CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU RÔLE DE L'AGITATION DE L'EAU SUR LA PRODUCTION PRIMAIRE PHYTOPLANCTONIQUE

par Dominique FONTVIEILLE¹.

Par les modifications qu'elle entraîne sur la pénétration de la lumière dans l'eau, l'agitation a un rôle négatif sur la production primaire phytoplanctonique de la zone littorale du lac du Bourget.

La durée des oscillations importe plus que leur amplitude. L'effet maximum est obtenu à 50 cm environ sous la surface de l'eau. L'homogénéisation des populations phytoplanctoniques qu'elle produit est également mise en évidence.

A Contribution to the study of the effect of wave movements on planktonic primary production.

Wave movements have negative effects on the primary production of the phytoplankton because they modify light penetration in the water (measurements were made in the littoral zone of lac du Bourget).

The duration of oscillations is more important than their amplitude. Maximum inhibition is found at 50 cm below the surface. A mixing effect on phytoplanktonic communities was also indirectly demonstrated.

1. — Introduction

Il est souvent fait appel au rôle probable de l'agitation éolienne d'une eau stagnante pour l'interprétation des phénomènes qui s'y déroulent : homogénéisation, échanges gazeux (Findenegg 1965) ; il est très rare, par contre, d'en trouver une véritable démonstration par la mesure même de l'agitation.

C'est pour son rôle sur la stratification de l'eau des zones littorales du lac du Bourget que nous l'avons incluse dans l'ensemble des mesures effectuées pour un travail plus important (Fontvieille 1974, Blake 1974) dont l'étude principale est celle des variations de la production primaire planctonique.

1. Laboratoire de Zoologie, Centre Universitaire de Savoie, B. P. 143, 73011 Chambéry.

Pour comprendre le rôle de l'agitation dans le milieu étudié, nous avons choisi d'émettre tout d'abord un certain nombre d'hypothèses que nous confrontons par la suite aux résultats.

Les modes d'action possibles de ce phénomène sur la production primaire peuvent être subdivisés de la manière suivante :

- homogénéisation du plancton,
- homogénéisation des concentrations en sels et des températures,
- accroissement des échanges entre les cellules et le milieu extérieur,
- accroissement des échanges entre la vase et l'eau,
- effet de lentille des ondulations de surface concentrant la lumière dans les plans focaux correspondants (« Gloire » de Forel 1874). Cette périodicité de l'éclairement peut stimuler l'activité photosynthétique (Heller 1969) ou l'inhiber lorsque l'accroissement d'énergie s'ajoute à une lumière déjà intense,
- mise en suspension de particules issues de la vase qui obscurcissent le milieu et constituent des obstacles contre lesquels les organismes peuvent être projetés.

Il ressort donc de ces hypothèses deux effets possibles de l'agitation sur la production : par certains aspects elle lui serait favorable, par certains autres, elle l'inhiberait.

2. — Techniques

L'ensemble des appareils de mesure est situé sur une plateforme installée à 15 m environ du rivage. La profondeur moyenne de l'eau, à cet endroit, est de 1,5 m.

La figure 1 schématise le montage que nous avons réalisé pour l'enregistrement de l'agitation de l'eau. Il s'agit d'un flotteur qui transmet le mouvement des vagues à une aiguille sèche par l'intermédiaire d'une série de leviers. L'aiguille appuie sur un cylindre enregistreur hebdomadaire « Richard », recouvert d'une feuille de papier paraffiné.

La vitesse de déroulement trop faible du cylindre enregistreur ne permet pas de différencier chacune des oscillations. On fractionne alors arbitrairement les enregistrements en intervalles d'une demi-heure, en effectuant pour chacun une lecture d'amplitude moyenne. Par la suite, c'est la moyenne de ces lectures qui nous permet d'obtenir des valeurs quotidiennes, mensuelles ou pour toute autre période particulière (temps d'incubation de la mesure de production primaire par exemple).

La durée d'agitation est exprimée en pourcentage par rapport à la durée d'enregistrement afin de faciliter les comparaisons de périodes de durées inégales.

Bien que nous les ayons séparées, les deux composantes de l'agitation (amplitude et durée) apparaissent d'emblée comme

FIG. 1. — Schéma de l'enregistreur d'agitation.

n'étant pas tout à fait indépendantes quant à leurs impacts sur le milieu. Le temps nécessaire à l'homogénéisation d'une certaine hauteur d'eau, par exemple, sera plus ou moins grand à la fois selon l'amplitude et la durée des oscillations. Pour l'ensemble des mesures que nous avons effectuées, le coefficient de corrélation (Lamotte 1967) n'indique pas de liaison nette entre ces deux paramètres : $r = 0,32$ (seuil de signification à 95 % : 0,76). Dans l'ensemble des valeurs acquises, on a enfin distingué l'agitation qui s'est produite pendant une heure avant le début de l'incubation des flacons de mesure de production primaire et l'agitation qui a eu lieu pendant cette même incubation.

La production primaire a été mesurée par la méthode au carbone 14 mise au point par Steemann-Nielsen (1952).

L'eau prélevée à diverses profondeurs (0,1 m ; 0,5 m ; 1 m ; 1,5 m) est incubée en présence de $^{14}\text{CO}_3\text{HNa}$ dans les flacons de 100 ml (1 flacon clair + 1 flacon opaque).

Les organismes du phytoplancton ont été énumérés en cellule de Kolkwitz, sous microscope ; les échantillons comme ceux des mesures de production, ont été récoltés à l'aide d'un appareil original de prélèvement par succion (Fontvieille 1974).

FIG. 2. — Incorporations de carbone et agitation (moyenne mensuelle, 1971).
Noter la différence des échelles d'ordonnées entre la production primaire et les incorporations d'obscurité.

3. — Résultats

Sur l'ensemble de nos mesures (mai à septembre 1971), la valeur moyenne des amplitudes de l'agitation est de 20 cm. La longueur d'onde correspondante des vagues est alors de 1,30 m. Selon Forel (1885), un tel mouvement entraîne une oscillation de 1 mm d'amplitude à une profondeur de 1 m.

Les valeurs maximales que nous avons enregistrées sont de 1,3 m d'amplitude et 10,5 m de longueur d'onde.

Nous avons porté sur la figure 2 les moyennes mensuelles des deux composantes de l'agitation en parallèle avec les valeurs correspondantes de la production primaire et des incorporations d'obscurité estimées pour l'ensemble de la colonne d'eau.

On y remarque la corrélation inverse entre l'agitation et la production et l'importance plus grande que semble prendre, pour cette dernière, la durée des oscillations de l'eau par rapport à leur amplitude.

Les résultats précédents sont confirmés, en partie seulement, par l'analyse statistique. Les coefficients de corrélation portés au tableau I montrent que le rôle négatif de l'agitation n'est manifeste que lorsqu'elle se produit durant l'incubation ; sa durée importe plus que son amplitude.

TABEAU I. — Coefficients de corrélation entre les différentes expressions des deux paramètres d'agitation et la production primaire totale. Les seuils de signification sont les suivants :

- pour une sécurité de 95 % : 0,44 (*)
- pour une sécurité de 99 % : 0,56 (**)

Paramètres mis en corrélation		Production totale (ensemble de la colonne d'eau)
Agitation quotidienne totale	ampl.	—0,01
	durée	—0,24
Agitation d'une heure avant incubation	ampl.	—0,35
	durée	—0,07
Agitation pendant l'incubation	ampl.	—0,54*
	durée	—0,70**

Il n'existe, par contre, aucune liaison statistiquement valable entre l'agitation et les incorporations de carbone à l'obscurité. Le calcul des coefficients de corrélation entre production primaire et les deux composantes de l'agitation pour chaque profondeur de mesure (Tableau II) fait ressortir les points suivants :

— Il n'apparaît là encore de relation statistiquement valable qu'avec l'agitation pendant le temps d'incubation.

TABLEAU II. — Coefficients de corrélation entre les mesures de production primaire effectuées à chaque étage et les différentes expressions des deux paramètres de l'agitation (* liaison significative).

Paramètres mis en corrélation	Agitation			
	1 heure		pendant incubation	
	amplitude	durée	amplitude	durée
Production à —0,1 m	0,02	0,05	—0,53*	—0,69*
Production à —0,5 m	—0,01	0,19	—0,56*	—0,72*
Production à —1 m	—0,16	—0,10	—0,38	—0,58*
Production à —1,5 m (au fond)	0,20	0,45	—0,26	—0,37
Seuils (sécurité 95 %)	0,46	0,46	0,46	0,46

— L'inhibition due à l'amplitude des oscillations correspondantes diminue avec la profondeur et en toute logique donc, du fait de sa propre décroissance lorsque cette dernière augmente. Il en est de même, en partie, pour la composante temps puisque

FIG. 3. — Homogénéité de la colonne d'eau mesurée par δP , en fonction de la durée d'agitation. δP est la moyenne mensuelle des écarts entre les incorporations des deux flacons clairs placés à la même profondeur.

FIG. 4. — Homogénéité de la colonne d'eau mesurée par δS , en fonction de la durée d'agitation. δS est la moyenne mensuelle des écarts entre les deux flacons obscurs placés à la même profondeur.

lorsque l'agitation décroît, c'est encore en surface qu'elle dure le plus.

- Aussi bien en amplitude qu'en temps, la liaison la plus nette semble se situer au niveau $-0,5$ m.
- Aucune relation valable n'existe à $1,5$ m.

L'eau de la zone littorale considérée se déplace en masse lentement et parallèlement au rivage. Nous avons alors essayé de traduire l'homogénéité du milieu par celle du phytoplancton, elle-même mesurée par les écarts d'incorporation de carbone relevés entre les échantillons prélevés à la même profondeur, à une minute d'intervalle environ.

La figure 3 représente les variations de la moyenne mensuelle des écarts (δP) entre les flacons clairs (mesure de la photosynthèse) en fonction du temps d'agitation (avant l'incubation) correspondant. Elle illustre relativement bien ce phénomène d'homogénéisation dû aux mouvements de l'eau.

La figure 4 confirme ce résultat sans préjuger de ce qui est homogénéisé et en dehors de toute influence de la lumière : les valeurs portées en ordonnées sont les moyennes mensuelles des

écarts (δS) calculés entre les flacons opaques (mesure des incorporations d'obscurité).

Nous avons enfin essayé de préciser ces résultats à l'aide de comptages phytoplanctoniques (Tableau III) : il n'apparaît alors aucune liaison statistiquement valable entre le nombre des organismes et l'agitation précédant le temps d'incubation, aussi bien lorsqu'on considère l'ensemble de la colonne d'eau que chacun des étages en particulier.

TABLEAU III. — Coefficients de corrélation entre les composantes de l'agitation de l'heure précédant l'incubation et les comptages des organismes totaux.

Paramètres mis en corrélation		Agitation 1 h avant l'incubation	
		amplitude	durée
Nombre total d'organisme à	—0,1 m	0,63	0,60
	—0,5 m	0,30	0,22
	—1 m	—0,01	—0,13
	—1,5 m	0,39	0,41
Seuil (sécurité 95 %)		0,71	0,71

D'un point de vue qualitatif, l'agitation ne modifie pas les proportions des six groupes d'organismes que nous avons considérés (*Fragillaria sp.*, autres diatomées, *Scenedesmus sp.*, autres chlorophytes, péridiniens, *Dinobryon*) et cela aussi bien pour l'ensemble de la colonne que pour chacun des niveaux en particulier.

4. — Interprétation des résultats et discussion

A la suite des résultats du tableau I, on peut reprendre certains points de l'analyse théorique de notre introduction. Selon la méthode de Steemann-Nielsen, en effet, les prélèvements d'eau enfermés dans des flacons, sont isolés du milieu dans lequel on les immerge sauf en ce qui concerne les composantes physiques du milieu capables de traverser cette paroi : énergie lumineuse, température et peut-être aussi légère agitation interne par fort balancement externe. On peut négliger la température dont les variations dues à l'homogénéisation du milieu restent faibles (la profondeur maximum de la zone considérée n'atteint que 2 m). La pénétration de l'énergie lumineuse dans l'eau peut, par contre, être perturbée par les vagues (focalisation à différents niveaux) et par les particules mises en suspension. Compte tenu du signe des coefficients de corrélation, il faut considérer l'aspect défavorable d'une telle action vis-à-vis de la production (trop fortes intensités

lumineuses ou, au contraire, sous-exposition). L'absence de corrélation entre l'agitation et les incorporations d'obscurité est en faveur d'une telle explication.

L'interprétation de l'importance de la durée du phénomène par rapport à son amplitude est plus délicate. Cette dernière détermine en effet la profondeur de focalisation. Lors d'une période d'agitation pendant laquelle se produit toute une gamme d'amplitudes de vagues, la masse d'eau est donc balayée verticalement par les points focaux. Or, l'effet inhibiteur de ces derniers n'apparaît que lorsqu'ils se superposent à une luminosité ambiante intense, donc à partir d'un certain seuil d'amplitude en dessous duquel c'est d'ailleurs l'effet contraire (stimulation de la photosynthèse) qui devrait se produire. L'inhibition ne sera donc pas constante pendant toute la durée de la gamme des amplitudes d'agitation.

Remarquons à ce niveau que les conditions de confinement du plancton dans les flacons peuvent sensibiliser les organismes aux autres contraintes de leur environnement. Les liaisons mises en évidence peuvent en avoir bénéficié.

Le fait, par ailleurs, que seule l'agitation *pendant la période d'incubation* conditionne statistiquement la production, montre que le rôle de ce facteur est, d'une part, presque immédiat, d'autre part que ses conséquences se prolongent peu dans le temps. Ce rôle s'apparenterait de ce fait à celui de la lumière (paramètre à variations rapides) et apparaît donc, là encore, consister essentiellement dans les perturbations de sa pénétration dans l'eau.

Avec les résultats du tableau II, on constate que l'inhibition est maximale à $-0,5$ m. Aux niveaux plus élevés, compte tenu de la turbidité du lac, la photoinhibition (Talling 1961) est directe. La limite d'efficacité de la superposition de l'énergie des points focaux à la luminosité ambiante se situerait probablement aux environs de 1 m. En effet, bien que cette zone soit traversée plus souvent que celles qui la surmontent par les points focaux, on constate que l'inhibition n'y dépend plus de l'amplitude des vagues. On en déduit que l'efficacité de la focalisation y est diminuée par l'absorption que subit la lumière avant d'atteindre cette profondeur. Le temps d'agitation y conserve cependant son importance par le fait qu'il conditionne la répétition du phénomène (photoinhibition par sommation des éclairs).

Deux conclusions découlent de l'absence de corrélation au niveau 1,5 m : la lumière, même focalisée, est inefficace en tant que facteur inhibiteur à cette profondeur ; la mise en suspension de particules à partir du fond, si elle se produit, n'explique pas significativement l'inhibition de la photosynthèse.

Les résultats des comptages phytoplanctoniques (Tableau III) montrent qu'il n'y aurait pas de liaison nette, pour la zone litto-

rale considérée, entre l'agitation et une recrudescence des courants littoraux amenant en masse les protophytes. L'eau déplacée n'est donc pas, non plus, nettement enrichie en organismes par les oscillations, malgré la traversée d'un certain nombre de roselières.

5. — Conclusion

Nous avons mis principalement en évidence deux conséquences de l'agitation : un impact négatif sur la production primaire dû essentiellement aux perturbations qu'elle entraîne de la pénétration de la lumière dans l'eau. C'est probablement la raison pour laquelle cette action, plus liée à la durée du phénomène qu'à son amplitude, est immédiate et se prolonge peu dans le temps.

Du point de vue de la profondeur, l'inhibition tend, logiquement, à diminuer lorsque l'on se rapproche du fond ; elle est maximale au voisinage de la surface ($-0,5$ m) et sa limite se situerait entre -1 m et $-1,5$ m. Ce phénomène contribue ainsi à l'individualisation de différentes strates dans les eaux littorales considérées (profondeur maximale 2 m environ) et donc à la démonstration de l'existence d'une microstratification que l'on retrouve d'ailleurs dans d'autres caractéristiques physiques et biologiques de milieu (Fontvieille 1974).

Dans le cas de la zone étudiée, l'agitation ne semble pas liée à des courants littoraux qui déplaceraient le plancton en masse ; nous n'avons noté aucune modification réelle de la proportion des groupes d'organismes considérés et peu d'influence sur leur distribution verticale quantitative. Les écarts d'incorporation entre les flacons clairs ou obscurs s'avèrent beaucoup plus significatifs, de ce point de vue, sans doute de par leur caractère plus global ; c'est la deuxième conséquence importante de l'agitation sur le milieu : un rôle d'homogénéisation des populations photosynthétiques.

Malgré son caractère très partiel, cette étude apporte un certain nombre d'informations sur le rôle, encore très méconnu, de l'agitation éolienne dans le milieu lénitique. Son influence sur la photosynthèse notamment revêt une importance certaine. La mesure de l'agitation semble devoir être prise plus souvent en considération parmi celles des autres composantes physiques du milieu.

TRAVAUX CITÉS

- BLAKE (G.). 1974. — Contribution à l'étude du littoral du lac du Bourget. Comparaison de trois zones littorales du point de vue physique, chimique et biologique. *Thèse de doctorat de spécialité*, Grenoble, 150 p.

- FINDENEGG (I.). 1965. — Factors controlling primary productivity, especially with regard to water replenishment, stratification and mixing. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 suppl. : 105-119.
- FONTVIEILLE (D.). 1974. — Contribution à l'étude du littoral du lac du Bourget. Étude d'une zone sans macrophyte émergée, du point de vue des incorporations de carbone. *Thèse de doctorat de spécialité*, Grenoble, 250 p.
- FOREL (F. A.). 1874. Une variété nouvelle ou peu connue de gloire étudiée sur le lac Léman. *Bull. Soc. vaud. Sci. Nat.*, 13 : 357-370.
- FOREL (F. A.). 1885. — Dragages zoologiques et sondages thermométriques dans les lacs de Savoie. *Rev. Savoissienne*, Annecy, 24 : 87 et suiv.
- HELLER (R.). 1969. — Biologie végétale. II. Nutrition et métabolisme. *Masson*, Paris, 578 p.
- LAMOTTE (M.). 1967. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. *Masson*, Paris, 144 p.
- STEEMANN-NIELSEN (E.). 1952. — The use of radioactive carbone (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Const. Int. Explor. Mer*, 18 : 117-140.
- TALLING (J. F.). 1961. — Photosynthesis under natural conditions. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 12 : 133-154.