 8-70	110	3 240	0,034	27
12- 8-70	156	4 620	0,034	27
19- 8-70	158	3 180	0,050	40
25- 8-70	145	1 050	0,138	110
3- 9-70	154	890	0,173	138
15- 9-70	210	1 350	0,155	124
24-10-70	174	910	0,191	153
27-10-70	91	400	0,227	181
20- 7-71	326	2 320	0,140	112
3- 8-71	191	2 820	0,068	54
4- 8-71	220	2 890	0,076	61
17- 9-71	226	1 030	0,206	165
18- 9-71	257	985	0,260	208
28- 9-71	265	1 090	0,151	121
Moyenne arithmétique				
pendant la période de				
dégel	170	1 640	0,143	115
Gourg Nère	A	490 - 2 205	0,058 - 0,206	46 - 165
Inférieur	—	1 295	0,121	97
(juil.-oct.)	M			
Gourg Nère	A	100 - 452	0,114 - 0,518	91 - 414
Moyen	—	270	0,245	196
(juil.-oct.)	M			
Gourgnet	A	215 - 640	0,190 - 0,525	152 - 420
(juil.-oct.)	—	455	0,306	245
	M			

moyenne par m^2 de surface; en divisant par le volume (V) on obtient la productivité moyenne par m^3 d'eau. Une méthode de calcul identique a été utilisée pour la biomasse algale.

Les résultats de 33 séries de mesures (4 mesures d'hiver, 29 mesures d'été), réalisées entre 1967 et 1971 dans le lac de Port-Bielh, sont récapitulés dans le tableau XIII. A titre indicatif, figurent également les valeurs moyennes et extrêmes correspondant aux lacs de faible profondeur; il est admis que dans ces lacs, le rapport entre P/jour et p à midi est le même que dans la zone superficielle (0 - 5 m) du lac de Port-Bielh.

La productivité moyenne annuelle de la zone pélagique du lac de Port-Bielh est de l'ordre de $65 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$, valeur sensiblement identique à celle d'un lac d'altitude autrichien (TILZER 1972). Très réduite pendant l'hiver (moins de $0,5 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ en moyenne), elle atteint des taux relativement élevés dans tous les lacs du vallon pendant la période estivale. En comparaison, la productivité du phytoplancton est supérieure à celle des lacs arctiques ou d'altitude étudiés à ce jour avec des méthodes semblables (tableau XIV). Elle dépasse même les valeurs indiquées par FINDENEGG (1964) pour des lacs oligotrophes ou mésotrophes de moyenne altitude en Autriche.

Il faut souligner que cette productivité estivale correspond à de faibles biomasses algales, le plus souvent inférieures à $0,25 \text{ g}$ de poids frais/ m^3 d'eau. En conséquence, le rapport P/B atteint dans les quatre lacs des taux élevés; ils sont la preuve du renouvellement rapide de la biomasse phytoplanctonique.

Quelques chiffres donneront une idée de la vitesse de renouvellement. On peut admettre tout d'abord que la méthode du ^{14}C mesure approximativement la production nette du phytoplancton; les pertes de carbone par respiration, de l'ordre de 10 % du taux de photosynthèse à saturation par la lumière (STEEMANN-NIELSEN 1960 b), sont sans doute négligeables par rapport aux erreurs d'évaluation de la production journalière. Il faut rappeler ici que cette valeur correspond uniquement à la journée solaire et qu'elle ne tient pas compte de la respiration nocturne. Par ailleurs, plusieurs résultats (PARSONS et al. 1961, LUND 1964, NALEWAJKO 1966, STRATHMANN 1967, WINBERG et collaborateurs 1972) indiquent que 10 % à 15 % du poids frais de phytoplancton sont composés de carbone. Ainsi peut-on tenter quelques estimations. En été, une journée de photosynthèse renouvelle en moyenne 115 % de la biomasse dans le lac de Port-Bielh, 97 % dans le Gourg Nère Inférieur II, 196 % dans le Gourg Nère moyen et 245 % dans le Gourguet.

Des taux de renouvellement aussi élevés ont été signalés dans d'autres lacs; GOLDMAN et al. (1968) estiment par exemple à 151 %

TABLEAU XIV. — Productivité de quelques lacs arctiques et alpins pendant la période de dégel.

Lacs	Zm(m)	Alt. (m)	P (mg C/m ² /jour)			B (■ g de PF/m ²)			P/B		Auteurs
			min.	max.	moy.	min.	max.	min.	max.		
Imikput (Alaska)	2,1	0	30	120	70						KALFF (1967)
Peters (Alaska)	50	850	2	14	6						HOBBIE (1964)
Schrader (Alaska)	55	850	20	167	45						
Lainjauure (Laponie)	43	978	10	80	—	0,12	1,2				NAUWERCK (1967)
Vorderer Finstertaler See (Autriche)	28,5	2 237	35	280	95	4,5	15,7	0,0025	0,035		PECHLANER et al. (1972)
Hinterer Finstertaler See (Autriche)	10,3	2 256	3	35	15	0,8	9,0	0,0010	0,048		
Lunzer See (oligotrophe) (Autriche)	33	607	19	289	89	0,6	16,0	0,017	0,100		TILZER (1972 a)
Traunsee (oligotrophe) (Autriche)	197	422	17	150	84	0,6	3,6	0,016	0,061		
Wolfgangsee (oligotrophe) (Autriche)	114	539	28	100	66	2,1	11,6	0,009	0,017		FINDENEKG (1964)
Krottensee (oligotrophe) (Autriche)	47	—	48	63	56	2,0	5,5	0,009	0,029		
Attersee (oligotrophe) (Autriche)	170	469	15	100	48	1,0	5,1	0,010	0,038		
Millstättersee (mesotrophe) (Autriche)	140	580	33	260	137	3,7	14,6	0,009	0,023		
Mondsee (mesotrophe) (Autriche)	68	481	44	244	131	2,5	29,0	0,006	0,085		

la part de biomasse algale renouvelée en moyenne par jour d'été dans le lac Majeur. Un maximum de 411 % a été atteint en juillet. Mais, d'une manière générale, le rapport P/B reste le plus souvent inférieur à 0,1 (100 % de renouvellement journalier) dans la majorité des lacs étudiés. Sur 237 valeurs calculées par RODHE (1958) et FINDENEGG (1964, 1965 et 1966) pour des lacs oligotrophes à eutrophes, 68 % sont inférieures à 0,05, 84 % sont inférieures à 0,1 et 7 % seulement supérieures à 0,2.

Dans deux lacs de haute montagne des Alpes autrichiennes le coefficient d'activité du phytoplancton ne dépasse jamais 0,05 en été (PECHLANER et al. 1972, TILZER 1972 a). La biomasse algale de ces lacs, comparable à celle des lacs de moyenne altitude étudiés par FINDENEGG (tableau XIV) est deux à trois fois plus élevée que dans les lacs du vallon de Port-Bielh, Gourg Nère Inférieur II excepté. Son taux de renouvellement estival est en moyenne quinze fois moindre qu'au lac de Port-Bielh, trente fois moindre qu'au Gourguet. Pour une densité algale à peu près identique, l'activité photosynthétique du phytoplancton du Gourg Nère Inférieur II est environ dix fois supérieure à celle des lacs alpins.

La relation inverse entre biomasse et productivité ne suffit pas à expliquer ces différences. La composition spécifique du phytoplancton, la taille moyenne des éléments et l'état physiologique des cellules sont autant de facteurs susceptibles d'influer sur le rendement photosynthétique des communautés algales (FINDENEGG 1971). La dominance des Périidiniens dans les lacs d'altitude des Alpes et leur absence dans les lacs pyrénéens étudiés est peut-être une des causes des différences de rendement photosynthétique. Cet exemple souligne en tout cas la complexité des lois qui régissent les rapports entre la productivité et la biomasse. Sans doute faudra-t-il rechercher des paramètres plus précis que le volume global ou la quantité de pigments chlorophylliens pour définir un peuplement phytoplanctonique et prévoir sa capacité productive. Cette voie permettrait peut être d'utiliser les organismes comme indicateurs de productivité.

IV. — CONCLUSION

La persistance d'une épaisse couche de glace et de neige pendant plus de six mois réduit considérablement la productivité primaire des lacs de montagne. Au lac de Port-Bielh, quelques espèces d'algues planctoniques estivales subsistent sous cet écran lumineux. Leur activité photosynthétique, à peine décelable à partir du mois de janvier, ne parvient pas à équilibrer les pertes par respiration et par sédimentation. Contrairement aux lacs alpins, il n'existe pas

de populations de Dinoflagellés aptes à compenser l'atténuation de la lumière par une migration verticale et assurer ainsi la persistance de la photosynthèse sous la glace en hiver. Les processus de décomposition prédominent; plus intenses au contact du fond, ils aboutissent à la formation de biomasses importantes de bactéries, associées à des algues hétérotrophes (Cyanophycées, *Astasia*), et se traduisent par une augmentation de l'assimilation obscure de ^{14}C et par une consommation d'oxygène. En l'absence d' O_2 et aux faibles températures hivernales, ces processus de décomposition sont cependant très ralentis : pour l'ensemble du lac, la consommation d'oxygène sous la glace est inférieure à 0,01 mg/litre/24 h. Il en résulte une accumulation de matières organiques dans les sédiments dont la teneur (25 à 35 % du poids sec) est comparable à celle de certains lacs eutrophes.

Les taux de production du phytoplancton des lacs du vallon de Port-Bielh sont relativement élevés en été. Ils sont sous la dépendance d'un complexe de facteurs, agissant en étroite interaction, et que l'on peut regrouper en trois composantes principales : la pénétration de l'énergie lumineuse, la circulation des eaux et la prédation par le zooplancton.

Dans ces lacs peu profonds et très transparents, l'activité photosynthétique se manifeste au sein de toute la masse d'eau. Aux fortes intensités lumineuses de surface correspond une inhibition de la photosynthèse. Ce phénomène est réversible et paraît d'autant plus important que la disponibilité en substances nutritives est faible. Au lac de Port-Bielh, il est probable que la distribution des algues planctoniques, en période de stratification thermique, résulte de cette inhibition de surface. Toutefois, les biomasses les plus importantes ne correspondent pas à la zone de photosynthèse optimale; les pertes par respiration, excrétion de produits extracellulaires et prédation par le zooplancton sont sans doute plus importantes dans les couches supérieures, plus chaudes et plus éclairées.

Cette distribution du phytoplancton en période de stagnation, jointe au développement important d'algues benthiques (*Nitella flexilis*, Diatomées et Chlorophycées péripHYLIQUES et épipÉLIQUES) se traduit par l'appauvrissement de l'hypolimnion en éléments dissous (CO_2 , $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, SiO_2). Parmi ces éléments, la faible teneur en CO_2 libre de ces eaux peu tamponnées paraît être un facteur limitant la productivité primaire. Il existe probablement un phénomène de concurrence entre les deux communautés, l'absorption des substances nutritives au niveau des sédiments par les algues benthiques contribuant à la diminution de la densité de phytoplancton dans la zone pélagique. Lorsque le gradient thermique s'atténue et qu'augmente, en conséquence, la masse d'eau soumise à une circulation, le renouvellement des substances nutri-

tives à partir des sédiments est accru. L'augmentation des taux de photosynthèse à l'isothermie d'automne ainsi que leurs valeurs, toujours plus élevées, dans les lacs peu profonds de même altitude montrent que les échanges entre l'eau et les sédiments favorisent la productivité primaire. L'effet inhibiteur des radiations U.V. ne semble pas jouer, par contre, un rôle important sur le développement du phytoplancton des lacs de haute montagne. L'activité photosynthétique du phytoplancton dépend davantage de la proximité des sédiments et des possibilités d'enrichissement de l'eau à leur contact que d'une distance par rapport à la surface du lac.

Le zooplancton limite la formation de biomasses phytoplanctoniques importantes. Les fortes densités d'organismes filtreurs qui peuplent la zone pélagique du lac de Port-Bielh et, corrélativement, les faibles quantités de phytoplancton présentes en été, malgré un taux de renouvellement élevé, permettant de supposer que la majeure partie des algues planctoniques est consommée avant leur sédimentation. Ce processus accélère le recyclage des éléments nutritifs et assure une productivité relativement élevée et à peu près constante en été.

Par suite de son renouvellement rapide, le phytoplancton suffit vraisemblablement à assurer la nutrition des consommateurs pélagiques; son rôle est sans doute minime pour la nutrition des organismes benthiques. Ceux-ci ont à leur disposition des biomasses importantes d'algues benthiques sur la totalité du fond, avec une production dépassant probablement celle du phytoplancton.

RÉSUMÉ

Le phytoplancton et la productivité primaire ont été étudiés au lac de Port-Bielh (2 285 m), de juin 1967 à octobre 1971, ainsi que dans trois lacs voisins de plus faibles dimensions, en 1968. L'évolution du peuplement phytoplanctonique et de la productivité primaire et ses relations avec les composantes physiques, chimiques et biologiques de ces milieux lacustres de haute montagne sont analysées dans ce travail.

Le phytoplancton se compose d'espèces de petite taille (nannoplancton) où dominent des formes flagellées (Chrysomonadines et Cryptomonadines) et des Diatomées (*Cyclotella*). Les Chlorophycées sont peu abondantes, les Péridiniens pratiquement absents. Si ces groupes se succèdent au cours de l'été de façon à peu près identique, le peuplement des quatre lacs diffère, tant sur le plan qualitatif que quantitatif.

Le cycle annuel du phytoplancton du lac de Port-Bielh se caractérise par la succession de deux périodes distinctes. En hiver, les quantités d'algues sont réduites (3 à 28 mg de Poids frais/m³); près du fond se développent d'importantes populations de bactéries anaérobies, associées à des Cyanophycées et à *Astasia* sp. En été, la biomasse algale est de 180 mg de Poids frais/m³ en moyenne, elle atteint un maximum

(420 à 510 mg de Poids frais/m³) chaque année trois semaines à un mois après la disparition de la glace. Pour la majorité des espèces, les populations les plus denses se développent dans la zone profonde du lac, en période de stratification thermique. L'isothermie d'automne entraîne une répartition homogène des algues dans toute la masse d'eau.

En hiver, la productivité primaire du lac de Port-Bielh, très faible sous la glace, est de l'ordre de 10 µg C/m³/jour; la fixation de carbone à l'obscurité est relativement importante, notamment dans la zone profonde. En été, l'assimilation obscure représente généralement moins de 2 % de la photosynthèse; la productivité moyenne est de 18,9 mg C/m³/jour avec deux maxima (23,5 à 36,3 mg C/m³/jour) qui correspondent, le premier, au pic de phytoplancton, le second, à l'isothermie d'automne. Le coefficient d'activité du phytoplancton est élevé (0,143 mg C/mg de Poids frais/jour en moyenne); il augmente progressivement au cours de l'été, corrélativement à la diminution de la biomasse et du volume moyen des éléments du phytoplancton.

La productivité des lacs de faible profondeur est deux à quatre fois supérieure à celle du lac de Port-Bielh. Cette différence peut-être attribuée à leur constante homothermie qui favorise les échanges permanents entre la vase et l'eau. La composition et la densité du peuplement phytoplanctonique et sa productivité paraissent liées au régime hydrologique qui détermine l'évolution des composantes chimiques.

La lumière joue un rôle important dans la dynamique du phytoplancton de ces lacs d'altitude. Son atténuation par la glace et la neige empêche pratiquement tout processus d'assimilation photosynthétique pendant les six mois d'hiver. Durant la période estivale, et par suite de la forte transparence des eaux, les phénomènes d'inhibition réduisent la photosynthèse. Dans le lac de Port-Bielh, cet effet est sensible jusqu'à 8 à 10 mètres de profondeur. L'analyse des profils verticaux de photosynthèse pendant l'isothermie d'automne et au cours d'une journée montre que la relation photosynthèse-lumière peut être décrite par une loi générale commune à tous les milieux aquatiques. La comparaison avec les lacs de faible profondeur et les relations entre la biomasse algale et le rapport P/B indiquent cependant que la lumière n'agit pas indépendamment des paramètres chimiques; son effet inhibiteur paraît d'autant plus prononcé que la disponibilité en sels dissous est faible. La productivité des lacs de montagne résulte sans doute de l'action conjuguée de ces deux facteurs, la température intervenant apparemment peu sur l'activité photosynthétique des algues.

Dans le lac de Port-Bielh, après la disparition de la glace, le développement du phytoplancton entraîne un appauvrissement en substances dissoutes. Les teneurs minimales, à la fin de la période de stratification thermique, correspondent à une diminution de la biomasse algale et de la productivité. Parmi les facteurs responsables de cette diminution, la faible teneur en CO₂ libre paraît jouer un rôle important.

Il n'existe pas de correspondance étroite entre l'évolution de la productivité et celle de la biomasse algale. Dans le lac de Port-Bielh, la poussée de photosynthèse automnale n'entraîne pas une augmentation de la biomasse ou une diminution de l'indice de diversité. Pendant la stratification d'été, les fortes biomasses algales se forment à une profondeur supérieure à celle de l'optimum de photosynthèse journalier. Ces différences peuvent être attribuées à l'action du zooplancton dont la répartition verticale, la composition et la densité varient au cours de l'été.

Comparés avec d'autres lacs d'altitude et des lacs arctiques, les lacs du vallon de Port-Bielh se distinguent par une forte productivité estivale,

voisine de celle de certains lacs mesotrophes alpins. Malgré une activité photosynthétique intense, la biomasse de phytoplancton reste cependant assez faible du fait de la courte durée de vie des organismes nannoplanc-toniques qui la composent et de la prédation par le zooplancton.

PHYTOPLANKTON AND PRIMARY PRODUCTION OF SEVERAL HIGH ALTITUDE LAKES IN THE PYRÉNÉES.

Phytoplankton and primary production has been studied in Lake Port-Bielh (2 285 m) from June 1967 to October 1971, and also in three neighbouring lakes of smaller size in 1968. This investigation describes the changes in the phytoplankton population and in primary production, and examines the relationships of these changes to physical, chemical and biological components of the environment of high, mountain lakes.

The phytoplankton is composed of species of small size (nannoplankton) with flagellates (Chryomonads and Cryptomonads) and diatoms (*Cyclotella*) predominant. The Chlorophyceae are less abundant and the Peridiniaceae are virtually absent. Although these groups succeed one another in an almost identical way throughout the summer, the population of the four lakes differ, both on the qualitative and quantitative plane.

The annual cycle of phytoplankton in Lake Port-Bielh is characterised by the succession of two distinct periods. In winter, the quantity of algae is greatly reduced (3-28 mg fresh weight/m³); and important populations of anaerobic bacteria associated with Cyanophyceae and *Astasia* sp. develop near to the bottom. In summer, the algal biomass has a mean value of about 180 mg fresh weight/m³; and reaches its annual (420-510 mg fresh weight/m³) three to four weeks after the disappearance of the ice. For most species, the most dense populations develop in the profundal zone of the lake during the period of thermal stratification. The isothermy of autumn produces a homogenous distribution of algae in all the water mass.

In winter, the primary production of Lake Port-Bielh is very weak beneath the ice and is of the order of 10 μ g C/m³/day; the fixation of carbon in the dark is relatively important, notably in the profundal zone. In summer, the dark assimilation generally represents less than 2 % of the photosynthesis; the mean productivity is 18.9 mg C/m³/day with two maxima (23.5-36.3 mg C/m³/day), the first of which corresponds with the peak in the phytoplankton and the second if which corresponds with the autumn period of isothermy. The coefficient of phytoplankton activity is high (average value 0.143 mg C/mg fresh weight/day); it increases progressively throughout the summer and correlatively with the decrease in the biomass and mean volume of elements of the phytoplankton.

The productivity of shallower lakes is two to four times higher than that of Lake Port-Bielh. This difference is perhaps due to their constant homothermy which favours constant exchanges between the mud and the water. The composition and the density of the phytoplankton population and its productivity appears to be linked to the hydrological regime which determines the evolution of chemical components.

Light plays an important role in the dynamics of the phytoplankton of these high lakes. Its attenuation by ice and snow impedes practically

all processes of photosynthetic assimilation during the six winter months. During the summer period, as a result of the high transparency of the water, the phenomena of inhibition reduce photosynthesis. In Lake Port-Bielh, this effect is noticeable down to a depth of 8 to 10 metres. Analysis of vertical profiles of photosynthesis during the autumnal isothermy and in the course of a day shows that the relationship of photosynthesis to light is possibly described by a general law common to all aquatic environments. Comparison with the shallower lakes and the relationships between algal biomass and the P/B ratio indicates however that light does not act independently from chemical factors; its inhibitory effect appears to be more marked when availability of dissolved salts is low. The productivity of mountain lakes is without doubt the consequence of the joint action of these two factors, the temperature intervening apparently less on the photosynthetic activity of the algae.

In Lake Port-Bielh, after the disappearance of the ice, the development of phytoplankton produces an impoverishment of dissolved substances. The minimum values, at the end of the period of thermal stratification, correspond to a decrease in algal biomass and productivity. Amongst the factors responsible for this decrease, the poor content of free CO₂ appears to play an important role.

There is not a close agreement between changes in productivity and algal biomass. In Lake Port-Bielh, the increased photosynthesis in autumn does not produce an increase in biomass or a decrease in the diversity index. During the summer period of stratification, the greatest algal biomass appears at a depth higher than that for optimum daily photosynthesis. These differences can be attributed to the activity of zooplankton whose vertical distribution, composition and density varies throughout the summer.

Compared with other high altitude lakes and arctic lakes, the lakes of the valley of Port-Bielh are distinguished by a high summer productivity which is close to that of some mesotrophic alpine lakes. In spite of intense photosynthetic activity, the phytoplankton biomass remains fairly low because of the short life-span of nannoplanktonic organisms which form the biomass, and because of predation by zooplankton.

TRAVAUX CITÉS

- AMBACH (W.) ET HABICHT (H. L.). 1962. — Untersuchungen der Extinctionseigenschaften des Gletschereises und Schnees. *Arch. Meteorol., Geophys. Bioklimatol., sér. B.*, 11 : 512-532.
- ARTHUR (C. R.) ET RIGLER (F. A.). 1967. — A possible source of error in the C₁₄ method of measuring primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* 12, 1 : 121-124.
- BEETON (A. M.). 1957. — Relationship between Secchi disk readings and light penetration in Lake Huron. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 87 : 73-79.
- BESCH (W. K.), BACKHAUS (D.), CAPBLANCQ (J.) ET LAVANDIER (P.). 1972. — Données écologiques sur les algues benthiques de haute montagne dans les Pyrénées. I. Diatomées. *Annls Limnol.*, 8 (2) : 103-118.
- BOURRELLY (P.). 1954. — Recherches sur les Chrysophycées : morphologie, phylogénie, systématique. *Thèse Fac. Sciences Paris, Série A 2704 N° 3576. Mémoire Hors série I in-8° (1957) : 412 p.*

- BROUARDEL (J.) ET RINCK (E.). 1963. — Mesure de la production organique en Méditerranée dans les parages de Monaco, à l'aide du ^{14}C . *Ann. Inst. Océanogr.*, 40 (2) : 109-164.
- CAPBLANCO (J.) ET LAVILLE (H.). 1969. — Etude morphométrique et physico-chimique de neuf lacs du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, (1968), 4 (3) : 275-324.
- CAPBLANCO (J.) ET LAVILLE (H.). 1972 — Etude de la productivité du lac de Port-Bielh (Pyrénées-Centrales). *Proc. UNESCO-IBP Symposium on Productivity Problems of Freshwaters, Kazimierz-Dolny, Poland. May 6-12 1970* : 73-88.
- CAPBLANCO (J.), DÉCAMPS (H.) ET LAVILLE (H.). 1972. — Sauver d'eux-mêmes les lacs de montagne. *Sciences Progrès Découvertes*, N°3450, Déc. 72 : 31-38.
- CHOUARD (P.). 1949. — Caractères généraux des Pyrénées Centrales entre Gaves et Nestes. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 96 (10) : 7-15.
- CHU (S. P.). 1942. — The influence of the mineral composition of the medium on the growth of planktonic algae. I. Methods and culture media. *J. Ecol.*, 30 (284-325).
- CHU (S. P.). 1943. — The influence of the mineral composition of the medium on the growth of planktonic algae. II. The influence of the concentration of inorganic nitrogen and phosphate phosphorus. *J. Ecol.*, 31 : 109-148.
- DOTY (M. S.) ET OGURI (M.). 1957. — Evidence for a photosynthetic daily periodicity. *Limnol. Oceanogr.*, 2 : 37-40.
- EDMONSON (W. T.) ET WINBERG (G. G.). 1971. — A manual on methods for the Assesment of secondary Productivity in fresh waters. *IBP. Handbook n° 17. Blackwell Scientific Publications, Oxford et Edimburg* : 358 p.
- ELSTER (H. J.). 1965. — Absolute and relative assimilation rates in relation to phytoplankton populations. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* (suppl.) 18 : 77-103.
- FINDENEGG (I.). 1943. — Untersuchungen über die Ökologie und die Produktionsverhältniss des Planktons im Kärntner Seengebiete. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 43 : 368-429.
- FINDENEGG (I.). 1964. — Produktionsbiologie, Planktonuntersuchungen an Östalpenseen. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 49 (3) : 381-416.
- FINDENEGG (I.). 1965. — Relationship between standing crop and primary productivity. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* (suppl.) 18 : 271-289.
- FINDENEGG (I.). 1966. — Phytoplankton und Primärproduktion einiger ostschweizerischer Seen und des Bodenses. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 28 (2) : 148-171.
- FINDENEGG (I.). 1971. — Die Produktionsleistungen einiger planktischer Algenarten in ihrem natürlichen Milieu. *Arch. Hydrobiol.*, 69 : 273-293.
- FOGG (G. E.). 1965. — Algal cultures and phytoplankton ecology. *Univ. of Wisconsin Press. Madison* : 126 p.
- FOGG (G. E.). 1971. — Extracellular products of algae in Freshwater. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 5 : 1-25.
- FOGG (G. E.), NALEWAJKO (C.) ET WATT (W. D.). 1965 — Extracellular products of phytoplankton photosynthesis. *Proc. R. Soc. B*, 162 : 517-534.
- FOGG (G. E.) ET WATT (W. D.). 1965. — The kinetics of release of extracellular products of photosynthesis by phytoplankton. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* (suppl.) 18 : 165-174.

- GOLDMAN (C. R.). 1968. — The use of absolute activity for eliminating serious errors in the measurement of primary productivity with C^{14} . *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 32 (2) : 172-179.
- GOLDMAN (C. R.), MASON (D. T.) ET WOOD (B. J.). 1963. — Light injury and inhibition in antarctic fresh water phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 8 : 313-322.
- GOLDMAN (C. R.), GERLETTI (M.), JAVORNICKY (P.), MELCHIORI-SANTOLINI (U.) ET DE AMEZAGA (E.). 1968. — Primary productivity, bacteria, phyto. and zooplankton in lake Maggiore : Correlations and relationships with ecological factors. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 23 : 49-127.
- HALLDAL (P.). 1967. — Ultraviolet action spectra in algology. A review. *Photochem. photobiol.*, 6 : 445-460.
- HOBBIE (J. E.). 1964. — ^{14}C measurements of primary production in two arctic alaskan lakes. *Verh. internat. Verein. Limnol.*, 15 : 360-364.
- HOBBIE (J. E.) ET WRIGHT (R. T.). 1965. — Competition between planktonic bacteria and algae for organic solutes. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* (suppl.) 18 : 175-185.
- HUTCHINSON (G. E.). 1957. — A treatise on limnology. I. Geography, physics and chemistry. *John Wiley and Sons, Inc. New York, Chapman and Hall, Ltd. London* : 1 015 p.
- JAVORNICKY (P.). 1958. — The revision of some quantitative methods for phytoplankton research. *Sci. Pap. Inst. Chem. Techn. Prague*, 1 : 283-367.
- JORGENSEN (E. G.). 1964. — Adaptation to different light intensities in the Diatom *Cyclotella meneghiniana* (Kutz). *Physiologia Pl.*, 17 : 136-145.
- KALFF (J.). 1967. — Phytoplankton dynamics in an arctic lake. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 24 (9) : 1 861-1 871.
- LAVILLE (H.). 1972 a. — Recherches sur les Chironomides (Diptera) lacustres du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). I. Systématique, écologie, phénologie. *Annls Limnol.*, (1971), 7 (2) : 173-332.
- LAVILLE (H.). 1972 b. — Recherches sur les Chironomides (Diptera) lacustres du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). II. Communautés et production. *Annls Limnol.*, (1971), 7 (3) : 335-414.
- LUND (J. W. G.). 1949. — Studies on *Asterionella*. I The origin and nature of the cells producing seasonal maxima. *J. Ecol.*, 37 : 389-419.
- LUND (J. W. G.). 1964. — Primary production and periodicity of Phytoplankton. *Verh. internat. Verein. Limnol.*, 15 : 37-56.
- LUND (J. W. G.). 1965. — The ecology of the fresh-water phytoplankton. *Biol. Rev.*, 40 (2) : 231-293.
- LUND (J. W. G.) KIPLING (C.) ET LE CREN (E. D.). 1958. — The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimation by counting. *Hydrobiologia*, 11 : 143-170.
- MARGALEF (R.). 1965. — Ecological correlations and the relationship between primary productivity and community structure. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* (suppl.), 18 : 355-364.
- MARSHALL (S. M.) ET ORR (A. P.). 1955. — Experimental feedings of the Copepod *Calanus finmarchicus* (Gunner) on phytoplankton cultures labelled with C^{14} . *Deep Sea Res.*, 3 : 110-114.
- MORTIMER (C. H.). 1941-42. — The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.*, 29 : 280-329; 30 : 147-201.
- McMAHON (J. W.). 1965. — Some physical factors influencing the feeding behavior of *Daphnia magna* Straus. *Can. J. Zool.*, 43 : 603-611.

- NALEWAJKO (C.). 1966. -- Dry weight, ash and volume data for some freshwater planktonic algae. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 23 : 1 285-1 287.
- NAUWERCK (A.). 1959. -- Zur Bestimmung der Filtrierate limnischer Planktontiere. *Arch. Hydrobiol.* (suppl.) 25 : 83-101.
- NAUWERCK (A.). 1963. -- Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symb. bot. upsal.*, 17 (5) : 163 p.
- NAUWERCK (A.). 1966. -- Beobachtungen über das Phytoplankton klarer Hochgebirgsseen. *Schweiz Z. Hydrol.*, 28 (1) : 4-28.
- NAUWERCK (A.). 1967. -- Das Latnjajaureprojekt. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 47 : 56-75.
- NAUWERCK (A.). 1968. -- Das Phytoplankton des Latnjajaure 1954-1965. *Schweiz Z. Hydrol.*, 30 (1) : 188-216.
- OHLE (W.). 1958. -- Diurnal production and destruction rates of phytoplankton in lakes. *Rapp. Cons. Explor. Mer*, 144 : 129-131.
- OSMERA (S.). 1966. -- Zur Methode der Festsetzung der Biomasse einiger Planktonkrebstiere. *Zool. listy*, 15 : 79-83.
- OVERBECK (J.). 1962. -- Untersuchungen zum Phosphathaushalt von Grünalgen. III. Das Verhalten der Zellfraktionen von *Scenedesmus quadricauda* (Turp) Breh. im Tageszyklus unter verschiedenen Belichtungsbedingungen und bei verschiedenen Phosphatverbindungen. *Arch. Mikrobiol.*, 41 : 11-26.
- PARSONS (T. R.), STEPHENS (K.) ET STRICKLAND (J. D. H.). 1961. -- On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 18 (6) : 1 001-1 016.
- PAVONI (M.). 1963. -- Die Bedeutung des Nannoplanktons im Vergleich zum Netzplankton. *Schweiz. Z. Hydrobiol.*, 25 : 219-341.
- PECHLANER (R.). 1964. -- Planktonproduction in natural lakes and hydroelectric water basins in the alpine region of the Austrian Alps. *Verh. internat. Verein. Limnol.*, 15 : 375-383.
- PECHLANER (R.). 1966. -- Die Finstertaler Seen (Kühtal, Österreich). I. Morphometrie, Hydrographie, Limnophysik und Limnochemie. *Arch. Hydrobiol.*, 62 : 165-230.
- PECHLANER (R.). 1967. -- Die Finstertaler Seen (Kühtal, Österreich). II. Das Phytoplankton. *Arch. Hydrobiol.*, 63 : 145-193.
- PECHLANER (R.). 1971. -- Factors that control production rates and biomass of phytoplankton in high-mountain lakes. *Mitt. internat. Verein. Limnol.*, 19 : 125-145.
- PECHLANER (R.), BRETSCHKO (G.), GOLLMANN (P.), PFEIFER (H.), TILZER (M.) ET WEISSENBACH (H. P.). 1972. -- The production processes in two high mountain lakes (Vorderer and Hinterer Finstertaler See, Kühtal, Austria). *Proc. UNESCO-IBP Symposium on Productivity Problems of Freshwaters. Kazimierz-Dolny, Poland. May 6-12 1970* : 237-267.
- REY (J.). 1969. -- Ecologie des Cladocères du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.* (1968), 4 (3) : 325-356.
- REY (J.) ET CAPBLANCQ (J.). (en prép.). -- Peuplement zooplanctonique d'un lac d'altitude des Pyrénées.
- RICHMAN (S.). 1966. -- The effect of phytoplankton concentration on the feeding rate of *Diatomus oregonensis*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 16 : 392-398.
- RIGLER (F. H.). 1961 a. -- The uptake and release of inorganic phosphorus by *Daphnia magna* Straus. *Limnol. Oceanogr.*, 6 : 165-174.
- RIGLER (F. H.). 1961 b. -- The relation between concentration of food and feeding rate of *Daphnia magna*. *Can. J. Zool.*, 39 (6) : 857-868.

- RIGLER (F.H.). 1964. — The phosphorus fractions and turnover time of inorganic phosphorus in different types of lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 9 : 511-518.
- ROMANENKO (W.L.). 1964. — Heterotrophic assimilation of CO₂ by the aquatic microflora. *Microbiologia*, 33 (4) : 679-683.
- RODHE (W.). 1948. — Environmental requirements of Fresh-water plankton algae. Experimental studies in the ecology of phytoplankton. *Symb. bot. upsal.*, 10 (1) : 1-149.
- RODHE (W.). 1958. — Primärproduktion und Sectypen. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 13 : 121-141.
- RODHE (W.). 1962. — Sulla produzione di fitoplancton in laghi trasparenti di alta montagna. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 15 : 21-28.
- RODHE (W.). 1965. — Standard correlations between pelagic photosynthesis and light. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, (suppl.) 18 : 365-381.
- RODHE (W.), VOLLENWEIDER (R. A.) ET NAUWERCK (A.). 1958. — The primary production and standing crop of phytoplankton. In : *Perspectives in Marine Biology* (édité par A. A. Buzzati-Traverso), University of California Press : 299-322.
- RODHE (W.), HOBBI (J. E.) ET WRIGHT (R. T.). 1966. — Phototrophy and heterotrophy in high mountain lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 16 (1) : 302-313.
- RUTTNER (F.). 1937. — Limnologische Studien an einigen Seen der Ostalpen. *Arch. Hydrobiol.*, 32 : 167-319.
- RUTTNER (F.). 1953. — Fundamentals of limnology. *Univ. of Toronto Press* : 242 p.
- RYTHER (J.). 1956. — Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnol. Oceanogr.*, 1 : 61-70.
- SARUHASHI (K.). 1955. — On the equilibrium concentration of carbonic acid substances dissolved in natural water. *Pap. Met. Geophys. Tokyo*, 6 : 39-55.
- SAUBERER (F.). 1962. — Empfehlungen für Durchführung von Strahlungsmessungen an und in Gewässern. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 11 : 1-77.
- SAUNDERS (G. W.), TRAMA (F. B.) ET BACHMAN (R. W.). 1962. — Evaluation of a modified C¹⁴ technique for shipboard estimation of photosynthesis in large lakes. *Gl. Lakes Res. Div. Inst. Sci. Techn. Mich.*, 8 : 1-61.
- SCHINDLER (D. W.). 1971. — Production of phytoplankton and zooplankton in Canadian Shield lakes. *Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium on Productivity Problems of Freshwaters, Kazimierz-Dolny, Poland, May 6-12 1970* : 311-331.
- SCHINDLER (D. W.) ET HOLMGREN (S. K.). 1971. — Primary production and phytoplankton in experimental lakes areas, Northwestern Ontario, and other low carbonate waters, and a liquid scintillation method for measuring ¹⁴C activity in photosynthesis. *J.Fish. Res. Bd. Can.*, 28 : 189-201.
- SMITH (E. L.). 1936. — Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. *Proc. natn. Acad. Sci., Wash.*, 22 : 504.
- SOROKIN (Y. I.). 1965. — On the trophic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, (suppl.) 18 : 187-205.
- SOROKIN (Y. I.) ET KADOTA (H.). 1972. — Techniques for the assessment of microbial production and decomposition in fresh-waters. *IBP Handbook n° 23. Blackwell Scientific Publications, Oxford* : 112 p.

- STEEMANN-NIELSEN (E.). 1952. — The use of radioactive carbone (C_{14}) for measuring organic production in the sea. *J. cons. perm. int. Explor. Mer*, 18 : 117-140.
- STEEMANN-NIELSEN (E.). 1955. — The production of organic matter by the phytoplankton in a Danish lake receiving extraordinarily great amounts of nutrient salts. *Hydrobiologia*, 7 : 68-74.
- STEEMANN-NIELSEN (E.). 1960 a. — Dark fixation of CO_2 and measurements of organic productivity with remarks on chemosynthesis. *Physiologia Pl.*, 13 : 348-387.
- STEEMANN-NIELSEN (E.). 1960 b. — Productivity of the oceans. *A. Rev. Pl. Physiol.*, 11 : 341-362.
- STEEMANN-NIELSEN (E.). 1962. — Inactivation of the photochemical mechanism in photosynthesis as a mean to protect the cells against too high light intensities. *Physiologia Pl.*, 15 : 161-171.
- STEEMANN-NIELSEN (E.). 1965. — On the determination of the activity in C^{14} ampoules for measuring primary production. *Limnol. Oceanogr.*, (suppl.) 10 : 247-253.
- STRATHMANN (R. R.). 1967. — Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (3) : 411-419.
- TALLING (J. F.). 1957 a. — Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytol.*, 56 : 29-50.
- TALLING (J. F.). 1957 b. — The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytol.*, 56 : 133-149.
- TILZER (M.). 1972 a. — Dynamik und Produktivität von Phytoplankton und pelagischen Bakterien in einem Hochgebirgssee (Vorderer Finstertaler See, Österreich). *Arch. Hydrobiol.* (suppl.) 40 (3) : 201-273.
- TILZER (M.). 1972 b. — Bacterial productivity of a high-mountain lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18 : 188-196.
- UTERMÖHL (H.). 1958. — Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 9 : 1-38.
- VOLLENWEIDER (R. A.) ET NAUWERCK (A.). 1961. — Some observations on the C_{14} method for measuring primary production. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 14 : 134-139.
- VOLLENWEIDER (R. A.). 1965. — Calculations models of photosynthesis depth curves, and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, (suppl.) 18 : 425-4557.
- VOLLENWEIDER (R. A.). 1968. — Recherches sur l'aménagement de l'eau Les bases scientifiques de l'eutrophisation des lacs et des eaux courantes sous l'aspect particulier du phosphore et de l'azote comme facteurs d'eutrophisation. *Rapport O.C.D.E. DAS/CSI/68.27* : 128 p.
- VOLLENWEIDER (R. A.). 1969. — A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. *IBP. Handbook N° 12, Blackwell Scientific Publication, Oxford and Edimburg* : 244 p.
- WATT (W. D.). 1965. — Release of dissolved organic material from the cells of phytoplankton populations. *Proc. R. Soc. B.*, 164 : 521-551.
- WINBERG (G. G.) ET Collaborateurs (Ed.). 1971. — Symbols, units and conversion factors in studies of freshwater productivity. *IBP Central Office, 7 Marylebone Road, London*, 23 p.

- WOOD (G. K.). 1970. — Effect of the beta spectrum on self-absorption of beta radiation from ^{14}C . *Int. J. appl. Radiat. Isotopes*, 21 : 581-586.
- WOOD (G. K.). 1971. — Self-absorption corrections for the ^{14}C method with BaCO_3 for measurement of primary productivity. *Ecology*, 52 (3) : 491-498.
- WRIGHT (J. G.). 1960. — The limnology of Canyon Ferry Reservoir : III. Some observations on the density dependence of photosynthesis and its cause. *Limnol. Oceanogr.*, 5 : 356-361.
- WRIGHT (R. T.). 1964. — Dynamics of a phytoplankton community in an ice covered lake. *Limnol. Oceanogr.*, 9 : 163-178.
- YENTSCH (C. S.) ET RYTHER (J. H.). 1957. — Short-terms variation in phytoplankton chlorophyll and their significance. *Limnol. Oceanogr.*, 2 : 140-142.

FIG. 20. — Évolution et distribution des populations de *Cyclotella* au lac de Port-Bielh, en été.

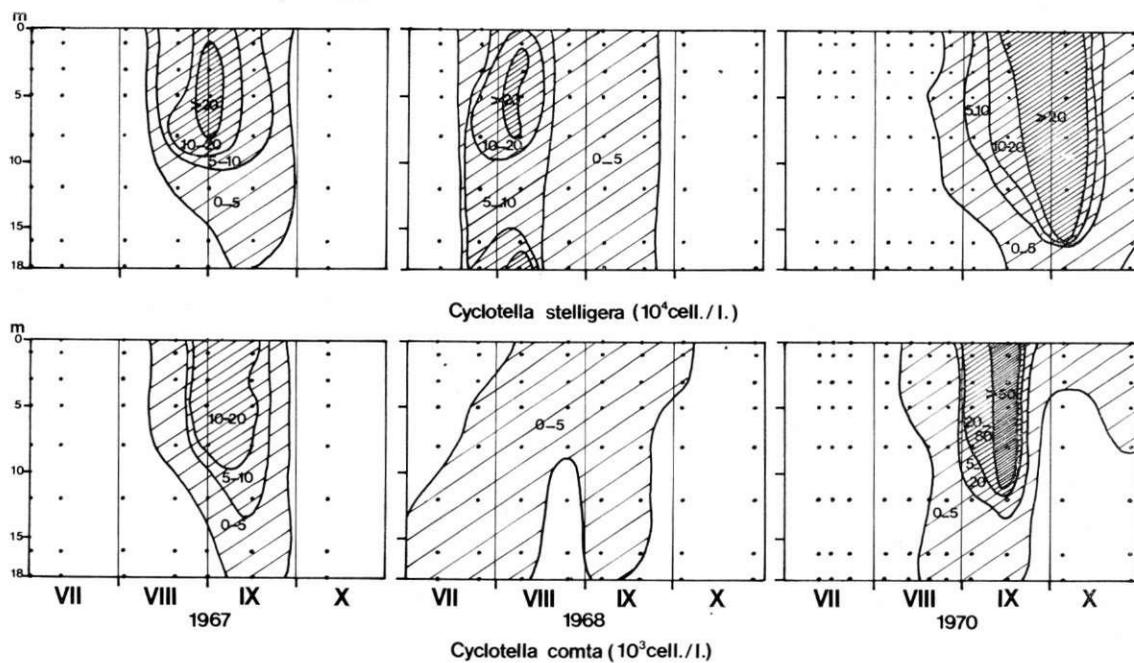


FIG. 21. — Évolution et distribution des populations de Cryptomonadines au lac de Port-Bielh, en été.

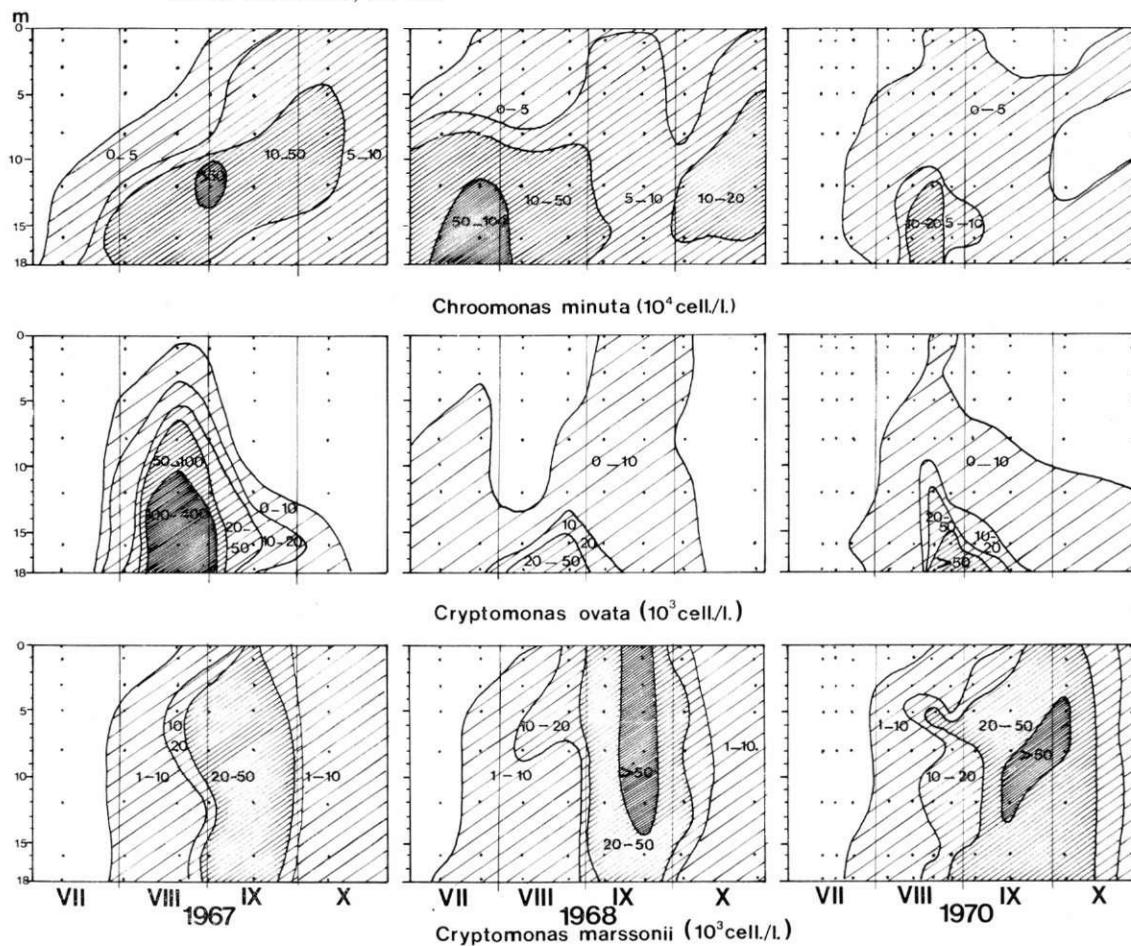


Fig. 18. — Évolution et distribution des populations de trois espèces dominantes de Chlorophycées du lac de Port-Bielh, en été. Hachures horizontales : densité optimale de *Chlamydomonas* sp. A.

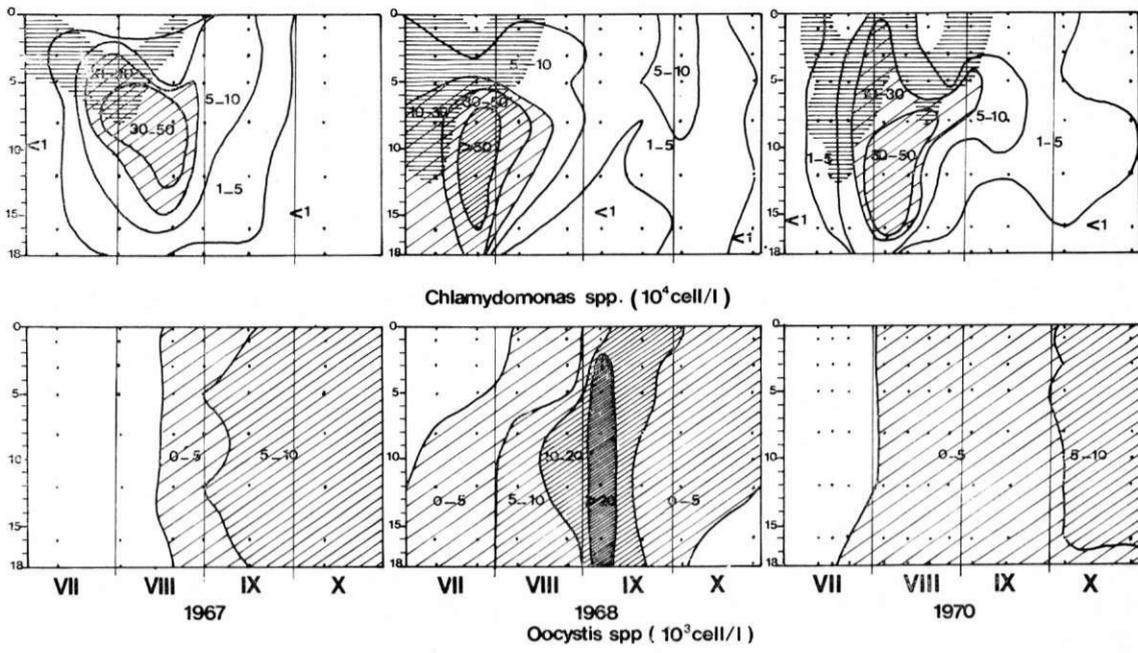


Fig. 19. — Évolution et distribution des populations de Chrysomonadines dominantes au lac de Port-Bielh, en été.

