MESURE DE LA PRODUCTION ORGANIQUE DANS LE LAC LEMAN A L'AIDE DE ^{14}C

par J. BROUARDEL et C. SERRUYA.

1. — TECHNIQUES

La productivité de toutes les eaux, des mers ou des lacs, est représentée par la quantité de matière organique élaborée par le phytoplancton.

Une méthode d'évaluation directe de cette quantité a été innovée par STEEMANN NIELSEN lors de l'expédition océanographique de la *Galathea* en 1951-1952, mais elle peut aussi bien s'appliquer aux eaux douces qu'à la mer. STEEMANN NIELSEN l'employa lors de son étude des lacs alpins en 1959. Depuis, en Limnologie, cette technique a été employée par divers auteurs à l'étranger, mais semble-t-il, jamais encore en France.

La méthode est basée sur l'addition d'un traceur radioactif, le ^{14}C , à l'eau dont on veut mesurer la production organique. Nous l'avons utilisée pour le lac Léman en l'adaptant aux conditions de celui-ci.

1.1. — PRINCIPE DE LA MÉTHODE.

Aux échantillons d'eau dont la teneur en gaz carbonique est connue on ajoute une quantité déterminée de $^{14}\text{CO}_2$ sous forme d'une solution de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. Dans cette eau, exposée à la lumière, le $^{14}\text{CO}_2$ prend part à la réaction de photosynthèse au même titre que le $^{12}\text{CO}_2$. Du carbone 14 se retrouvera donc dans la matière vivante élaborée dont la quantité pourra être évaluée en mesurant sa radioactivité.

En appelant b cette activité, exprimée en nombre de coups par minute sur un dispositif de comptage, a l'activité totale introduite dans l'échantillon d'eau sous forme de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, c la teneur totale, exprimée en mg/1, du CO_2 de l'eau mise en expérience, la quantité de matière organique produite sera :

$$\text{CO}_2 \text{ assimilé, mg/1} = \frac{b.c.}{a}$$

Pour traduire la productivité réelle, les résultats obtenus ainsi doivent cependant subir diverses corrections car la formule ne tient pas compte des facteurs suivants :

- Perte de gaz carbonique par respiration du phytoplancton.
- Différence (d'ailleurs faible) entre la vitesse d'assimilation du ^{14}C et du ^{12}C .
- Enrichissement de l'échantillon d'eau en gaz carbonique par respiration du zooplancton.
- Participation à l'édification de la matière vivante autrement que par photosynthèse.

La mesure de l'activité b du plancton fournie par la formule représente ce que l'on a appelé la « production nette apparente » de la communauté zoo + phytoplancton.

Pour déterminer la quantité de matière organique élaborée il faut donc déterminer les trois facteurs a , b , c de la formule.

Cette production ne peut se faire que si l'éclairement est suffisant car depuis la surface de l'eau la photosynthèse diminue régulièrement pour s'annuler à une profondeur qui dépend des conditions locales. C'est pourquoi au cours de ces expériences avons nous fait quelques mesures photométriques.

Pour mesurer la productivité dans le Léman, nous avons employé la méthode que nous avons antérieurement appelée [1963] méthode de référence et dénommée par la plupart des auteurs « méthode in situ » qui seule jusqu'à présent donne des résultats qui se rapprochent le plus de ceux qui pourraient être obtenus dans les conditions réelles.

Elle consiste essentiellement à prélever des échantillons d'eau à différentes profondeurs, puis après les avoir enrichis en ^{14}C à effectuer l'expérience de photosynthèse en immergeant, pendant un certain temps, les flacons qui les contiennent aux profondeurs qui correspondent à celles des prélèvements.

1.2. — TECHNIQUES RADIOCHIMIQUES.

Nous ne ferons ici qu'un résumé de ces techniques car nous en avons donné tous les détails dans les Annales de l'Institut Océanographique [1963] lors de notre étude de la productivité organique en Méditerranée, dans les parages de Monaco. Elles sont ici rigoureusement les mêmes.

Préparation en laboratoire d'une solution stérile de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3^1$.

L'activité de cette solution doit être en rapport avec la richesse
b.c.
 présumée en phytoplancton. En effet, la formule — qui donne
a

1. Toutes les solutions ont été préparées au Laboratoire de Chimie Appliquée de l'École Nationale de Chimie, par le D^r RINCK que nous tenons à remercier ici.

la quantité de matière organique élaborée montre que pour une production donnée, l'activité b, du phytoplancton, est d'autant plus faible que l'activité a, introduite est faible.

Comme nous ignorions tout de l'ordre de grandeur de la productivité dans le Léman, nous avons utilisé pour nos expériences préliminaires des solutions identiques à celles employées à Monaco et dont l'activité était de $13 \mu \text{ C/ml}$. Cette activité s'étant révélée beaucoup trop élevée nous l'avons réduite de moitié, puis du quart. Cette activité pourrait encore être réduite, tout au moins à certaines époques car, ainsi que nous le verrons, l'amplitude de la variation saisonnière de la productivité du Léman est considérable.

Pour préparer la solution radioactive de bicarbonate de sodium on part de $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ pratiquement pur, fourni par les piles atomiques.

La transformation en sel de sodium se fait dans l'appareil décrit par STEMANN NIELSEN [1953] suivant la technique qu'il a indiquée. La solution une fois prête est mise en ampoules.

Nous avons utilisé des ampoules de 30 ml qui présentent l'avantage par leur volume, de permettre de faire en un minimum de temps le marquage au ^{14}C de toute la série d'échantillons nécessaires à une expérience complète.

Après fermeture des ampoules par fusion du verre on procède à leur stérilisation. Nous insistons encore ici sur l'importance de cette opération. Elle doit être parfaite sinon toute mesure de productivité risque d'être faussée. La productivité propre à la culture qui se développerait accidentellement dans l'ampoule s'ajouterait en effet à la productivité cherchée de l'échantillon d'eau. Personnellement nous avons opéré la stérilisation à l'autoclave à 120° pendant une demi-heure.

Étalonnage de la solution radioactive de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. Détermination de a.

Il n'est pas possible de mesurer directement l'activité de la solution de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ aussi est-on obligé de précipiter le $^{14}\text{CO}_3$ sous forme de $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ en même temps que $\text{Ba}^{12}\text{CO}_3$.

L'activité d'un tel précipité dépend non seulement de sa teneur réelle en ^{14}C mais aussi de l'épaisseur de la couche de $\text{Ba}^{12}\text{CO}_3$ que le rayonnement β très mou doit traverser.

Pour connaître la véritable activité de la préparation il faut donc déterminer celle qu'elle aurait pour une épaisseur nulle.

Pour cela, on détermine la courbe d'autoabsorption du $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ pour un compteur donné en précipitant une quantité constante de $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ avec des quantités variables, connues, de l'entraîneur $\text{Ba}^{12}\text{CO}_3$ selon la technique que nous avons antérieurement décrite [1963].

Une autre méthode pour la détermination de l'activité de la solution de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ a été proposée par YANKWICH [1947]. Nous avons utilisé ces deux méthodes.

FIG. 1. — Courbe d'auto-absorption.

— Pour la filtration des solutions nous avons utilisé l'appareil de STEEMANN NIELSEN avec des membranes en collodion de la Membran-Filter Gosellschaft à Gottingen d'un diamètre de 35 mm. Des bagues d'étanchéité délimitent une surface utile de 3,14 cm² correspondant à un diamètre de 20 mm. Nous utilisons des filtres de porosité G2 pour laquelle le diamètre moyen des pores est de 0,6 μ .

— La détermination du poids de précipité ne peut se faire directement car les filtres en collodion, légèrement hygroscopiques, n'ont pas un poids constant. Mais on peut le déterminer indirectement car le poids de BaCO_3 est proportionnel au volume de Na_2CO_3 n/10 utilisé pour la précipitation.

— Le comptage s'effectue à l'aide d'un compteur Geiger à fenêtre terminale mince. Nous avons personnellement utilisé des tubes TGC2 de la Tracerlab Waltham M.A. avec compteur d'impulsion Saphymo, Paris.

— Les résultats obtenus permettent de construire la courbe d'auto-absorption en portant en abscisses les volumes de Na_2CO_3 n/10 utilisés pour la précipitation, en ordonnées les activités correspondantes. En prolongeant la courbe jusqu'à l'axe des ordonnées, c'est-à-dire en extrapolant jusqu'à un poids nul de BaCO_3 on obtient l'activité réelle de la solution de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. En divisant cette activité par le volume de la micropipette utilisée, on obtient l'activité nette du ml de la solution considérée (c'est-à-dire le nombre a de la formule) qui sera introduite dans les échantillons d'eau de mer lors des expériences de productivité.

La figure 1 donne un exemple de courbe d'auto-absorption.

1.3. — ÉVALUATION DE LA TENEUR TOTALE EN GAZ CARBONIQUE DES ÉCHANTILLONS. DÉTERMINATION DE C.

La teneur totale c, en CO_2 doit être connue puisqu'elle rentre
b.c.
dans la formule — qui donne la production cherchée.
a

L'anhydride carbonique dissous dans les eaux comprend l'anhydride carbonique combiné (carbonates et bicarbonates) et l'acide carbonique libre.

— La détermination du gaz carbonique libre a été effectuée par alcalimétrie en présence de l'indicateur mixte à base de bleu de thymol et d' α naphthol-phtaléine.

— Les carbonates ont été dosés par acidimétrie en présence de phtaléine.

— Les bicarbonates, par acidimétrie, en présence de l'indicateur à pH 4,5.

Par ailleurs, à diverses reprises nous avons dosé directement l'acide carbonique total par la méthode de Van Slyke. Les résultats obtenus par celle-ci concordent avec ceux obtenus par les méthodes précédentes.

S'il était possible d'adopter pour les calculs de productivité en Méditerranée une valeur moyenne de la teneur en CO_2 , car celle-ci varie peu, il n'en est plus de même pour le Léman.

La valeur moyenne de la teneur en CO_2 totale dans la zone euphotique du Léman, au cours de nos expériences de 1965-66 était de l'ordre de 77 mg/1. Mais cette teneur varie avec la saison, surtout d'ailleurs pour l'eau de surface; ainsi, les valeurs extrêmes trouvées pour celle-ci présentaient un minimum de 61 mg/1 en octobre 1965 et un maximum de 91 en janvier 1966.

Elle varie aussi avec la profondeur. Le maximum de cette variation était de + 33 % entre 0 et 30 m lors d'une expérience d'octobre 1965.

Dans ces conditions il n'est pas possible d'adopter pour c une valeur moyenne. Nous avons utilisé lors de chaque expérience les valeurs fournies par l'analyse en arrondissant cependant celles-ci au multiple de 5 le plus voisin.

1.4. — TECHNIQUE EMPLOYÉE POUR LA DÉTERMINATION DES PRODUCTIVITÉS.

Au cours des années 1965 et 1966, nous avons fait un certain nombre d'expériences dans le lac Léman. Nous allons donner quelques détails concernant la technique employée.

Mode de prélèvement. — Nous avons utilisé la bouteille double qui nous servit en Méditerranée et dont nous avons donné antérieurement la description [1963].

Cet appareil permet de faire un double prélèvement d'un demi-litre chacun grâce à deux tubes jumelés en plexiglas dont l'obturation se fait simultanément. A la descente la circulation de l'eau se fait librement dans les tubes qui ne présentent aucun rétrécissement. L'appareil descendu à la profondeur désirée est déclenché par messenger.

Avec cette bouteille nous avons fait à midi solaire, à chaque station, huit prélèvements doubles aux profondeurs suivantes :

40 m, 30 m, 20 m, 10 m, 5 m, 2,5 m, 1 m, 0 m. en partant toujours de la plus grande profondeur, ici 40 m.

Dès que la bouteille est remontée, une partie de l'eau contenue dans chacun des tubes est transvasée dans des flacons pyrex à bouchons rôdés de 100 ml, une autre partie dans des flacons à parois opaques.

Addition de la solution radioactive de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. — Au fur et à mesure de la remontée des échantillons à bord et du remplissage des flacons, on ajoute à ceux-ci 1 ml de la solution radioactive à l'aide d'une seringue à butée. Puis, à l'aide d'une pissette contenant de l'eau du prélèvement on complète le contenu des flacons et on les bouche.

Immersion des échantillons. — Au fur et à mesure de l'enrichissement en solution radioactive, dès que chaque flacon est bouché il est fixé par un émerillon sur une ligne lestée et immergé à la profondeur même où l'eau qu'il contient a été prélevée.

Exposition. — Les flacons contenant les échantillons étant descendus aux profondeurs correspondant à celles des prélèvements vont y rester exposés pendant une demi-journée solaire. Afin d'éviter l'immobilisation du bateau pendant ce temps, la ligne est fixée sur une bouée.

Filtration. — Après exposition des échantillons, la ligne est repêchée et les flacons sont ramenés au laboratoire où l'on procède aux filtrations.

Nous n'avons pas utilisé ici le dispositif de filtration par vide qui nous servit pour les eaux méditerranéennes mais des appareils de filtration par pression d'air mieux adaptés aux conditions qui nous étaient offertes.

Le corps de l'appareil (schéma *fig. 2*) est constitué par un tube de matière plastique (a) d'un volume intérieur d'environ 150 ml.

A l'extrémité inférieure de celui-ci, une bague filetée (b), de même matière, se visse. Elle permet d'appliquer sur le corps de l'appareil une pastille de verre fritté (c) support du filtre en colloïdion (d). Un joint (e) assure l'étanchéité.

FIG. 2. — Appareil de filtration.

A l'extrémité supérieure, un bouchon fûté (f) muni d'un embout (g) permet de mettre l'appareil en communication avec une bouteille d'air comprimé (en l'occurrence une bouteille de scapandre autonome) qui par l'intermédiaire d'un détenteur assurera à l'intérieur de l'appareil une pression constante d'une atmosphère au cours de la filtration.

Les membranes filtrantes employées sont de même porosité (G2) que celles utilisées lors de la détermination de la courbe d'auto-absorption.

Séchage et stockage. — Après avoir retiré les membranes filtrantes des appareils de filtration on les dispose dans des serres-filtres

qui permettent de les sécher dans un dessiccateur tout en les maintenant planes. Puis, isolées les unes des autres par des anneaux, elles sont stockées dans des boîtes cylindriques en matière plastique, ce qui permet de les accumuler sous un faible volume.

Préparation des filtres. — Avant le comptage, afin d'éliminer le $^{14}\text{CO}_2$ minéral qui a pu se former au cours de l'expérience, on expose les filtres à des vapeurs d'acide chlorhydrique. Après un quart d'heure de cette exposition, les filtres sont portés dans un dessiccateur à vide contenant de la chaux sodée. On élimine ainsi les traces de vapeurs de HCl absorbées par les filtres.

Comptage. — Nous nous sommes servis pour les comptages de l'activité des filtres, tout d'abord de tubes TGC2 avec compteur d'impulsion Saphymo, puis d'un compteur automatique Tracerlab.

Calcul des productivités à partir des comptages. — Les résultats des comptages des filtres porteurs du phytoplancton permettent de construire la courbe de productivité.

Pour cela on calcule tout d'abord, pour chaque échantillon, la quantité de carbone élaborée à partir du nombre de coups/minute observé sur l'installation de comptage.

Ce calcul se fait de la façon suivante :

Prenons un exemple. Il se rapporte à une expérience préliminaire effectuée le 21 août 1964 dans le lac Léman à une station sise à environ 2 km à l'Ouest de Thonon.

Lors de cette première expérience, nous avons employé une solution de $13 \mu \text{C/ml}$ identique à celle employée lors de nos expériences en Méditerranée.

b.c. 12

Nous avons vu que l'on a : $\text{mg C assimilé} = \frac{\text{---}}{\text{a 44}}$

C

12
44

(— représentant le rapport —). Cette quantité ne se rapporte qu'à une demi-journée solaire il faut donc la doubler pour avoir celle de la journée entière.

b.c. 24

On a donc : $\text{mg C assimilé par litre et par jour} = \frac{\text{---}}{\text{a 44}}$

Dans les calculs nous avons pris ici $c = 75 \text{ mg/l}$, valeur moyenne de la teneur de CO_2 total dans la zone euphotique le jour de l'expérience, $b = 1$ et $a = 1,49 \cdot 10^6$, facteur déduit de la courbe d'auto-absorption. Ce qui donne pour 1 coup net observé sur notre installation de comptage une équivalence de $27,4 \cdot 10^{-6} \text{ mg de C par litre et par jour}$.

Le tableau suivant donne le détail de cette expérience :

Profondeur de prélèvement :	0 m	2,50 m	5 m	10 m	15 m	20 m	25 m	30 m	35 m
Coups/minute :	2 000	3 140	1 410	430	178	118	68	30	20
Production en μ gC/l.j :	54,8	86	38,6	11,8	4,8	3,2	1,8	0,8	0,5

Ces résultats permettent de construire la courbe de productivité (fig. 3) en portant en abscisses les quantités de carbone élaboré, en ordonnées les profondeurs de prélèvement des échantillons.

FIG. 3. — Courbe de productivité. 21 août 1964.

A l'aide de cette courbe on peut évaluer la productivité rapportée à 1 m² de surface du plan d'eau, c'est-à-dire la quantité de C élaborée dans une colonne d'eau de 1 m² de surface.

La courbe a été construite sur papier millimétré à une échelle correspondant à 10 μ C/l pour 1 cm d'abscisse et à 5 m pour 1 cm d'ordonnée.

Dans ces conditions, l'aire limitée par la courbe et l'axe des ordonnées est de 12 cm². Or, 1 cm² correspond, par jour, à

$$5 \times 10 \frac{\mu \text{ g. C}}{1} \text{ m, soit } \frac{50 \mu \text{ g. C}}{1}, \text{ or } \frac{1}{\text{m}} = 10 \text{ cm}^2$$

1 m² ayant 10⁴ cm², la production journalière par m², sera donc de $\frac{50}{10} \cdot 10^4 = 50\,000 \mu \text{gC}$, ce qui correspond pour l'aire de 12 cm² à une production journalière de $12 \times 50\,000 \mu \text{gC}$ soit 600 mg de carbone par m² du plan d'eau.

Rappelons que ce résultat qui représente la « production nette apparente » du plancton au cours de la journée solaire ne tient pas compte de l'absorption à l'obscurité, de la respiration diurne ni de la différence de vitesse d'assimilation entre le ¹⁴C et le ¹²C. L'ensemble des corrections qui leurs sont dues représente ici environ + 10 % que l'on doit ajouter aux résultats trouvés pour obtenir la « production réelle brute » de matière organique par photosynthèse.

Une correction plus importante a été récemment signalée par STEEMANN NIELSEN [1965], elle est de l'ordre de + 30 %. Elle provient d'un phénomène appelé par CALVIN [1949] « Back scattering » dû à la réflexion des électrons sur la partie métallique du tube et à l'intérieur du carbonate de Baryum lui-même lors de la détermination de la courbe d'autoabsorption. De ce fait la valeur

de a, dans la formule $\frac{b \cdot c}{a}$ est trop élevée.

Pas plus que les autres auteurs qui jusqu'à présent n'en ont tenu compte, nous avons omis cette correction afin que nos résultats puissent être directement comparés aux leurs¹.

1.5. — PHOTOMÉTRIE.

Au cours des expériences de productivité, nous avons fait quelques expériences de photométrie afin de rechercher si la profondeur à laquelle se situait le 1 % de l'intensité lumineuse de surface, qui d'après STEEMANN NIELSEN et comme nous l'avons constaté nous-même en Méditerranée, constituait bien, ici aussi, la limite au-delà de laquelle la productivité par photosynthèse devient négligeable.

Nous nous sommes servi pour cela de la cellule que nous avons utilisée à Monaco avec sa boîte étanche antérieurement décrite [1965].

1. *Remarque.* — D'après STEEMANN NIELSEN [1960] la productivité annuelle qui correspond à la productivité diurne moyenne diminuée de la consommation nocturne est de 40 % inférieure au total des productivités diurnes de l'année.

Comme d'après le paragraphe ci-dessus, les mesures de productivité diurne devraient être majorées de +40 % pour obtenir la productivité réelle, on voit que la moyenne des mesures des productivités diurnes pendant une année donne, sans correction, le total de la productivité annuelle réelle.

Rappelons au sujet de ces mesures que contrairement aux autres auteurs qui recommandent l'usage d'un milliampèremètre, à faible résistance interne, pour la mesure du courant photoélectrique, nous avons travaillé avec un instrument à haute résistance interne fonctionnant en millivoltmètre. En effet, l'expérience nous a montré que la proportionnalité entre l'éclairement et le courant photoélectrique n'existe, lorsqu'on se sert d'un milliampèremètre, que pour des éclairagements relativement faibles, bien inférieurs à ceux que l'on rencontre dans nos régions. Or, les mesures photométriques se font à partir des éclairagements très intenses existant en surface pour lesquels il n'y a jamais proportionnalité avec le courant photoélectrique. Par contre, en travaillant avec un instrument à haute résistance interne, en millivoltmètre, on observe une proportionnalité rigoureuse entre la tension mesurée aux bornes de la cellule et le logarithme de l'éclairement relatif.

2. — RÉSULTATS

2.1. — PRODUCTIVITÉ PAR LITRE D'EAU. VARIATION EN FONCTION DE LA PROFONDEUR, DE LA SAISON ET DU LIEU DE STATION.

En employant la technique que nous venons de décrire, nous avons fait un certain nombre d'expériences dans le Léman au cours des années 1965 et 1966.

Ces expériences ont été faites régulièrement à une station A, sise à 2 km à l'ouest du laboratoire de Thonon, plus rarement à une station B, plus rapprochée de la côte, à environ 1 km de celle-ci, sur la même radiale. Les tableaux I et II résument les résultats obtenus.

Les résultats sont exprimés en 10^{-3} mgCj, c'est-à-dire en microgrammes de carbonate par litre et par jour, quantités déduites du nombre de coups/minute diminué du Background, compte tenu de la « force » de la solution utilisée.

Pour chaque profondeur figurent deux nombres qui correspondent aux résultats obtenus à partir des prélèvements faits par les deux tubes de l'appareil de prélèvement, puis leur moyenne. Les nombres précédés de l'indication « obs » qui figurent dans les colonnes, correspondent aux échantillons maintenus à l'obscurité. Dans la dernière colonne figure, enfin, la productivité par jour, exprimée en mg de carbone par m² de surface du plan d'eau. Cette productivité est calculée, comme nous l'avons vu, à partir de la surface définie par les courbes.

Ces résultats permettent de construire les courbes de productivité (*fig.* de 4 à 8 pour la station A, *fig.* 9 pour la station B).

TABLEAU I. — Production nette apparente de carbone. Leman. Station A.

Date	En 10 ⁻³ mg par litre et par jour								En mg par m ² et jour
	0 m	1 m	2 m 5	5 m	10 m	20 m	30 m	40 m	
1965									
6 avril	36,3 { 36,3 Obs. 0,60	145 { 145 Obs. 2,40	114,6 { 114,6	95,8 { 98,4 101,1 {	17 { 21,3 25,6 {	6,4 { 6,2 6 {	6 { 5		1 000
29 avril	72,1 { 72,1 Obs. 1,04	123 { 123 Obs. 1,16	146,5 { 139 131,8 {		79,3 { 81,6 83,9 {	3,9 { 4,5 5,1 {	2,2 { 2,2		1 470
25 mai	83,5 { 83,5 Obs. 1,52		130,09 { 130,8 130,07 {	74,3 { 77,8 81,4 {	13,5 { 13,1 12,7 {	0,8 { 0,8 0,9 {	0,4 { 0,4 0,5 {	0,4 { 0,3 0,3 {	800
3 juin	26,4 { 26,2 26 { Obs. 0,64		43,6 { 45,8 47,9 {	31,3 { 36,1 41 {	17,9 { 17,9	1 { 1,1 1,2 {	0,2 { 0,3 0,3 {	0,5 { 0,3 0,2 {	400
25 juin	9,8 { 9,3 8,9 { Obs. 0,56	40 { 41 42 {	78,4 { 72,1 65,8 {	45,3 { 43 40,8 {	20 { 20	6,3 { 5,8 5,4 {	0,8 { 0,8 0,8 {	0,4 { 0,3 0,3 {	530
16 juillet	33,6 { 26,9 20,2 { Obs. 4,2	30,8 { 30,9 31 {	27,8 { 35,8 43,8 {	40 { 40	30 { 30	5,5 { 5,4 5,3 {	3,3 { 3,6 3,8 {	3,8 { 3,5 3,2 {	570
19 août	54,5 { 56,7 59 { Obs. 1,44	98,5 { 108,6 118,8 {	92,6 { 93,6 94,7 {	80,7 { 83 85,7 {	23,8 { 22,9 22 {	1,6 { 1,5 1,4 {	0,5 { 0,5 0,5 {	0,6 { 0,5 0,5 {	800
14 septembre	32,8 { 31,3 29,8 {	110 { 110	107,2 { 100 92,8 {	51,2 { 69,4 87,6 {	22,6 { 22,6	2,5 { 3,5 4,5 {	3,2 { 3,2	1,8 { 1,8	800

7 octobre	147,9 { 136,5 Obs. 1,08	155 { 153	148,2 { 148,5	102,6 { 110,5	26,1 { 28	3,9 { 2,7	1,2 { 0,7	0,3 { 0,3	1 150
15 décembre	9,2 { 8,9 8,7	6,5 { 8,8 11,1	28,7 { 22,7 16,7	12,2 { 14,2 16,2	9,7 { 11 12,3	1,8 { 1,7 1,6	0,3 { 0,2 0,1	0,3 { 0,2 0,1	210
22 décembre	14,8 { 14,2 13,6 { 14,2 Obs. 0,23	17,8 { 15,2 12,6 { 15,2 Obs. 0,27	22,6 { 21,3 20 { 21,3 Obs. 0,22	22,6 { 23,9 25,3 { 23,9 Obs. 0,2	10,5 { 10,2 9,9 { 10,2 Obs. 0,24	2,4 { 2,4 2,4 { 2,4 Obs. 20			250
1966									
21 janvier	8,5 { 7,4 6,6 { 7,4 Obs. 0,13	5 { 6,8 8,6 { 6,8 Obs. 0,25	6,5 { 7,2 8 { 7,2 Obs. 0,18	7,1 { 7,7 8,3 { 7,7 Obs. 0,15	3,9 { 4 4,1 { 4 Obs. 0,27	1,1 { 1,1 1,1 { 1,1 Obs. 0,13	0,2 { 0,3 0,4 { 0,3 Obs. 0,04	0,1 { 0,1 0,1 { 0,1 Obs. 0,10	75
16 février	25,6 { 19,3 13,1 { 19,3 Obs. 1,28	53,4 { 37,7 22 { 37,7 Obs. 0,69	58,5 { 54,2 50 { 54,2 Obs. 0,82	41,7 { 45,3 49 { 45,3 Obs. 0,82	18 { 16,4 14,8 { 16,4 Obs. 0,50	3 { 2,7 2,5 { 2,7 Obs. 0,15	0,3 { 0,3 0,3 { 0,3 Obs. 0,07	0,1 { 0,1 0,1 { 0,1 Obs. 0,06	440
5 avril	26,8 { 33,5 40,3 { 33,5 Obs. 0,87	62,1 { 60,8 59,6 { 60,8 Obs. 4,09	188,1 { 188,9 189,7 { 188,9 Obs. 3,31	179,7 { 179,7 179,7 { 179,7 Obs. 0,82	66,4 { 66,3 66,3 { 66,3 Obs. 0,82	4,2 { 4,2 4,3 { 4,2 Obs. 0,32	0,5 { 0,5 0,6 { 0,5 Obs. 0,32	0,4 { 0,3 0,3 { 0,3 Obs. 0,32	1 600
10 mai	56,9 { 43,1 29,3 { 43,1 Obs. 1,80	71,8 { 74,5 77,3 { 74,5 Obs. 1,84	135 { 133 132 { 133 Obs. 2,60	85,2 { 86,5 87,9 { 86,5 Obs. 1,28	19,4 { 18,9 18,5 { 18,9 Obs. 1,28	0,9 { 0,9 0,9 { 0,9 Obs. 1,28	0,2 { 0,2 0,2 { 0,2 Obs. 1,28		830
26 juillet	58 { 51 44 { 51 Obs. 6,36	93 { 74 55 { 74 Obs. 6,36	89 { 106 124 { 106 Obs. 6,36	133 { 146 160 { 146 Obs. 6,36	68 { 79 90 { 79 Obs. 6,36	1,5 { 1,5 1,5 { 1,5 Obs. 6,36	0,4 { 0,3 0,2 { 0,3 Obs. 6,36	0,1 { 0,1 0,1 { 0,1 Obs. 6,36	1 270
1 ^{er} septembre	97 { 97 Obs. 1,40	75 { 68 61 { 68 Obs. 1,32	158 { 144 130 { 144 Obs. 2,16	93 { 96 99 { 96 Obs. 2,16	30 { 28 27 { 28 Obs. 1,27	1 { 1,1 1,2 { 1,1 Obs. 0,80	0,2 { 0,2 0,3 { 0,2 Obs. 0,20	0,2 { 0,2 0,2 { 0,2 Obs. 0,20	960
4 octobre	46 { 50 55 { 50 Obs. 1,64	75 { 75 75 { 75 Obs. 3,71	131 { 123 115 { 123 Obs. 3,71	139 { 110 81 { 110 Obs. 1,78	41 { 41 41 { 41 Obs. 0,60	4 { 4 4 { 4 Obs. 0,45	0,3 { 0,35 0,4 { 0,35 Obs. 0,30		1 150

Pour résumer les graphiques nous avons porté sur chaque figure plusieurs des courbes, groupées suivant les saisons et lorsqu'il y a plusieurs expériences le même mois, nous avons fait figurer la courbe moyenne. On voit que toutes les courbes ont même allure.

Profondeur.

En fonction de la profondeur, quelle que soit la saison, la variation de productivité est parfaitement nette. Les plus fortes productivités s'observent un peu en-dessous de la surface, entre 1 m et 5 m, puis elles décroissent, cela d'autant plus rapidement que leurs maxima ont été plus élevés. Puis, les courbes se rejoignent vers 20 m profondeur qui, ainsi que nous le verrons, correspond sensiblement au 1 % de l'intensité lumineuse de la surface; au-delà, les courbes traduisent encore une faible productivité mais celle-ci est surtout due alors à l'absorption à l'obscurité — « Dark Fixation » — dont l'importance relative croît avec la profondeur.

Saison.

Considérons maintenant chaque expérience à titre individuel et voyons de quelle façon la saison intervient.

FIG. 4. — Courbes de productivité à la station A, en avril (●), mai (×), juin (o) 1965.

Printemps 1965 (fig. 4). — La courbe d'avril traduit la plus forte productivité observée en 1965. Elle correspond probablement au maximum de l'année. Puis, au fur et à mesure que la saison s'avance, les courbes (mai et juin) se décalent vers les plus faibles abscisses, c'est-à-dire vers les plus faibles productivités.

FIG. 5. — Courbes de productivité, station A, en juillet (●), août (X), septembre (+), octobre (o) 1965.

Été 1965 (fig. 5). — La courbe de juillet traduit une productivité peu différente de celle de juin. Elle présente cependant une allure un peu différente que nous attribuons à une plus grande transparence de l'eau lors de cette expérience. Puis, les courbes d'août et de septembre, pratiquement confondues, indiquent une recrudescence de productivité dont le terme se traduira par la courbe d'octobre.

Hiver 1965-66 (fig. 6). — Nous avons reproduit sur cette figure la courbe d'octobre qui représente le maximum d'automne afin de pouvoir mieux lui comparer la courbe de décembre qui indique une productivité déjà très faible et celle de janvier qui correspond au minimum annuel de productivité.

FIG. 6. — Courbes de productivité, station A, en octobre (o), décembre (●), 1965 et janvier (+) 1966.

Hiver et printemps 1966 (fig. 7). — Depuis l'hiver, les productivités croissent. Comme en 1965, et même plus encore, on observe une productivité extrêmement élevée en avril ($1\,470 \text{ mg C./m}^2 \text{ j}$ en

FIG. 7. — Courbes de productivité, station A, en janvier (+), février (●), avril (X), mai (o) 1966.

1965 et 1 600 en 1966) puis la courbe de mai traduit une productivité plus faible, très sensiblement la même qu'en mai 1965.

Ainsi donc, pour une période s'étendant sur une année, d'avril 1965 à mai 1966, l'échelonnement des courbes dans le temps nous permet de connaître la variation saisonnière de productivité. Celle-ci est maximum au printemps, vers avril, puis décroît jusqu'en juillet, tout en conservant une forte valeur, s'élève jusqu'à un maximum d'automne, observé en octobre, puis décroît progressivement pour tomber à des valeurs extrêmement faibles en hiver (75 mg C/m² j.).

FIG. 8. — Courbes de productivité, station A, en juillet (●), septembre (+), octobre (o) 1966.

Été et automne 1966 (fig. 8). — Deux expériences ont été faites au cours de l'été 1966 (juillet et septembre), une autre en automne (octobre).

La courbe de juillet indique ici une production extrêmement élevée, à peu près double de celle observée à la même époque l'année précédente. Signalons que l'expérience dont elle traduit les résultats a été réalisée au cours d'une journée extrêmement ensoleillée faisant suite à un important brassage de l'eau dû à deux jours de tempête. Par contre, les courbes de septembre et d'octobre

sont pratiquement identiques, au point de vue de la surface qu'elles définissent, à celles obtenues aux mêmes époques de l'année précédente.

Lieu de station.

Nous avons dit qu'en dehors de la station A suivie assez régulièrement, quelques expériences ont été faites en 1965 à une station B, située plus près de terre, à environ 1 km à l'ouest du laboratoire de Thonon sur un fond de 25 m. Les résultats obtenus à cette station, qui figurent au tableau II, permettent de construire les courbes (fig. 9).

FIG. 9. — Courbes de productivité à la station B en mai (●), juin (+), juillet (o) 1965.

On voit que ces courbes ont même allure que celles obtenues à la station A et s'échelonnent de la même façon dans le temps. Les productivités qu'elles traduisent sont très sensiblement du même ordre de grandeur que celles obtenues, aux mêmes époques, à la station A.

Comparaison des résultats obtenus en parallèle.

Nous avons vu que l'appareil de prélèvement utilisé se composait de deux tubes d'une contenance d'un demi-litre chacun, distant l'un de l'autre de 17 cm.

Dans chaque expérience, ce jumelage de bouteilles permettait, à chaque profondeur, de faire deux prélèvements et donc d'avoir deux résultats parallèles.

Ces deux résultats, qui figurent dans les tableaux I et II permettent, par comparaison, de se faire une idée de la répartition du phytoplancton dans la masse d'eau dans laquelle les deux tubes ont fait simultanément les prélèvements.

TABLEAU III. — Différence en % entre deux échantillons parallèles.

DATE/STATION	PROFONDEUR					
	0 m	1 m	2 m 50	5 m	10 m	20 m
1965						
25 mai st. A	18 %		4 %	24 %	4 %	
3 juin st. A	2 %	13 %		5 %		2 %
3 juin st. B	2 %		9 %	26 %		18 %
25 juin —	9 %	5 %	17 %	10 %		16 %
16 juillet —	50 %	1 %	45 %			4 %
19 août —	7 %	21 %	2 %	6 %	8 %	13 %
14 sept. —	10 %		14 %	52 %		57 %
7 octobre —	17 %		1 %	15 %	13 %	85 %
15 déc. —	6 %	52 %	53 %	28 %	23 %	12 %
22 déc. —	6 %	34 %	12 %	11 %	6 %	0 %
1966						
21 janvier —	25 %	53 %	21 %	18 %	5 %	0 %
16 février —	65 %	83 %	16 %	14 %	19 %	19 %
5 avril —	40 %	4 %	1 %	0 %	0 %	3 %
10 mai —	62 %	7 %	2 %	3 %	5 %	2 %
26 juillet —	28 %	52 %	33 %	18 %	28 %	0 %
1 sept. —		20 %	19 %	6 %	11 %	18 %
4 octobre —	18 %		13 %	53 %	0 %	

A partir des tableaux de productivité nous avons calculé les différences en pour-cent entre les résultats obtenus à partir des deux échantillons parallèles. Sur ces différences nous avons examiné l'écart qui peut résulter de la variation du « Background » au cours du comptage de la radioactivité des filtres. Cet écart est

négligeable jusqu'à 10 m, notable à 20 m, puis, au-delà, les productivités sont trop faibles par rapport à l'ordre de grandeur des écarts sur le « Background » pour que l'on puisse attribuer de signification aux écarts de productivité que l'on constate.

Au tableau III, nous avons fait figurer les différences en % des résultats obtenus à partir des échantillons prélevés en parallèle par rapport à leur valeur moyenne.

On voit que de grandes différences sont parfois constatées, cela quelle que soit la saison ou la profondeur. Par exemple, lors de l'expérience du 16 février, on observe une différence de 83 % entre les deux échantillons prélevés à 1 m, 65 % à 0 m lors de la même expérience, 62 % en surface le 10 mai, etc.

Toutefois, sur l'ensemble des expériences, des différences aussi importantes, qui traduisent une grande hétérogénéité de répartition du phytoplancton sont rares.

La moyenne des pourcentages d'écart, pour l'ensemble des époques et des profondeurs considérées, est de 18 % (donc ± 9 % par rapport au résultat moyen). Le nombre trop faible d'expériences ne permet pas de savoir si la saison et la profondeur de prélèvement interviennent sur l'homogénéité du plancton que traduit ce résultat.

Donc, au cours de ces expériences, l'écart entre les productivités obtenues à partir du phytoplancton contenu dans les deux échantillons parallèles semble avoir une moyenne relativement stable, voisine de 18 % et répartie suivant une probabilité normale.

Si on compare ce résultat avec ceux obtenus en Méditerranée [1963] dans les parages de Monaco, on constate que l'homogénéité de répartition du phytoplancton est la même; en effet, nous avons trouvé, pour un plus grand nombre d'expériences s'étalant sur deux années (1959 et 60) ayant trait à des stations côtières et du large, cette même moyenne de 18 %. Il semble donc que la répartition du phytoplancton dans le lac Léman obéisse à la loi de probabilité mise en évidence en Méditerranée¹.

Fixation du CO₂ à l'obscurité.

La fixation du CO₂ à l'obscurité n'est pas due uniquement au phytoplancton mais à tous les organismes présents dans le milieu,

1. BARRA et BERROIR ont montré, à partir de nos résultats obtenus en Méditerranée, que si M désigne la moyenne des écarts calculés, la loi de probabilité de la variable principale, savoir l'homogénéité, est caractérisée par l'écart-type : σ' .

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

La quantité moyenne d'éléments du phytoplancton en suspension dans l'eau varierait donc aussi dans le Léman suivant cette loi de probabilité.

par exemple zooplancton et bactéries. Pour en tenir compte il est nécessaire de procéder à des essais à l'obscurité parallèlement aux expériences de photosynthèse.

Lors de chaque expérience de productivité nous avons maintenu à l'obscurité deux échantillons d'eau de surface. Le nombre, précédé de l'indication « obs. » qui figure dans la première colonne des tableaux I et II représente la moyenne des résultats de comptage.

Par ailleurs, à quelques époques, parallèlement à l'expérience de photosynthèse, nous avons déterminé les taux de fixation à l'obscurité à chacune des profondeurs de prélèvement.

Pour maintenir les échantillons à l'abri de la lumière nous avons utilisé ici les flacons habituels de 100 ml, mais recouverts extérieurement d'un vernis noir opaque, appliqué après les avoir dépolis à l'acide fluorhydrique.

Comme pour les expériences de photosynthèse, les flacons opaques contenant les échantillons étaient réimmergés, pendant la durée de l'expérience, aux profondeurs de prélèvement.

Échantillons de surface. — Pour chaque expérience, nous avons calculé, en pour-cent, les productivités des échantillons maintenus à l'obscurité par rapport à celles des échantillons soumis aux conditions normales d'éclairement. Ces pourcentages qui figurent au tableau IV, permettent de construire la courbe (fig. 10).

FIG. 10. — Variation, en surface, suivant la saison, du taux de fixation à l'obscurité par rapport à la productivité photosynthétique. (●) station A, (×) station B.

TABLEAU IV

Année 1965 - Station A

Date : 6/IV	29/IV	25/V	3/VI	25/VI	16/VII	19/VIII	14/IX	7/X	22/XII
% : 1,7	1,4	1,8	2,4	6	1,6	2,5	1,7	0,8	1,6

Année 1966 - Station A

Date : 21/I	16/II	5/IV	10/V	26/VII	1/IX	4/X
% : 1,7	9,5	2,6	4,1	13	1,5	3,2

Si l'on excepte les résultats de juillet des deux années, la moyenne des pourcentages est de l'ordre de 3 %.

On peut considérer ce résultat comme assez stable au cours de l'automne, de l'hiver, du printemps. Par contre, en juillet, ce taux s'accroît considérablement. En juillet 1965 : 16 %, en juillet 1966 : 13 %. Il ne s'agit pas là de résultats aberrants car l'expérience faite en juillet 1965 à la station B en donnant 20 %, confirme cette brusque et très forte élévation de la fixation à l'obscurité à cette époque. A cette station, aux autres époques, on trouve de faibles pourcentages très voisins de ceux observés à la station A.

FIG. 11. — Variation, en fonction de la profondeur de la fixation à l'obscurité.

Variation suivant la profondeur. — Parallèlement aux expériences de photosynthèse, nous avons fait au cours de 7 de celles-ci

(1965 : XII, 1966 : I, II, IV, V, IX, X) des déterminations de la fixation à l'obscurité à toutes les profondeurs de prélèvement.

Pour toutes ces expériences dont les résultats figurent au tableau I, les moyennes sont les suivantes¹ :

0 m : 1,13, 1 m : 1,74, 2,5 m : 1,64, 5 m : 0,69, 10 m : 0,71, 20 m : 0,35, 30 m : 0,18, 40 m : 0,17.

Compte tenu des variations du Background au cours des comptages et de leur grande importance relative en raison de la très faible radioactivité des filtres dans ce cas, il apparaît que la fixation à l'obscurité s'accroît légèrement un peu en-dessous de la surface de l'eau avant d'atteindre des valeurs pratiquement nulles. Nous avons représenté ces résultats (*fig. 11*). On voit qu'il y a similitude d'allure entre cette courbe et celles des productivité.

FIG. 12. — Variation en fonction de la profondeur de l'importance relative de la fixation à l'obscurité par rapport à la production photosynthétique.

Si pour l'ensemble de ces expériences on considère l'importance relative de la fixation à l'obscurité par rapport à la productivité à toutes profondeurs on obtient les pourcentages suivants :

0 m : 3 %, 1 m : 3,5 %, 2,5 m : 1,8 %, 5 m : 1,5 %, 10 m : 2,7 %, 20 m : 13 %, 30 m : 43 %, 40 m : 100 %.

Ces résultats permettent de construire la courbe figure 12. On voit qu'il existe tout d'abord une légère décroissance du taux de

1. Pour faciliter la comparaison avec les productivités, nous avons, comme pour celles-ci, exprimé les résultats en microgrammes de carbone par litre et par jour.

fixation dans les premiers mètres, puis celui-ci s'accroît rapidement et à 40 m représente la totalité de la productivité mesurée.

Si nous considérons maintenant les pourcentages de fixation à l'obscurité rapportée cette fois à ce que STEEMANN NIELSEN appelle « la productivité photosynthétique à saturation », c'est-à-dire à la plus forte productivité constatée au cours des expériences, observée ici à 2,5 m de profondeur, on obtient les pourcentages suivants : 0 m : 1,2 %, 1 m : 1,8 %, 2,5 m : 1,8 %, 5 m : 1,4 %, 10 m : 0,7 %, 20 m : 0,5 %, 30 m : 0,2 %, 40 m : 0,2 %.

Les pourcentages calculés, déjà très faibles en surface, après une très légère augmentation dans les premiers mètres, décroissent rapidement pour atteindre des valeurs pratiquement nulles.

En conclusion, pendant la majeure partie de l'année, la fixation à l'obscurité est de très faible importance par rapport à la production photosynthétique. Son ordre de grandeur, assez stable, d'environ 3 % pour les eaux de surface, correspond à celui observé par nous en Méditerranée; on peut le considérer comme négligeable. Par contre, comme en Méditerranée, aussi, mais ici à un degré beaucoup plus élevé, on observe en été, ici en juillet, un accroissement considérable de ce taux (20 % au point B le 16/VII).

En valeur absolue, cette fixation à l'obscurité, après une très légère augmentation, décroît avec la profondeur pour atteindre aux environs de 20 m une valeur assez stable, pratiquement nulle.

En valeur relative, elle croît avec la profondeur et vers 40 m constitue à elle seule la totalité de la productivité décelable.

2.2. — PRODUCTIVITÉ PAR M² DE SURFACE DU PLAN D'EAU.

Considérons maintenant les productivités cumulées à toutes les profondeurs pour des colonnes d'eau correspondant à 1 m² de surface du plan d'eau. Ces nombres qui figurent dans la colonne de droite des tableaux I et II permettent de construire en fonction de la saison la courbe (*fig. 13*) qui traduit la variation de la productivité depuis le printemps 1965 jusqu'à l'été 1966.

Cette variation, d'allure sinusoïdale, montre l'existence de deux maxima, l'un très élevé au printemps, époque à laquelle la productivité est de l'ordre de 1 500 mg.C par m² jour, l'autre, moindre en automne où l'ordre de grandeur est de 1 000 mg. Entre ces deux maxima se situent deux minima, l'un en début d'été avec 600 mg. L'autre extrêmement faible en hiver où la productivité tombe à environ 70 mg.

Cette courbe permet de calculer, à partir de la surface comprise entre elle et l'axe des abscisses, la moyenne annuelle de productivité. Elle est ici, pour l'époque s'étendant du 1^{er} avril 1965 au

FIG. 13. — Variation au cours de l'année de la productivité exprimée en mg de carbone par m² de surface du plan d'eau et par jour. Station A (●), station (B) (+).

1^{er} avril 1966 de l'ordre de 650 mg par jour, nombre correspondant d'ailleurs ici à la moyenne des expériences entre ces deux dates.

Pour l'année considérée ce nombre correspond donc à une productivité de $650 \times 365 = 237\,250$ mg C/m².

Les résultats qui nous ont permis d'obtenir ce nombre ont été majorés des divers facteurs que nous avons déjà signalés. Il traduit donc la production réelle brute de matière organique élaborée par photosynthèse, mais comme il ne correspond qu'à la journée moyenne d'éclairement de l'année, il faut le majorer de la quantité consommée par respiration pendant la nuit.

D'après STEEMANN NIELSEN [1960] cette majoration est d'environ 40 %; dans le cas qui nous intéresse, c'est donc

$237,35 \text{ gr} - 40 \% = 142,35 \text{ gr}$ de C qui ont été mis à la disposition des prédateurs.

Remarque. Vitesse de sédimentation et productivité. — La vitesse moyenne de sédimentation, de l'ordre de 1 m par 1 000 ans, correspond à un dépôt annuel de 650 g/m² de sédiments secs.

Des prélèvements de la couche superficielle des sédiments, effectués avec l'appareil de MORTIMER JENCKINS, ont montré que leur teneur en carbone organique est de 2,5 % par rapport au poids sec.

Or nous avons vu que la production moyenne annuelle est de l'ordre de 200 gr par m². En admettant que cette quantité atteigne le fond du lac chaque année, la teneur en carbone du sédiment devrait être de l'ordre de 30 %, soit environ dix fois plus que la teneur effectivement mesurée.

Il est bien évident que les résultats ayant trait à la productivité, qui correspondent à un point du Léman, ne peuvent être généralisés à tout celui-ci et que la vitesse de sédimentation actuelle peut être différente de sa moyenne correspondant à une longue période.

Par ailleurs, les hautes teneurs en oxygène des zones superficielles doivent permettre l'oxydation rapide d'une fraction, peut être importante de la matière organique synthétisée. Le CO_2 qui en résulte est donc recyclé dans la photosynthèse.

Quoiqu'il en soit nous ne pensons pas que ces effets puissent affecter d'un facteur 10 la différence que nous constatons entre les résultats des deux procédés d'évaluation.

Il existe donc là un problème que nous ne faisons que poser.

2.3. — MESURES PHOTOMÉTRIQUES.

Lors de quelques expériences de productivité nous avons effectué des mesures photométriques. Elles ont été faites avec le matériel que nous avons utilisé en Méditerranée (même cellule, câble et millivoltmètre) dont nous avons donné antérieurement [1965] les caractéristiques d'étalonnage.

FIG. 13. — Variation de l'éclairement relatif en fonction de la profondeur à différentes époques : avril-mai (●), juin (×), juillet (o), août (+) 1965; janvier (+), février (●) 1966.

La figure 14 donne des exemples, à différentes époques, de la variation de l'intensité lumineuse exprimée en % de l'intensité de surface, en fonction de la profondeur.

On voit que la profondeur à laquelle se situe le 1 % diffère suivant la saison; les valeurs extrêmes trouvées ici correspondent à 15 m en avril-mai, 30 m en janvier. Pour l'ensemble des expériences, la profondeur moyenne du 1 % se situe aux environs de 20 m. Or si nous nous reportons aux courbes de productivité (fig. 4 à 8) nous voyons que c'est bien à partir des environs de cette profondeur que la productivité photosynthétique devient négligeable.

Ainsi donc, qu'il s'agisse du Léman ou de la Méditerranée, le 1 % d'intensité lumineuse superficielle, quoique de profondeur très différente dans les deux cas, constitue bien la limite de la zone de productivité photosynthétique.

2.4. — COMPARAISON AVEC LES PRODUCTIVITÉS OBSERVÉES PAR NOUS EN MÉDITERRANÉE ET PAR D'AUTRES AUTEURS DANS LES LACS.

2.4.1. — **Méditerranée.** — Bien qu'il s'agisse des milieux très différents on peut comparer les résultats observés ici, dans le Léman, avec ceux que nous avons trouvés en Méditerranée dans les environs de Monaco.

Dans les deux cas, l'allure des courbes de productivité est la même. Par contre, la profondeur à partir de laquelle la productivité devient négligeable est très différente : pour le Léman, elle se situe aux environs de 20 m, en Méditerranée vers 80 m, ce qui s'explique par la différence d'épaisseur de la couche d'eau pénétrée par la lumière.

La variation saisonnière de la productivité est différente. Si ici, nous observons deux maxima, l'un au printemps, l'autre en automne, nous n'avons observé dans les parages de Monaco qu'un seul maximum, celui de printemps.

L'ordre de grandeur des productivités est très différent. Sur l'ensemble des résultats, en surface, la productivité, de l'ordre ici de 40.10^{-3} mgC/l.j est d'environ 10 fois plus élevé qu'en Méditerranée à proximité de Monaco, et même de 20 fois plus si on ne considère que les résultats obtenus plus au large de Monaco. A 5 m les différences sont encore plus grandes, de 20 à 35 fois. A 20 m, les productivités en valeurs absolues sont sensiblement égales dans les deux cas, mais alors qu'en valeurs relatives, celles-ci deviennent négligeables pour le Léman elles restent importantes en Méditerranée où elles ne deviennent négligeables qu'aux environs de 80 m.

2.4.2. — **Lacs.** — Aucun travail ayant trait à la productivité des lacs ne semble encore avoir été fait en France; aussi ne peut-on comparer nos résultats du Léman qu'avec ceux obtenus par d'autres auteurs dans des lacs bien différents, surtout : grands lacs américains et canadiens, lacs de montagne en Autriche, lacs suédois et danois.

Cette comparaison permet essentiellement de constater :

— Les courbes de productivité ont à peu près même allure, elles semblent cependant dans la plupart des cas moins régulières que celles que nous avons obtenues. Les taux de productivité photosynthétique maximum observés par les autres auteurs comme par nous se situent un peu en dessous de la surface de l'eau¹.

— La profondeur à partir de laquelle la productivité photosynthétique devient négligeable est extrêmement différente suivant les lacs et dépend de la transparence de leur eau. Dans tous les cas elle se situe aux environs du 1 % de l'intensité lumineuse de surface.

— En fonction de la saison, peu d'auteurs, à notre connaissance, ont suivi régulièrement pendant au moins une année la variation de la productivité. Il semble cependant que les deux maxima de productivité, printemps et automne, ont déjà été observés dans les lacs².

— En valeur absolue, si on se rapporte au traité de DUSSART [1966] on voit que, pour différents lacs, la productivité moyenne annuelle exprimée en mg de C par jour par m² se situe entre 80⁽³⁾ et 1 130⁽⁴⁾. La valeur trouvée par nous se situe entre ces deux extrêmes.

Une comparaison plus intéressante peut être faite avec le lac de Constance dont le type se rapproche davantage de celui du Léman.

Dans les deux bassins de ce lac, FINDENEGG [1965] a fait deux séries d'expériences, l'une en juin, l'autre en septembre. Les courbes figurées par cet auteur indiquent, dans les premiers mètres, des productivités par unité de volume nettement plus élevées que celles que nous avons trouvées dans le Léman, par contre, au-delà de 8 m la productivité devient négligeable, au lieu de 20 m dans le Léman. Si les courbes figurées par FINDENEGG diffèrent des nôtres, les surfaces qu'elles déterminent en sont par contre très voisines. Ainsi, pour les deux époques considérées, les ordres de grandeur des

1. A 1 m pour les lacs suédois du type Erksen [RODHE 1958]; de 2 à 4 m dans les lacs d'Autriche [STEEMANN NIELSEN 1959].

2. GOLDMAN et WETZEL dans le Clear Lake de Californie [1963].

3. Dans le Kattehal Mose (Danemark) [NYGAARD 1955].

4. Dans le Søllerød Sø (Danemark) [STEEMANN NIELSEN 1955].

productivités que l'on peut déduire de ses courbes sont les suivants :

Juin	Obersee : 350 mg C/m ² j.	Untersee : 700
Septembre	— : 900 —	— : 600

A ces deux époques, les productivités trouvées par nous dans le Léman étaient en 1965 de 465 (juin) et 800 (septembre), donc tout à fait du même ordre de grandeur.

RÉSUMÉ

Une étude de la productivité du lac Léman a été poursuivie pendant une année en deux stations situées à proximité de Thonon.

En fonction de la profondeur, quelle que soit la saison, la productivité la plus grande s'observe un peu en dessous de la surface, entre 1 m et 5 m, puis elle décroît pour atteindre des valeurs qui deviennent négligeables aux environs de 20 m.

Des mesures photométriques ont montré que c'est vers cette profondeur que l'éclairement ne représente plus que 1 % de l'intensité lumineuse de surface.

Au cours des saisons, la variation de productivité, d'allure sinusoïdale, montre l'existence de deux maxima, l'un très élevé en début de printemps, époque à laquelle la productivité était de l'ordre de 1 500 mg de carbone par m² et par jour, l'autre moindre (1 000 mg) en automne. Entre ces deux valeurs extrêmes se situent deux minima, l'un en début d'été avec 600 mg, l'autre très faible en hiver avec 70 mg. Pour l'ensemble de l'année considérée la production a été de 140 gr de C par m².

Parallèlement aux expériences de photosynthèse nous avons fait des déterminations de la fixation du carbone à l'obscurité par le plancton. Celle-ci pendant la majeure partie de l'année a été de faible importance (environ 3 %) par rapport à la productivité photosynthétique mais elle subit, en été, un accroissement considérable; son taux a atteint alors 20 % pendant une courte période.

MEASUREMENT OF ORGANIC PRODUCTIVITY IN LAKE LEMAN WITH ¹⁴C

A study of the organic productivity of Lake Lemman was made throughout one year at two stations situated west of Thonon. In terms of depth, whatever the season, the greatest productivity is observed a little below the surface, between 1 m and 5 m then it decreases until around 20 m, where quantities become negligible. Photometric measurements have shown that it is around this depth that illumination is not more than 1 % of the luminous intensity on the surface.

The seasonal variation in productivity, sinusoidal in type, reveals the existence of two maxima, one very high at the beginning of spring, period when productivity was about 1 500 mgC per m² and per day, the other of less importance (1 000 mg) in autumn. Between these two extreme values there are two minima one of 600 mg at the beginning of summer, the other very low of 70 mg in winter. For the whole of the considered year productivity was of 140 gr of C per m².

Together with the photosynthesis experiments, we made determinations of dark fixation by plankton. During the greater part of the year, it was low compared to photosynthetic production (about 3 %) but considerably increased, in summer when for a short period, a 20 % rate was reached.

MESSUNG DER ORGANISCHEN PRODUKTION IM GENFERSEE MIT HILFE DER ^{14}C METHODE

Eine Studie über die Produktivität des Genfersees wurde in zwei Stationen, die sich in der Nähe von Thonon befinden während eines ganzen Jahres durchgeführt.

Unabhängig von der Jahreszeit in Function von der Tiefe beobachtet man die grösste Produktivität zwischen 1 und 5 Meter Tiefe; ausschliessend nimmt sie regelmässig ab und erreicht bei ungefähr zwanzig Meter Werte, die man unberücksichtigt lassen kann.

Photometrischen Messungen haben gezeigt, dass in dieser Tiefe die Beleuchtung nur noch ein Prozent der Lichtintensität an der Oberfläche darstellt.

Im Laufe der Jahreszeiten folgen die Produktivitätsschwankungen einer Sinuskurve und zeigen zwei Maxima, von denen eines am Frühlingsanfang sehr hoch liegt.

Zu dieser Zeit war die Produktivität in der Grössen Ordnung von 1500 mg C pro m^2 und pro Tag, das andere Maximum, niedriger (1000 mg) liegt im Herbst. Zwischen diesen beiden Hochwerten liegen zwei Minima, eines Anfang des Sommers mit 600 mg, das andere sehr schwache im winter mit 70 mg.

Im Beobachtungsjahr war die Produktion insgesamt 140 gr C pro m^2 .

Gleichzeitig mit den Versuchen über Photosynthese haben wir Bestimmungen über die Kohlenstoffanreicherung durch Plankton im Dunkel gemacht.

Während des grössten Teiles des Jahres war diese von Geringer Bedeutung (umgefähr 3 %) gegenüber der photosynthetischen Produktivität. Im Sommer dagegen nimmt sie beträchtlich zu und kann dann eine kurze Zeit lang der Wert von 20 % erreichen.

TRAVAUX CITÉS

- 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. Océan.*, 40 (2).
- CALVIN et Coll. 1949. — Isotopic carbon. J. WILEY and sons. Inc. New-York.
- DUSSART (B.). 1966. — Limnologie. *Gauthier Villars, Paris*.
- FINDENEGG (I.). 1965. — Factors controlling productivity especially with regard to water replenishment, stratification and mixing. Proceedings of the I.B.M. Symposium on Primary Productivity in Aquatic Environments. Pallanza, Italy. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 Suppl. : 105-119.
- GOLDMAN (C. R.) et WETZEL (R. G.). 1963. — A study of the primary productivity of Clear lake, lake country, California. *Ecology*, 44 (2) : 283-294.
- NYGAARD (G.). 1955. — On the productivity of five danish waters. *Verh. Int. Limnol.*, 12 : 123-133.

- RODHE (W.). 1958. — The primary production in lakes : some results and restriction of the ^{14}C method. *Rapp. P. V. Cons. Int. Expl. Mer.*, **144** : 122-128.
- RHODE (W.). 1958. — Primarproduktion und Seetypen. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, **13** : 121-141.
- STEEMANN NIELSEN (E.). 1952. — The use of radioactive carbon for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Inter. Explor. Mer.*, **18** (2).
- STEEMANN NIELSEN (E.). 1955. — The production of organic matter by the phytoplankton in a danish lake receiving extraordinarily great amounts of nutrients salts. *Hydrobiologia*, **7** (1/2) : 68-74.
- STEEMANN NIELSEN (E.) et AABYE JENSEN (E.). 1957. — Primary organic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea Rep.*, 1959, **1** : 49.
- STEEMANN NIELSEN (E.). 1958. — Experimental methods for measuring organic production in the sea. *Journ. du Cons. Rapp. et Proc. Verb. des Reun.*, **144** : 38.
- STEEMANN NIELSEN (E.) et HANSEN (V. K.). 1959. — Mesurement with the carbon 14 technique of the respiration rates in natural population of phytoplankton. *Deep Sea Res.*, **5** : 222.
- STEEMANN NIELSEN (E.). 1959. — Untersuchungen über die Primarproduktion des Planktons in einigen Alpenseen osterreichs. *Oikos. Acta Oecologica Scandinavia*, **10** (1).
- STEEMANN NIELSEN (E.). 1960. — Dark fixation of CO_2 and mesurements of organic productivity, with remarks on chemiosynthesis. *Physiol. Plant.*, **13** : 348.
- STEEMANN NIELSEN (E.). 1965. — On the determination of the activity in ^{14}C ampoules for measuring primary production. *Limnology and Oceanography*. Vol. **10** Suppl.
- YANKWICH. 1947. — *Ind. Eng. Chem. Anal.*, Ed. t. XI.

(Institut océanographique,
195, rue Saint-Jacques, Paris)