

Relations entre la lumière et la photosynthèse du phytoplancton dans un réservoir mésotrophe (Pareloup) : variations saisonnières des paramètres

J. Capblancq¹
J.M. Thébault¹
A. Jrad¹

Mots clés : Lacs, phytoplancton, production primaire, relations photosynthèse-lumière, modèles de production.

Les relations entre les profils verticaux de production photosynthétique du phytoplancton et la lumière transmise ont été analysées sur une série de 48 expériences réalisées sur la retenue de Pareloup. Le taux de photosynthèse spécifique à saturation par la lumière (P_{opt}), la pente initiale de la courbe photosynthèse-lumière (α) et le rendement quantique global en éclaircissement limitant (ϕ_{mp}) varient de plus d'un ordre de grandeur. Une forte corrélation entre P_{opt} et α a été mise en évidence qui permet d'envisager la possibilité d'estimer l'une des valeurs à partir de l'autre. Ces deux paramètres sont corrélés avec la température et varient inversement aux concentrations de chlorophylle mais ces deux facteurs n'expliquent que 43 % de la variance P_{opt} . Des modifications de la réponse photosynthétique du phytoplancton ont été observées en été lorsque la zone euphotique se stratifie. Ces résultats sont discutés par rapport aux conceptions récentes sur l'écophysiologie des algues planctoniques et aux modèles de production primaire du phytoplancton.

Relationships between phytoplankton photosynthesis and light in a mesotrophic reservoir (Pareloup) : seasonal variations of parameters.

Keywords : Lakes, phytoplankton, primary production, photosynthesis-light relationship, models of production.

The relationships of vertical profiles of phytoplankton photosynthesis to underwater light were analysed in a series of 48 experiments performed in the mesotrophic reservoir of Pareloup. The light saturated photosynthetic rates (P_{opt}), the initial slope of light saturation curves (α) and the quantum yield at limiting light intensities (ϕ_{mp}) vary over more than one order of magnitude. A strong correlation appears between α and P_{opt} which suggest the possibility of predicting the values of one from those of the other. Both parameters are correlated with chlorophyll concentrations and temperature but these two factors account for only 43 % of the variance of P_{opt} . Changes in the photosynthetic light responses by phytoplankton were observed during summer when the euphotic layer became thermally stratified. These results are discussed with regard to predictive models of phytoplankton production.

1. Introduction

Les modèles de production du phytoplancton visent à simuler les profils verticaux de photosynthèse afin de calculer la production primaire de la zone euphotique des lacs et des océans à partir de la mesure d'un nombre restreint de valeurs caractéristiques. Ces modèles reposent sur une

formulation mathématique de la courbe de saturation qui décrit la variation du taux d'activité photosynthétique par unité de biomasse (P) en fonction de l'intensité (I) de la lumière. Plusieurs auteurs (Talling 1957, Vollenweider 1965, Rodhe 1965, Bannister 1974, Jassby & Platt 1976) montrent que la courbe $P = f(I)$ peut être correctement décrite à l'aide de deux paramètres : le taux de photosynthèse optimum à saturation par la lumière (P_{opt}) et la pente initiale de la courbe en éclaircissement limitant (α) ou par des valeurs qui leur sont associées ($I_K = P_{opt}/\alpha =$ intensité seuil de saturation par la

¹ Laboratoire d'Hydrobiologie, UA 695 du C.N.R.S., Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex, France.

lumière ; ϕ_m = rendement quantique global de la photosynthèse en lumière limitante).

Il est généralement admis que P_{opt} et α dépendent respectivement de l'intensité des processus enzymatiques et photochimiques de la photosynthèse. En exprimant ces paramètres par unité de chlorophylle (constituant variant dans les cellules selon les espèces, la taille, l'état nutritionnel, la préadaptation à l'ombre ou à la lumière), on peut s'attendre à des valeurs de α et ϕ_m relativement constantes, P_{opt} et I_k variant essentiellement avec la température selon un Q_{10} voisin de 2 (Capblanco 1982). Cependant, des travaux plus récents (Côté & Platt 1983, Tilzer 1984, Fee & al. 1987) indiquent que ces paramètres peuvent varier dans des limites assez larges. Cette variabilité limite considérablement les possibilités d'utilisation des modèles de production.

Le travail entrepris sur le réservoir de Pareloup avait pour objectifs (1) de définir la plage de variations des paramètres de la courbe $P = f(I)$ au cours d'un cycle annuel et (2) de rechercher parmi les composantes du milieu celles qui sont susceptibles d'expliquer ces variations.

2. Méthodes de mesure

L'analyse est basée sur 48 profils de distribution verticale des taux de photosynthèse établis à une station centrale du lac de Pareloup entre juin 1983 et juin 1985 (35 profils) et d'avril à novembre 1987 (13 profils).

Les mesures ont été effectuées dans des flacons transparents et opaques d'une capacité de 125 cm³, immergés à différentes profondeurs pendant 2 heures au midi après ajout de 55 KBq de ¹⁴CO₃NaH (CEA, Saclay). Des filtres d'une porosité de 0,45 μm ont été utilisés pour filtrer les échantillons dès la fin de la période d'incubation. Après un rinçage avec 15 cm³ d'eau de lac préfiltrée, les filtres ont été immédiatement transférés dans des fioles contenant du liquide scintillant (Ready Solv HP/b, Beckman). La radioactivité des filtres et celle des solutions ont été mesurées par scintillation liquide et corrigées pour le quenching. La radioactivité des filtres correspondant aux flacons opaques a été soustraite de celle des flacons transparents. Les concentrations de ¹⁴CO₂ ont été calculées à partir des valeurs de pH et d'alcalinité.

Les pigments photosynthétiques ont été dosés par une méthode spectrophotométrique décrite par Marker & al. (1980), en utilisant de l'éthanol porté à ébullition pour l'extraction. La D.O. de l'extrait a été mesurée avant et après acidification pour estimer la fraction de phéopigments.

L'éclairement incident a été calculé à partir des valeurs fournies par un pyranomètre couplé à un intégrateur en considérant que la fraction comprise entre 400 et 700 nm (PAR ou Photosynthetically Active Radiation) est égale à 46 % du rayonnement total et que les pertes par réflexion à la surface sont de 10 %. Pour les mesures de l'atténuation de la lumière dans l'eau, nous avons utilisé une sonde immergeable (LI-192 S) reliée à un quantamètre (Lambda Instruments). Le coefficient d'atténuation vertical (ϵ_v) a été calculé par régression des valeurs en fonction de la profondeur.

3. Analyse des données

Les profils verticaux de production photosynthétique ont été analysés par référence aux modèles qui décrivent les variations en profondeur du taux de photosynthèse spécifique (P_z) en fonction de l'intensité de l'éclairement disponible (I_z). Dans cette optique, nous avons utilisé les variables, les paramètres et les unités définis ci-après :

CHL = concentration en chlorophylle ; mg.m⁻³

I_0 = intensité des PAR (400-700 nm) immédiate-ment sous la surface ; W.m⁻² (= 4,6 μE.m⁻²s⁻¹) (= 16,56 mE.m⁻²h⁻¹) (16,56 mmol.m⁻²h⁻¹)

I_z = intensité des PAR à la profondeur z ; mêmes unités

ϵ_v = coefficient moyen d'atténuation verticale de la lumière ; m⁻¹

$Z_{0.5}$ = profondeur optique = épaisseur en mètres d'une couche d'eau absorbant 50 % de la lumière

ϵ_c = coefficient d'atténuation spécifique de la chlorophylle ; m⁻¹(mg CHL.m⁻³)⁻¹

CHL. ϵ_c/ϵ_v = fraction du coefficient d'atténuation dû aux algues

I_{abs} = quantité de lumière absorbée par la chlorophylle dans une couche d'eau d'épaisseur Δz , = $I_{z-\Delta z} \cdot (1 - e^{-\epsilon_v \Delta z}) \cdot (\text{CHL} \cdot \epsilon_c / \epsilon_v)$

P_z = taux de photosynthèse spécifique à la profondeur z ; mg C. (mg CHL)⁻¹ h⁻¹

P_{opt} = taux de photosynthèse spécifique optimum; mêmes unités

I_k = intensité seuil de saturation; mêmes unités que pour I_0

α = pente initiale de la courbe $P = f(I)$ pour $I \leq 0,5 I_k$; mgC. (mg CHL. mE PAR)⁻¹ m²

ϕ_z = rendement quantique global de la photosynthèse à la profondeur z

= moles de carbone assimilé / moles de photons absorbés

$$= P_z \cdot \text{CHL} / I_{\text{abs}}$$

= $P_z / 12 \cdot I_z \cdot \epsilon_c$ lorsque Δz est très petit.

En lumière limitante ($I < I_k$), P_z varie proportionnellement à I_z et ϕ_z tend vers une valeur constante (ϕ_m). En lumière saturante, P_z atteint un maximum (P_{opt}) et ϕ_z diminue lorsque I_z augmente. Au point de transition I_k la relation s'écrit (Tilzer 1984):

$$\phi_m = P_{opt} / 12 I_k \cdot \epsilon_c \quad (1)$$

d'où $I_k = P_{opt} / 12 \epsilon_c \cdot \phi_m \quad (2)$

et puis que $\alpha = P_{opt} / I_k \quad (3)$

$$\alpha = 12 \epsilon_c \cdot \phi_m \quad (4)$$

4. Evolution saisonnière des composants climatiques et du peuplement phytoplanctonique

Situé au sud-ouest du Massif Central à une altitude de 850 mètres, la retenue hydroélectrique de Pareloup (superficie = 13,5 km²; profondeur moyenne = 12,5 m) est alimentée par les apports naturels du bassin versant du Vioulou (superficie = 122 km²) et par les eaux pompées dans le bassin du Vieur.

Son régime thermique (fig. 1) se caractérise par une stratification de la masse d'eau entre la fin juin et la fin septembre. Les poussées de phytoplancton se produisent lors des périodes d'isothermie de printemps — le peuplement est alors composé de Diatomées avec une très forte dominance de *Asterionella formosa* — et d'érosion de la thermocline en automne. La biomasse diminue fortement durant la période de stratification; elle est composée de Cyanophytes (*Microcystis*, *Anabaena*, *Merismopedia*), de Pyrrophytes (*Ceratium*, *Cryptomonas*, *Rhodomonas*) et de Chlorophytes (*Crucigenia*, *Pediastrum*,

Ankistrodesmus, *Gloeocystis*) dans des proportions variables d'une année à l'autre. Les Diatomées (*Melosira ambigua* + *A. formosa*) réapparaissent lors de la poussée automnale.

La distribution verticale du phytoplancton est homogène en période d'isothermie. Durant l'été, deux situations différentes ont été rencontrées au cours de cette étude (fig. 1):

— en 1983 et 1984, le gradient de température qui apparaît dans la zone euphotique début juin évolue très rapidement; à partir du 15 juillet, la couche euphotique est pratiquement isotherme. Ces conditions se traduisent par des profils verticaux de distribution de la biomasse de phytoplancton le plus souvent uniformes.

— en 1987, la couche euphotique reste stratifiée pendant tout l'été; cette stratification entraîne la formation d'un maximum de chlorophylle au niveau du métalimnion qui correspond à la fois à une différenciation du peuplement (développement d'une population de *Gonyostomum*, Chloromonadophyte de grande taille, dans les niveaux inférieurs de la couche euphotique à partir du mois de juillet) et à un enrichissement des algues en chlorophylle (la teneur moyenne par cellule ou par unité de biomasse est 2 à 6 fois plus élevée entre 7 et 10 mètres qu'en surface). Les conditions météorologiques de la fin du mois d'août entraînent une dégradation de ces structures qui se reforment au cours du mois de septembre.

La profondeur de la zone euphotique (Z_{eu}) varie, en relation avec le développement du phytoplancton, entre 5,5 et 12,5 mètres (fig. 1). Les équations de régression entre ϵ_v et la concentration moyenne en chlorophylle, calculées sur les périodes juin 83 - juin 85 et mars-octobre 87 sont respectivement:

$$\epsilon_v = 0,448 + 0,021 \text{ CHL} \quad (r = 0,75; \text{DL} = 34)$$

$$\epsilon_v = 0,352 + 0,019 \text{ CHL} \quad (r = 0,81; \text{DL} = 30)$$

Ces relations permettent d'estimer ϵ_c à 0,02 mg⁻¹ CHL. m², valeur conforme à celles relevées dans la littérature. La fraction du coefficient d'extinction attribuable au phytoplancton ($\epsilon_c \cdot \text{CHL} / \epsilon_v$) est de 0,18 en moyenne; elle varie entre 0,12 et 0,51 ($\bar{x} = 0,24$) au printemps et à l'automne, entre 0,04 et 0,21 ($\bar{x} = 0,09$) en été.

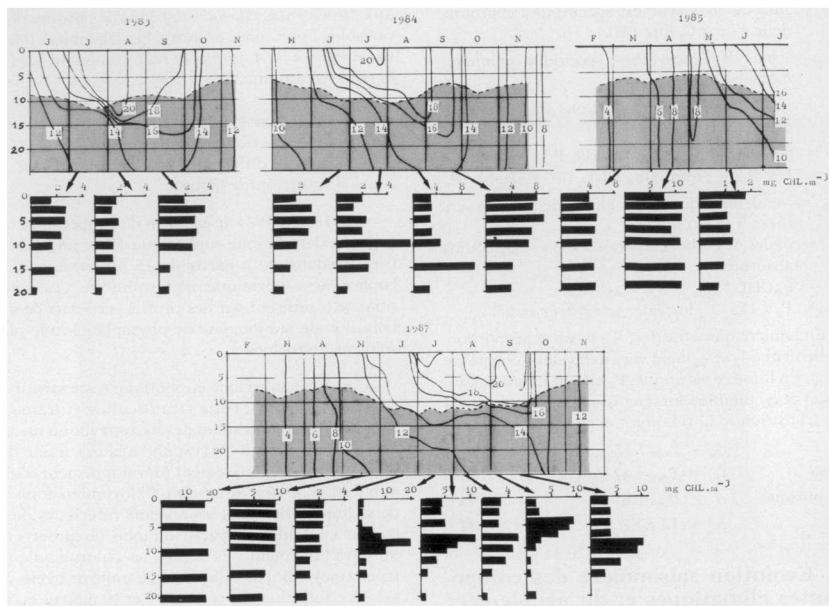


Fig. 1. Courbes isothermes, profondeur de la couche euphotique (en blanc) et exemples de profils de répartition verticale des concentrations en chlorophylle dans le lac de Pareloup.

5. Profils verticaux de photosynthèse

Les courbes obtenues en portant les taux d'activité spécifiques (P_z) sur une échelle de profondeurs graduée en profondeurs optiques (Z_{od}) sont de deux types :

— le premier, généralement observé de juin 1983 à juin 1985 (fig. 2A, 2B, 2C) correspond à une faible stabilité thermique de la zone euphotique qui conduit à une distribution homogène du phytoplancton. Ces profils sont conformes au modèle décrit par Rodhe (1965) : P_z passe par un maximum (P_{opt}) situé entre 0,5 et 2,5 mètres selon la valeur de I_0 et décroît parallèlement à la lumière disponible pour $I_z \leq 0,5 I_k$. On note cependant que certains profils s'écartent de ce modèle, le plus souvent parce que

P_z décroît plus vite que I_z (profils du 26.03.85, du 11.09.84 ou du 28.09.84 p. ex.).

— le second (fig. 2D) correspond à la formation de gradients de densité et de concentrations de pigments observés durant l'été 1987. En règle générale, la diminution P_z est plus forte que celle de I_z ; elle est parfois très brutale (profils du 30.06.87 et du 22.07.87). L'évolution des profils entre la fin mai et la fin juillet permet d'interpréter les variations de P_z comme le résultat d'une adaptation progressive du phytoplancton des couches superficielles et profondes à des conditions moyennes d'éclairement différentes. L'adaptation aux faibles éclaircements entraîne une augmentation de la teneur des algues en pigments mais une baisse du taux de photosynthèse par unité de chlorophylle. Ce même processus

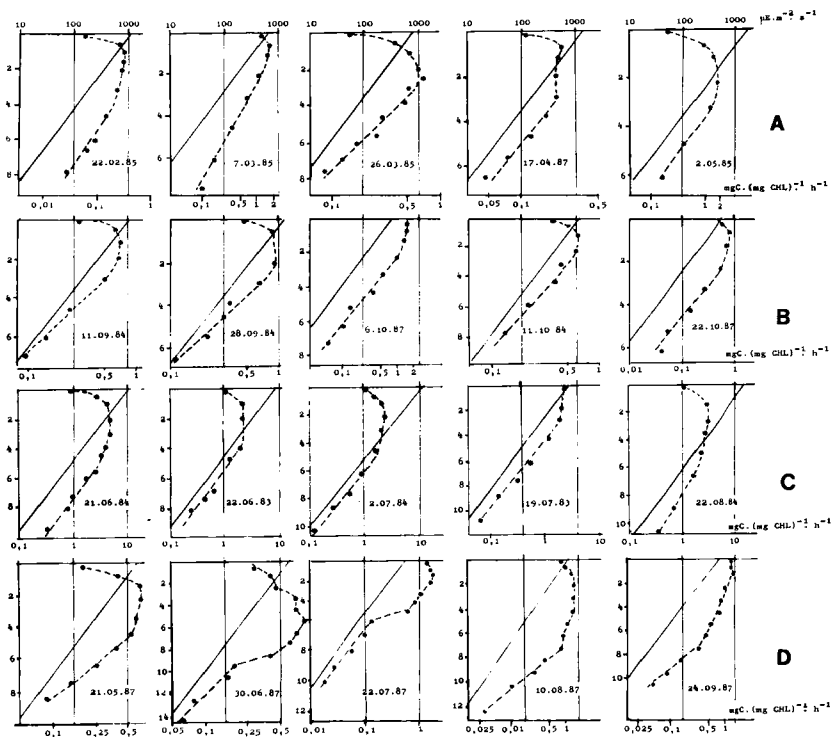


Fig. 2. Profils typiques du taux de photosynthèse spécifique ($-*$) et d'intensité lumineuse (—) en période d'isothermie de printemps (A), d'automne (B), de faible stabilité thermique en été (C) et en présence d'un fort gradient thermique (D). Les valeurs de I_z et de P_z (échelles logarithmiques) sont figurées sur une échelle de profondeurs graduée en unités de profondeur optique (Z_{od}).

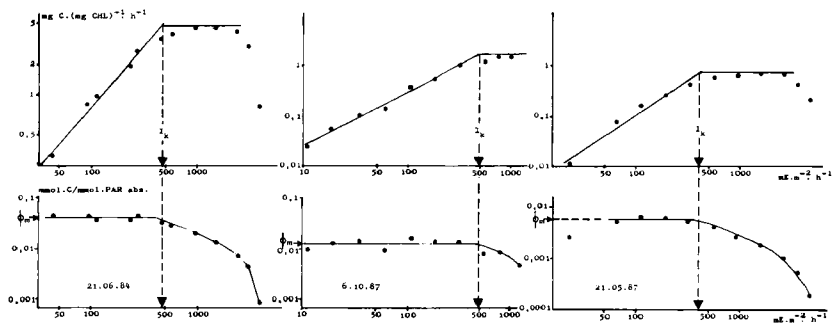


Fig. 3. Courbes illustrant la relation entre les taux de photosynthèse spécifique (en haut), le rendement quantique global (ϕ_e , en bas) et l'intensité de la lumière.

d'adaptation consécutif à de courtes périodes de stabilité de la couche euphotique pourrait expliquer les divergences observées entre P_z et I_z dans des conditions d'appareille homogénéité.

6. Variations des paramètres de la courbe $P = f(I)$

Les relations, formulées au § 3, entre les paramètres de la courbe $P = f(I)$ sont illustrées dans la figure 3. Les valeurs de I_k , α , et ϕ_m peuvent être déduites de ces courbes en utilisant l'une des trois méthodes suivantes :

- (1) détermination de I_k par une méthode graphique (Vollenweider 1965)
- (2) régression linéaire entre les couples de valeurs de P_z et I_z pour $I_z < I_k$ (Platt & Jassby 1976)
- (3) calcul de ϕ_m , valeur moyenne de ϕ_z pour $I < I_k$

La figure 4 montre que ces méthodes donnent des résultats très proches ; les différences sont souvent liées aux profils divergents i.e. lorsque P_z décroît plus vite que I_z , ϕ_z varie avec la profondeur. Il est possible que la diminution du rendement quantique ne soit qu'appareille puisque son calcul est basé sur l'hypothèse que c_c ne varie pas avec la profondeur. La courbe (fig. 3) du 21.05.87 montre cependant que même dans le cas de profils divergents, les méthodes ci-dessus sont utilisables.

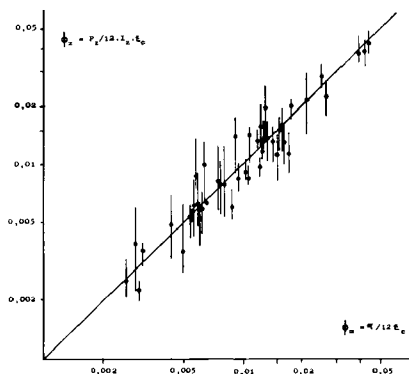


Fig. 4. Comparaison des valeurs du rendement quantique en lumière limitante estimées à partir des valeurs de α et calculées à partir de I_z pour $I_z < I_k$: (amplitude — et moyenne ■).

La figure 4 indique également que le rendement quantique aux intensités suboptimales d'éclaircissement varie dans les limites assez larges, sensiblement différentes de la plage de variation (0,03 à 0,06) donnée par Bannister (1974) et Bannister &

Tableau I. Amplitude, moyenne, écart type (s) et coefficient de variation (C.V.) des valeurs caractéristiques de la relation P · I.

Unités	Amplitude	Moyenne	s	C.V.	
P_{opt}	mgC.(mg CHL) ⁻¹ h ⁻¹	0,234 - 6,56	1,61	1,368	84 %
α	mgC.(mg CHL.E) ⁻¹ m ²	0,73 - 10,26	2,85	2,283	79 %
I_k	$\mu E.m^{-2} s^{-1}$	90 - 280	156	46,5	30 %
I_{opt}	$\mu E.m^{-2} s^{-1}$	260 - 700	435	115	27 %
I_{opt}/I_k		1,61 - 5,77	2,97	0,91	31 %
ϕ_m	mol C.mol PAR ⁻¹	0,002 - 0,0425	0,0127	0,00936	74 %

Weidemann (1984). Cette variabilité affecte également les autres paramètres de la courbe $P = f(I)$ (Tableau I). Nos résultats indiquent que I_k est le paramètre le plus stable ; sa valeur moyenne se situe dans la gamme des valeurs relevées dans la littérature (Harris, 1978 p. ex.). La plupart des travaux (Platt & Jassby 1976, Harris 1978, Capblancq 1982, Coté & Platt 1983, Tilzer 1984) donnent au contraire des valeurs de P_{opt} et de α plus élevées que celles qui figurent dans le tableau I. Ces dernières sont par contre tout à fait semblables à celles mesurées dans les lacs de l'ELA et du SAQ par Fee & al. (1987). Compte tenu des différentes méthodes utilisées pour mesurer les taux de production, les concentrations de chlorophylle et pour estimer les paramètres, il est difficile de juger si ces différences sont liées à la nature du phytoplancton et aux propriétés du milieu.

Dans le cas d'une distribution verticale homogène des concentrations en chlorophylle, les paramètres estimés de la courbe $P = f(I)$ permettent de calculer la production intégrée sur la profondeur de la zone euphotique. La relation (Talling 1957, Vollenweider 1965) :

$$\Sigma A = CHL \cdot P_{opt} \cdot \epsilon^{-1} \cdot \ln(2I_0/I_k) = CHL \cdot P_{opt} \cdot \epsilon^{-1} \cdot \ln(2\alpha I_0/P_{opt}) \quad (5)$$

donne des valeurs très proches de celles obtenues par intégration planimétrique des profils $A = f(Z)$ (fig. 5). Lorsque le peuplement phytoplanctonique est stratifié, l'intégration des profils de production ne peut se ramener à une équation simple.

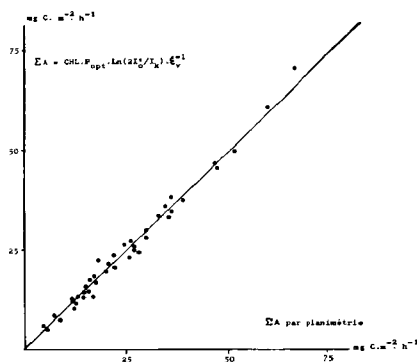


Fig. 5. Comparaison de la production photosynthétique intégrée sur la couche euphotique par planimétrie des profils verticaux et à l'aide de l'équation (5).

7. Relations entre paramètres et composantes du milieu

Les coefficients de corrélation entre les couples de valeurs de P_{opt} , I_k et α — ce dernier étant par définition (équation 4 et fig. 4) proportionnel à ϕ_m — indiquent l'existence d'une liaison particulièrement forte entre P_{opt} et α . Ces deux paramètres varient simultanément selon les équations de régression linéaire ($r = 0,938$; $P < 0,1$ %) :

$$\alpha = 0,35 + 1,6 P_{opt}$$

$$P_{opt} = 0,55 \alpha - 0,0064$$

La covariation de ces deux paramètres (fig. 6) se traduit par une relative stabilité de I_k dont les variations sont indépendantes de celles de P_{opt} ($r = 0,164$) et de α ($r = -0,117$). Nos résultats indiquent par ailleurs que la relation entre P_{opt} et α ne varie pas de façon significative au cours des saisons.

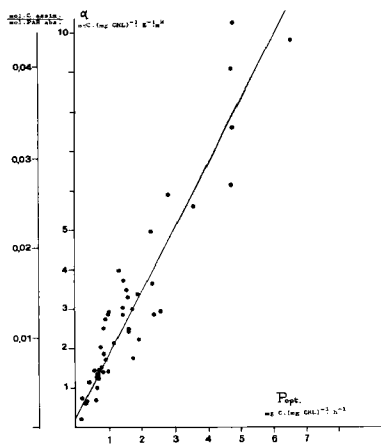


Fig. 6. Relation entre P_{opt} et α . La correspondance entre α et Φ_m est calculée à partir de l'équation (4) avec $\epsilon_c = 0,02 \text{ mg}^{-1} \text{ CHL.m}^2$.

La relation empirique qui lie P_{opt} et α suggère que ces deux paramètres dépendent des mêmes facteurs. On admet généralement que la température n'agit pas sur α mais qu'elle contrôle, via l'activité enzymatique, le paramètre P_{opt} . Plusieurs travaux (cités in Harris 1978, Capblancq 1982, Coté & Platt 1983) indiquent par contre que la préadaptation des algues à des éclaircements plus ou moins intenses, les conditions nutritives, la taille des cellules ou la composition spécifique du peuplement peuvent agir sur ces deux paramètres. L'effet de ces facteurs sur la réponse photosynthétique des communautés naturelles est cependant difficile à discerner d'une part, du fait de leur variation simultanée, d'autre part parce que ces communautés évoluent dans un environnement turbulent.

Tableau II. Matrice de corrélations entre P_{opt} , température, stabilité thermique de la couche euphotique (S), éclaircissement moyen pendant les trois jours précédents (E = durée du jour x intensité moyenne) et concentrations en chlorophylle ; (valeurs significatives au seuil 0,1%**, 1%* et 5%+).

	P_{opt}	α	Temp.	S	E	CHL
P_{opt}	1	0,938**	0,545**	0,245	0,426*	-0,627**
α		1	0,476**	0,182	0,471**	-0,602**
Temp.			1	0,604**	0,482**	-0,621**
S				1	0,422*	-0,440*
E					1	-0,366+
CHL						1

La matrice de corrélations du tableau II indique une liaison apparente avec la température ; l'équation de régression ($P_{opt} = 0,425.1,078T$) correspond à un $Q_{10} = 2,02$, valeur généralement admise. Cependant, à l'évolution saisonnière de la température sont liés :

(1) l'évolution de la biomasse de phytoplancton ; nos résultats montrent que P_{opt} diminue selon une fonction puissance de la concentration en chlorophylle ($P_{opt} = 2,87.CHL^{-0,64}$). L'analyse des corrélations partielles (Tableau III) d'un modèle de régression multiple entre P_{opt} , T et CHL ($R^2 = 0,425$; DL = 45) indique que la corrélation entre P_{opt} et la quantité de chlorophylle (i.e. la biomasse de phytoplancton) est indépendante de la température. Ce résultat rejoint les conclusions de Fee & al. (1987) selon lesquelles la température détermine uniquement la limite supérieure de P_{opt} .

(2) les changements de la composition du peuplement : les plus faibles températures et les maximums de chlorophylle correspondent au peuplement printanier à base de Diatomées. A partir du mois de juin, ces dernières représentent moins de 25 % de la biomasse ; les variations de P_{opt} sont alors corrélées ($r = 0,602$; $P < 1\%$) au pourcentage de biomasse formé par les Pyrrophytes.

(3) la stabilité thermique de la couche euphotique (S) et l'éclaircissement incident (E = durée du jour x intensité moyenne). La valeur moyenne de E au cours des trois jours précédant les mesures est corrélée à l'ensemble des variables considérées ; il n'apparaît par contre aucune relation entre S, P_{opt} et α (Tableau III).

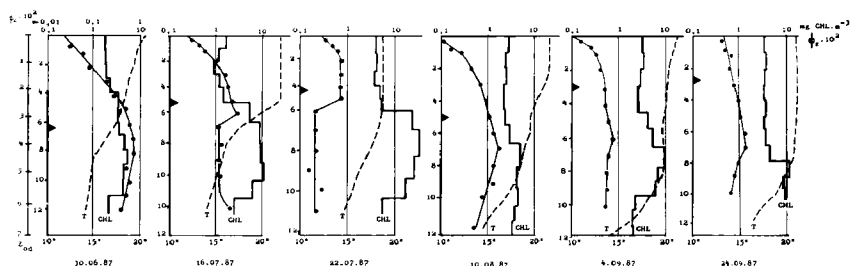


Fig. 7. Profils verticaux de température (—), de concentration en chlorophylle (histogrammes) et du rendement quantique global de la photosynthèse (---) durant l'été 1987. La profondeur est portée sur une échelle graduée en unités de $Z_{0.1}$ (figurée à gauche); la flèche indique la profondeur correspondant à une intensité de $150 \mu E \cdot m^{-2}$, valeur moyenne de I_k .

Tableau III. Coefficients de corrélation totale (en bas, à gauche) et partielle (en haut, à droite) entre P_{opt} , la température et la quantité de chlorophylle (** = valeurs significatives à P 0,01).

	P_{opt}	Temp.	CHL
P_{opt}	1	0,235	- 0,439**
Temp.	0,545**	1	- 0,428**
CHL	- 0,627**	- 0,621**	1

Les profils verticaux du rendement quantique de la photosynthèse (fig. 7) confirment cependant que la ségrégation des algues au sein d'une colonne d'eau stratifiée modifie leur réponse à la lumière. Les conséquences d'une stratification thermique prolongée apparaissent en particulier dans l'évolution des profils entre le 30.06 et le 22.07 où l'on voit se différencier, au niveau de la thermocline, un peuplement adapté aux faibles éclaircissements qui se caractérise par un rendement quantique amoindri par rapport à celui du peuplement de l'épilimnion. Nos mesures ne permettent pas toutefois d'affirmer que la diminution de ϕ est réelle puisque ϵ_c peut varier en profondeur en fonction de la composition spectrale de la lumière transmise, des changements d'espèces et de l'état physiologique des algues.

8. Discussion et conclusion

Il apparaît de plus en plus évident que les valeurs caractéristiques (P_{opt} , α , ϕ_m) de la relation $P = f(I)$ varient au cours de l'année (Platt & Jassby 1976, nos résultats), d'un lac à l'autre (Fee & al. 1987) d'un jour à l'autre (Coté & Platt 1983) et au cours d'une même journée (Harding & al. 1982). La variabilité de ces paramètres apparaît donc comme une propriété inhérente au phytoplancton.

Quelques travaux récents (Harris 1984, Falkowski 1984) soulignent en effet la très grande plasticité des algues planctoniques. Ces organismes peuvent répondre aux changements de leur environnement climatique et chimique sur des échelles de temps variant de l'heure à quelques semaines par une variété d'adaptations. Ces réponses adaptatives qui se traduisent par des altérations de la structure des chloroplastes et du métabolisme, des modifications de la composition chimique (p. ex. rapports C:N:CHL), des variations du volume des cellules et, enfin, par des remplacements d'espèces affectent l'activité photosynthétique. Dans les milieux naturels, cette séquence d'adaptation est fréquemment perturbée par les fluctuations de l'éclaircissement (liées à la succession de jours clairs et nuageux et à l'intensité du mélange turbulent) qui interfèrent avec le cycle saisonnier d'évolution du milieu. Les variations hebdomadaires des taux de photosynthèse

spécifique apparaissent ainsi comme résultant à la fois des ajustements du métabolisme aux conditions d'éclairement de quelques heures précédant la mesure et des changements plus lents de la structure du phytoplancton qui interviennent à l'échelle de la semaine.

L'interférence de ces effets explique probablement la forte dispersion des valeurs par rapport à la courbe moyenne d'évolution de P_{opt} et de α au cours d'un cycle annuel. Cette évolution annuelle est inversement corrélée à celle de la biomasse de phytoplancton. Une relation inverse avec la biomasse apparaît également dans les profils de l'été 1987. La diminution du taux de photosynthèse spécifique lorsque la biomasse (exprimée en biovolume ou en chlorophylle) augmente a été mentionnée par de nombreux auteurs et interprétée comme le reflet d'une compétition vis-à-vis des éléments nutritifs (cf. Javornicky *in* Westlake 1980 p. ex.). Les variations de biomasse au cours d'une année sont cependant liées à celles de nombreux autres facteurs susceptibles d'agir directement sur l'activité photosynthétique.

Le point le plus important qui ressort de nos résultats est la variation simultanée de P_{opt} et de α , deux paramètres souvent considérés comme indépendants. La covariation de ces deux valeurs, qui remet en cause l'hypothèse d'une relative stabilité du produit $\epsilon_C \phi_m$ (Bannister & Weidemann 1984), apparaît également dans les relations établies à partir de séries de mesures effectuées en milieu marin (Harding & al. 1982, Côté & Platt 1983). Contrairement à Côté & Platt qui trouvent que la relation entre P_{opt} et α varie au cours de leur période d'étude (70 jours) nos résultats ne révèlent aucune tendance saisonnière dans la relation entre ces deux paramètres.

L'intérêt de ces relations est de permettre l'estimation de α (et de I_k) à partir de la seule détermination de P_{opt} . Cette dernière étant plus simple à réaliser qu'un profil complet de mesures sur toute la colonne d'eau, on peut envisager la possibilité de mesures plus fréquentes de P_{opt} combinées avec des déterminations plus espacées de α comme un moyen de réduire les incertitudes liées à la variabilité de l'activité photosynthétique du phytoplancton.

La variabilité des paramètres de la relation $P = f(I)$ est la principale limite à l'utilisation des modèles de production primaire pour convertir les taux de production instantanés en taux journalier, pour

extrapoler les valeurs entre deux mesures successives ou pour estimer la production à partir des seules mesures de chlorophylle et de lumière. Le développement de ces modèles est donc lié à notre capacité à prévoir les valeurs de ces paramètres. La principale difficulté provient du fait que ces valeurs sont une fonction complexe du temps i.e. que la réponse photosynthétique du phytoplancton à la lumière de l'instant t dépend des conditions climatiques et chimiques de la « période précédente ». Les questions qui se posent alors concernent la définition de ces conditions dans un environnement turbulent et de l'échelle de temps à prendre en compte. Les tentatives de simulation de la réponse photosynthétique du phytoplancton aux fluctuations de la lumière engendrées par le mélange turbulent ne portent pour l'instant que sur des échelles de temps de l'ordre de la journée (Falkowski 1984). La modélisation des mécanismes qui opèrent sur des échelles de temps plus longues est beaucoup plus difficilement concevable.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre du GRECO-CNRS « Fonctionnement des systèmes lacustres » et d'un programme de recherches sur la retenue de Pareloup subventionnée par le Ministère de l'Environnement. Nous remercions la Direction des Etudes et Recherches d'EDF qui nous a permis d'utiliser la base technique de Pareloup ainsi que MM. Tourenq, Lavandier, Le Cohu et Dalger pour l'aide apportée sur le terrain.

Travaux cités

- Bannister (T.T.). 1974. — Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield and upper limit to production. *Limnol. Oceanogr.*, 19 : 1-12.
- Bannister (T.T.) & Weidemann (A.D.). 1984. — The maximum quantum yield of phytoplankton photosynthesis *in situ*. *J. Plankton Res.*, 6 : 275-294.
- Capblanco (J.). 1982. — Phytoplancton et production primaire. in « *Écologie du plancton des eaux continentales* ». Collection Ecologie, 16, Masson, Paris, 198 p.
- Côté (B.) & Platt (T.). 1983. — Day to day variations in the spring summer photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 28 : 320-344.
- Falkowski (P.G.). 1984. — Physiological responses of phytoplankton to natural light regimes. *J. Plankton Res.*, 6 : 295-307.
- Fee (E.J.), Hecky (R.E.) & Welch (H.A.). 1987. — Phytoplankton photosynthesis parameters in central Canadian lakes. *J. Plankton Res.*, 9 : 305-316.
- Harding (L.W.), Prezelin (B.B.), Sweeney (B.M.) & Cox (J.L.). 1982. — Diel oscillations of photosynthesis-irradiance (P-I) relationship in natural assemblages of phytoplankton. *Mar. Biol.*, 67 : 167-178.
- Harris (G.P.). 1978. — Photosynthesis, production and growth : the physiological ecology of phytoplankton. *Ergeb. Limnol.*, 10 : 1-171.

- Harris (G.P.). 1984. — Phytoplankton productivity and growth measurements : past, present and future. *J. Plankton Res.*, 6 : 219-237.
- Jassby (A.) & Platt (T.). 1976. — Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 540-547.
- Marker (A.F.H.), Nush (E.A.) & Riemann (B.). 1980. — The measurements of photosynthetic pigments in freshwater and standardization of methods : conclusions and considerations. *Ergeb. Limnol.*, 14 : 91-106.
- Platt (T.) & Jassby (A.D.). 1976. — The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *J. Phycol.*, 12 : 421-430.
- Rodhe (W.). 1965. — Standard correlations between pelagic photosynthesis and light. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 (suppl.) : 367-381.
- Talling (J.F.). 1957. — The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytol.*, 56 : 133-149.
- Tilzer (M.). 1984. — The quantum yield as a fundamental parameter controlling vertical photosynthetic profiles of phytoplankton in lake Constance. *Arch. Hydrobiol./suppl.* 69 : 169-198.
- Vollenweider (R.A.). 1965. — Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 (suppl.) 425-457.
- Westlake (D.F.). 1980. — Primary production in Le Cren (E.D.) & Lowe-Mc Connell (R.H.), eds. : « *The functioning of freshwater ecosystems* ». IBP 22, Cambridge Univ. Press, 588 p.