

ZOOPLANCTON DU LÉMAN

THE ZOOPLANKTON OF LAKE GENEVA

CAMPAGNE 2014

PAR

Leslie LAINÉ et Marie-Elodie PERGA

STATION D'HYDROBIOLOGIE LACUSTRE (INRA), BP 511, F - 74203 THONON LES BAINS Cedex

RÉSUMÉ

Alors que la dynamique saisonnière du zooplancton crustacéen du Léman reproduit régulièrement le même schéma depuis 40 ans, la succession de l'hiver et du printemps exceptionnellement doux et de l'été 2014 particulièrement froid et humide a eu des répercussions claires sur les profils de successions. Les amplitudes climatiques saisonnières ont été limitées et, en conséquence, la dynamique saisonnière du zooplancton bien moins marquée. On n'observe pas clairement en 2014 l'explosion des abondances zooplanctoniques qui marque traditionnellement les phases des eaux claires, ni de phase estivale pendant laquelle les effectifs zooplanctoniques sont maintenus faibles par le manque de ressources algales et la prédatation. Tout comme la mise en place de la stratification et le redémarrage de la production primaire, dès le mois de février, la reprise de croissance du zooplancton a été très précoce, mais l'instabilité de la stratification au printemps a favorisé une dynamique progressive plutôt qu'explosive. Les effectifs totaux printaniers ont été toutefois relativement modestes et le broutage zooplanctonique n'a pas suffi à réguler la biomasse phytoplanctonique suffisamment pour restaurer la transparence des eaux. En conséquence, la phase des eaux claires a été très limitée et transitoire. La biomasse algale est aussi restée importante pendant tout l'été, et les biovolumes zooplanctoniques stables. L'automne doux a aussi vu un certain maintien des effectifs zooplanctoniques.

SUMMARY

So far, the seasonal dynamics of crustacean zooplankton in Lake Geneva has been fairly reproducible over the last 40 years. Yet, the climatic amplitudes have been rather low in 2014, with a warm winter and spring followed by a cold summer, and zooplankton seasonal dynamics have been smoothed accordingly. In contrast to classical models of zooplankton dynamics for mesotrophic lakes, zooplankton in 2014 did not show any obvious zooplankton spring outbreak, denoting the Clearwater phase, nor typical low abundances in summer due to predation and scarcity of food resources. Instead, zooplankton growth has restarted very early in winter, promoted by a rather early but likely unstable stratification, and consequent increase in primary production. Zooplankton spring biovolumes remained yet low, and zooplankton grazing was probably not strong enough to really deplete spring phytoplankton biomass and trigger an obvious Clearwater phase. Phytoplankton biomass was maintained at high values during the whole summer, and subsequent zooplankton stocks had remained relatively constant until late fall.

1. INTRODUCTION

En faisant le lien entre producteurs primaires et consommateurs secondaires, le zooplancton joue un rôle clé dans le fonctionnement et la dynamique de l'écosystème. Le zooplancton comprend deux principales classes : les crustacés et les rotifères. Le suivi de la CIPEL porte sur les microcrustacés (i.e. les crustacés entomostracés dont la taille est supérieure à 200 µm) récoltés dans le domaine pélagique. D'autres organismes zooplanctoniques, tels que les rotifères ou les larves végétaires de la moule zébrée d'eau douce (*Dreissena polymorpha*), sont toutefois récoltés par cette méthode d'échantillonnage même si la maille de filet utilisée est trop large pour les échantillonner de façon adéquate. Ces groupes planctoniques feront donc l'objet d'une partie complémentaire en fin de ce rapport.

En 2014, 21 campagnes de prélèvements ont été réalisées et chaque prélèvement a pu faire l'objet de comptage puisque le problème de trop fortes abondances d'algues filamentueuses n'a pas été rencontré cette année.

Ce document traite (i) des biovolumes sédimentés, (ii) de la composition spécifique de la communauté zooplanctonique et (iii) des autres groupes planctoniques observés dans les échantillons 2014 ainsi que (iv) des tendances inter-annuelles observées sur la communauté crustacéenne du Léman.

2. MÉTHODOLOGIE

L'échantillonnage, d'abord mensuel puis bi-mensuel à partir du mois de mars, s'effectue à la station SHL2, située au milieu du lac à l'aide d'un filet de vide de maille de 200 µm, lors de traits verticaux réalisés depuis 50 mètres de profondeur jusqu'en surface.

Les échantillons sont fixés au formol à 5% puis mis à décanter durant 24 heures dans des entonnoirs cylindro-coniques gradués, à l'abri des vibrations, afin de mesurer le biovolume sédimenté. Le volume du phytoplancton déposé au dessus du zooplancton n'est pas pris en compte. Par la suite, les microcrustacés sont dénombrés par espèce et stade de développement. Le dénombrement est réalisé au microscope standard sur lame de comptage à partir d'un sous-échantillon. Pour chaque catégorie taxonomique, le nombre d'individus a été ramené à l'unité de surface selon la formule suivante :

$$\text{Abondance} = N_{\text{ind.ss.ech}} \times \frac{V_{\text{ech.total}}}{V_{\text{ss.ech}}} \times \frac{H_{\text{filtrée}}}{V_{\text{filtré}}}$$

Où: $N_{\text{ind.ss.ech}}$ est le nombre d'individus dénombrés dans le sous-échantillon, $V_{\text{ech.total}}$ est le volume de l'échantillon total ajusté (en ml), $V_{\text{ss.ech}}$ est le volume du sous-échantillon (en ml), $H_{\text{filtrée}}$ est la hauteur de colonne d'eau filtrée, ou profondeur du prélèvement (50 m) et $V_{\text{filtré}}$ le volume filtré par le filet (4.81 m³).

3. RÉSULTATS

3.1 BIOVOLUME SÉDIMENTÉ

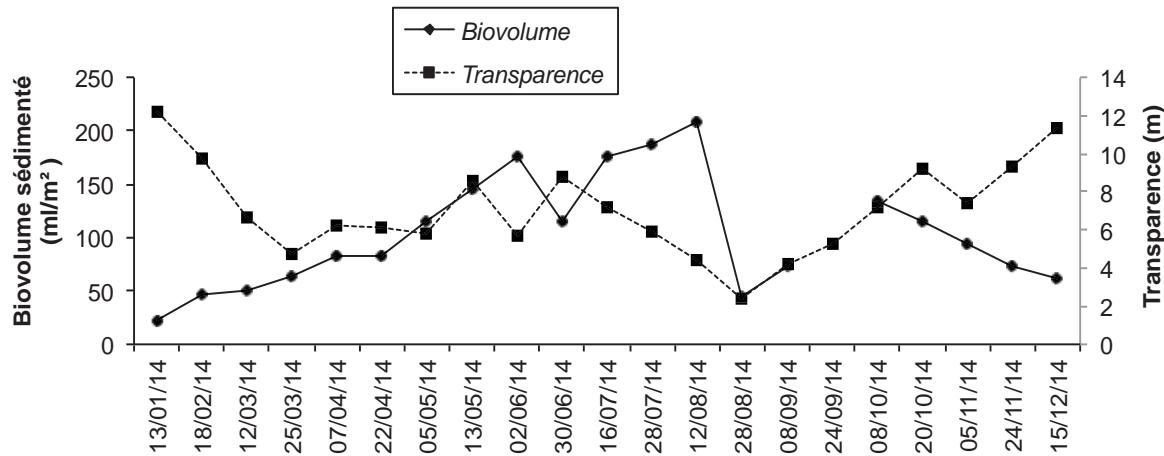


Figure 1 : Evolution saisonnière comparée des biovolumes de zooplancton sédiménté et de la transparence des eaux 2014 (Léman, SHL2)

Figure 1 : Compared seasonal changes in sedimented zooplankton biovolumes and water transparency in 2014 (Lake Geneva, SHL2)

La comparaison des biovolumes de zooplancton avec la transparence des eaux en 2014 reflète l'atypicité de la dynamique planctonique en 2014 (figure 1). La diminution rapide de la transparence, dès le mois de février, accompagnée de l'augmentation des biovolumes zooplanctoniques, atteste du redémarrage très précoce des croissances planctoniques. La croissance continue des biovolumes tout au long du printemps ne correspond pas au modèle classiquement observé d'un pic printanier d'abondance zooplanctonique marquant la phase des eaux claires, suivi de faibles biovolumes estivaux. En 2014, les conditions climatiques exceptionnelles, avec un hiver et un printemps particulièrement doux, ont permis une stratification précoce des eaux, mais probablement instable au début. Avec l'installation de la stratification, les dynamiques planctoniques ont repris de façon assez continue, sans phase de croissance explosive du zooplancton. L'été froid et pluvieux qui a suivi a probablement limité l'appauvrissement de l'épilimnion en nutriments, maintenant ainsi une biomasse phytoplanctonique relativement importante. La phase des eaux claires a été très transitoire car incluse dans deux épisodes climatiques atypiques qui empêchent une détection très précise (entre le 13 mai et le 2 juin 2014).

3.2 COMPOSITION SPÉCIFIQUE DE LA BIOCÉNOSE CRUSTACÉENNE

Le zooplancton crustacéen est, chaque année, largement dominé par les copépodes, qui en 2014 représente 80,5% de l'abondance totale des crustacés. La sous-classe des copépodes se compose des cyclopoides et des calanoides. Comme au cours des années précédentes, les calanoides, représentés par une unique espèce, *Eudiaptomus gracilis* (figure 2), sont plus abondants avec une contribution de 52% de l'abondance crustacéenne totale en 2014. Les cyclopoides, représentés par *Cyclops prealpinus*, *C. vicinus* et leurs stades naupliens (figure 3), ainsi que les branchiopodes Cladocères (très largement dominés par les espèces du complexe *Daphnia longispina*) représentent des proportions relativement équivalentes des effectifs totaux (27% et 21% respectivement) (figure 4a).

3.3 DYNAMIQUE SAISONNIÈRE DU ZOOPLANCTON EN 2014

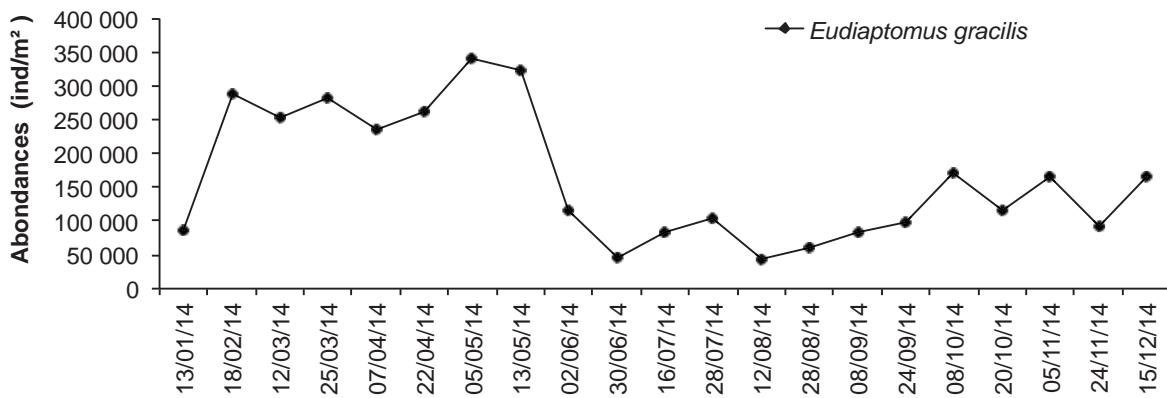


Figure 2 : Evolution saisonnière de l'abondance du calanoïde *Eudiaptomus gracilis* en 2014 (Léman, SHL2)

Figure 2 : Seasonal changes in the abundance of the calanids *Eudiaptomus gracilis* in 2014 (Lake Geneva, SHL2)

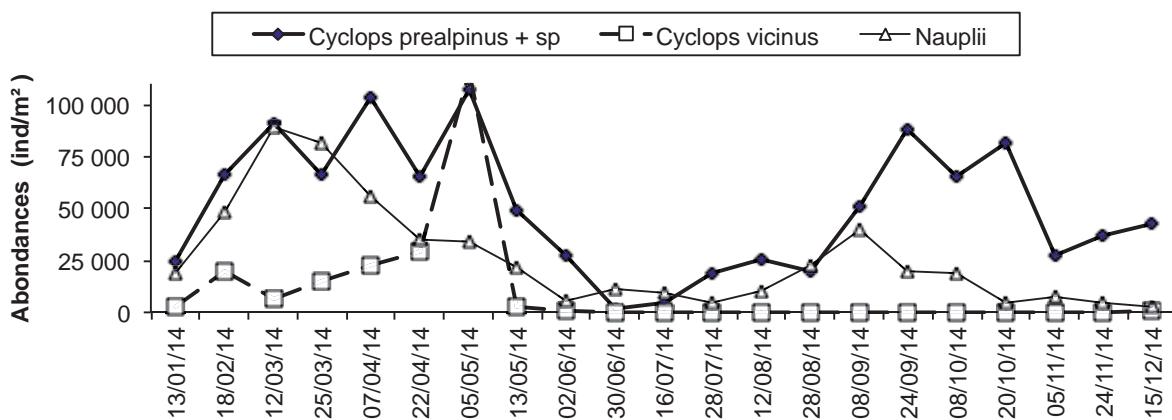


Figure 3: Evolution saisonnière de l'abondance des cyclopoïdes en 2014 (Léman, SHL2)

Figure 3 : Seasonal changes in the abundance of cyclopids in 2014 (Lake Geneva, SHL2)

Les dynamiques des cyclopoïdes et calanoïdes, très comparables en 2014, divergent du modèle de dynamique bimodale attendu pour les lacs mésotrophes (Sommer et al, 2012). Les trois espèces (*C. prealpinus*, *C. vicinus* et *E. gracilis*) montrent des abondances déjà élevées dans la colonne d'eau (80 000, 25 000 et 280 000 ind.m⁻² respectivement) dès le mois de février et quasiment tout au long du 1^{er} semestre 2014. Le pic d'abondance de Nauplii du mois de mars confirme qu'il s'agit bien d'une reprise de croissance de la population des copépodes (reproduction). Cette reprise de croissance coïncide avec le développement précoce des communautés diatomiques printanières (RIMET 2015) dominées en fin d'hiver par la diatomée centrique filamentueuse *Aulacauseira islandica*, jusque fin mars, puis par les espèces unicellulaires centriques jusqu'au mois de mai. Ce redémarrage précoce des dynamiques planctoniques atteste d'un début de la stratification dès le mois de mars, à relier avec les conditions climatiques exceptionnellement chaudes du premier semestre 2014 tandis que la transition dans le cortège d'espèces associées (*Aulacoseira* puis diatomées unicellulaires, caractéristiques des milieux brassés (RIMET, 2015)) suggère que la stabilité de la stratification a diminué en 2^{nde} partie de printemps.

La succession des assemblages de diatomées vers les dinophycées après la phase des eaux claires correspond aux phases de faibles effectifs des trois espèces de copépodes. Un second pic d'abondance, automnal, est observé pour *C. prealpinus* et *E. gracilis*, à la fin du mois de septembre, et succède immédiatement à l'efflorescence spectaculaire de la diatomée *Ulnaria acus* de la fin de l'été.

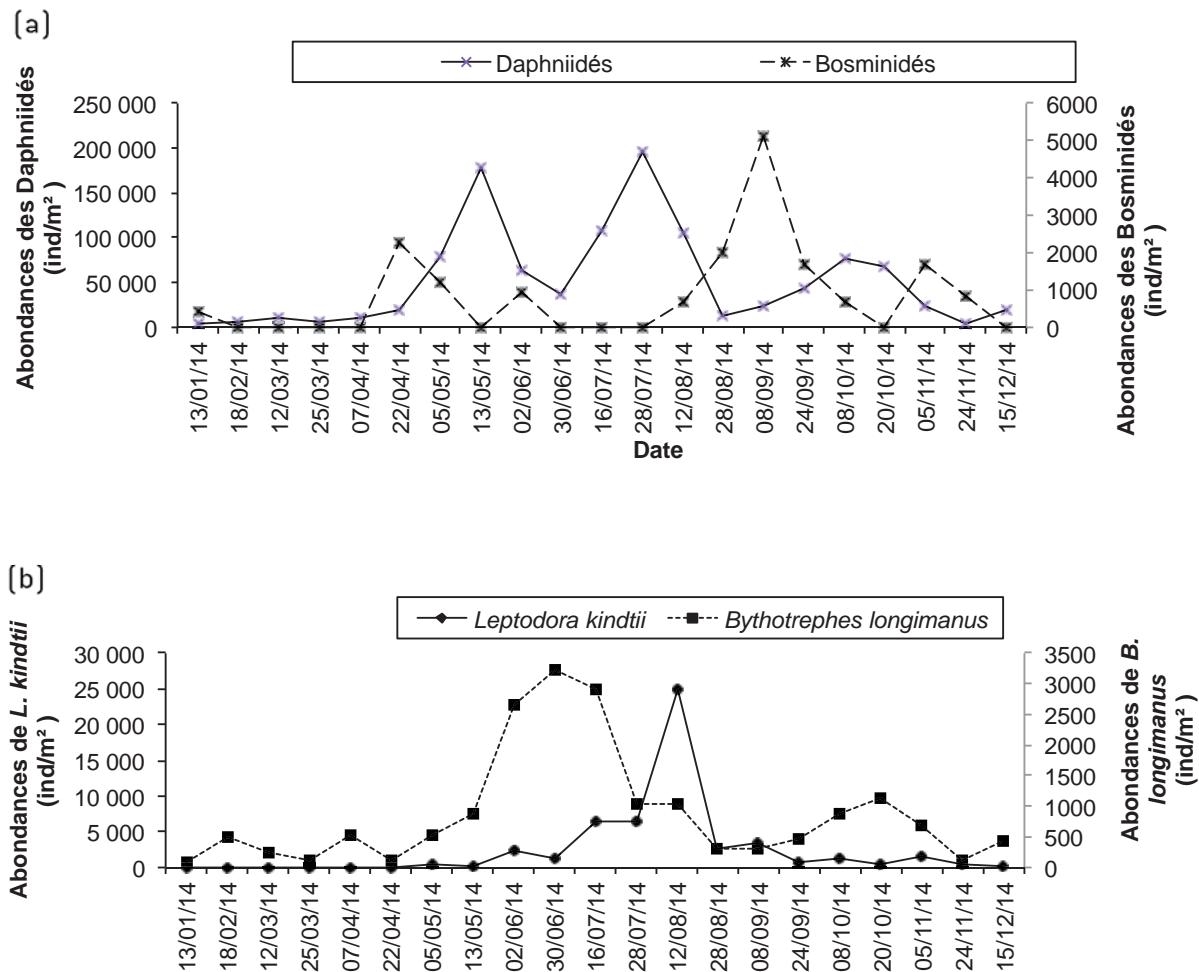


Figure 4 : Evolution saisonnière de l'abondance des Branchiopodes Cladocères a) herbivores b) carnivores

Figure 4 : Seasonal changes in the abundance of herbivorous (a) and carnivorous (b) Branchiopoda in 2014 (Lake Geneva, SHL2)

La contribution des Bosminidés à la communauté totale des cladocères est toujours extrêmement variable d'une année sur l'autre (entre 0,7 et 51% de la communauté totale des branchiopodes). En 2014, ils ne sont représentés que par l'unique espèce *Eubosmina longispina*, dont les effectifs moyens ($<1200 \text{ ind.m}^{-2}$) et la proportion au sein des cladocères ($<1,2\%$) ont été particulièrement faibles. Leur dynamique saisonnière a été totalement désynchronisée de celles des Daphnies. Les effectifs maximaux printaniers de Bosmines sont tellement faibles (2000 ind.m^{-2}) qu'il est hasardeux d'en déduire une reprise de croissance conduisant à un pic d'abondance printanière. En 2014, les Bosmines montrent un pic d'abondance automnal plus marqué, en septembre, avec des effectifs proches de 6000 ind.m^{-2} et qui coïncide avec la fin du bloom de diatomées de fin d'été.

Le pic printanier des Daphnies est plus tardif que celui observé pour les copépodes, et atteint aussi des maxima modestes ($<180 000 \text{ ind.m}^{-2}$), qui sont, avec ceux des années 2002 et 2003, les plus faibles observés au printemps depuis 30 ans. Si les effectifs du mois de juin sont faibles, la reprise de croissance estivale est particulièrement précoce en 2014 puisqu'elle a lieu dès le mois de juillet. Cette seconde phase marque la transition entre les cortèges phytoplanctoniques printaniers et ceux plus typiques de l'été. Là encore, les effectifs maxima atteints par les Daphnies sont plutôt faibles.

Les grands cladocères prédateurs, *B. longimanus* et *L. kindtii*, se caractérisent quant à eux par un développement en saison chaude (figure 4b), avec le pic de *B. longimanus* dès la fin du printemps, avec des effectifs proches de $3 000 \text{ ind.m}^{-2}$, et une explosion transitoire de *L. kindtii* en fin d'été à des effectifs proches de $26 000 \text{ ind.m}^{-2}$. Etonnamment, et probablement en lien avec la douceur de l'automne, *B. longimanus* montre un second pic d'abondance en octobre.

3.4 AUTRES GROUPES PLANCTONIQUES

Quatre espèces de rotifères sont typiquement observées dans les prélèvements, mais aucune larve véligère n'a été cette année détectée.

Asplanchna priodonta et *Notholca caudata* sont des espèces typiquement printanières, dont l'apparition coïncide avec la reprise phytoplanctonique (figure 5a). Les abondances de ces deux espèces sont élevées pendant les trois mois du printemps (150 000 et 40 000 ind.m⁻² en moyenne) et ne présentent pas clairement de pics. Les effectifs d' *Asplanchna priodonta* sont à nouveau > 100 000 ind.m⁻² pendant tout l'automne. Globalement, la dynamique saisonnière d' *Asplanchna priodonta* est très similaire à celle de *C. prealpinus* et *E. gracilis*, tandis que celle de *Notholca caudata* coïncide avec *C. vicinus*.

Kellicottia longispina n'a été présente en 2014 qu'au printemps (pendant la phase phytoplanctonique des petites diatomées unicellulaires) et en été avec des effectifs maximums de 600 000 ind. m⁻². *Conochilus unicornis*, au travers du biais probables des comptages sur le filet à 200 µm, paraît avoir une dynamique explosive pendant la phase des eaux claires et une seconde qui coïncide avec le pic de diatomées de fin d'été (figure 5b).

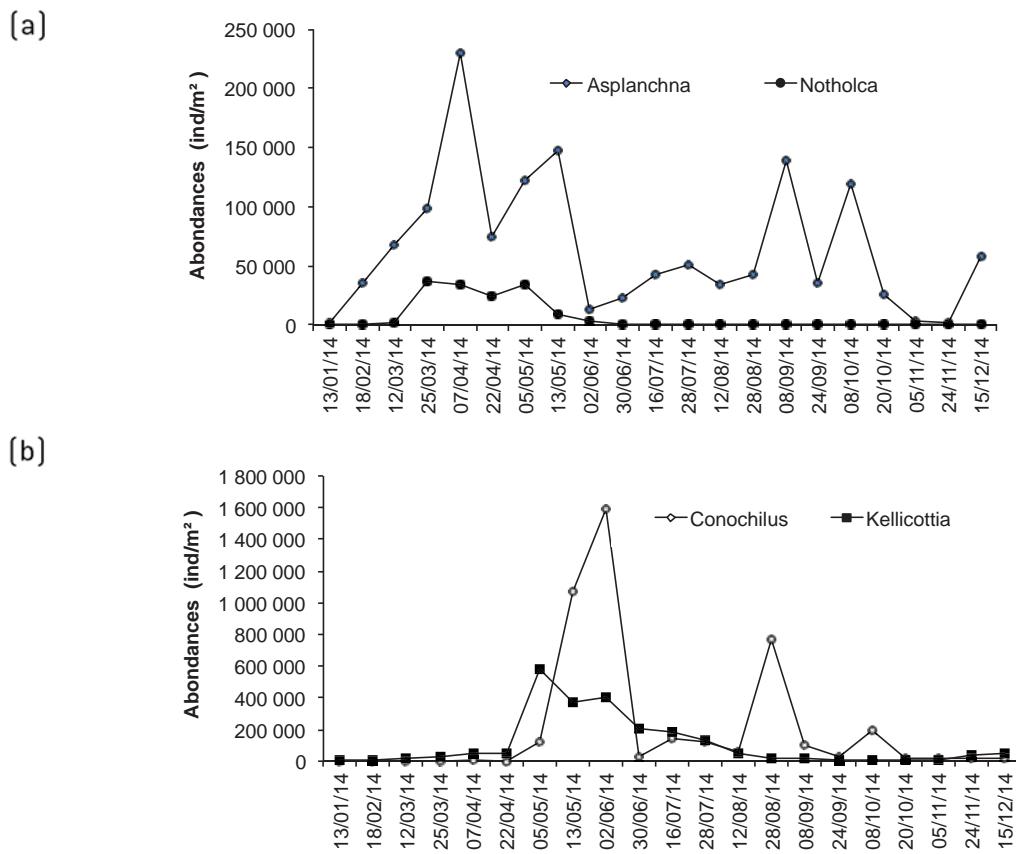


Figure 5 a et b : Evolution saisonnière de l'abondance de quelques rotifères en 2014.

Figure 5 a and b: Seasonal patterns in the abundance of some Rotifera taxa in 2014.

3.5 EVOLUTION À LONG-TERME DU ZOOPLANCTON

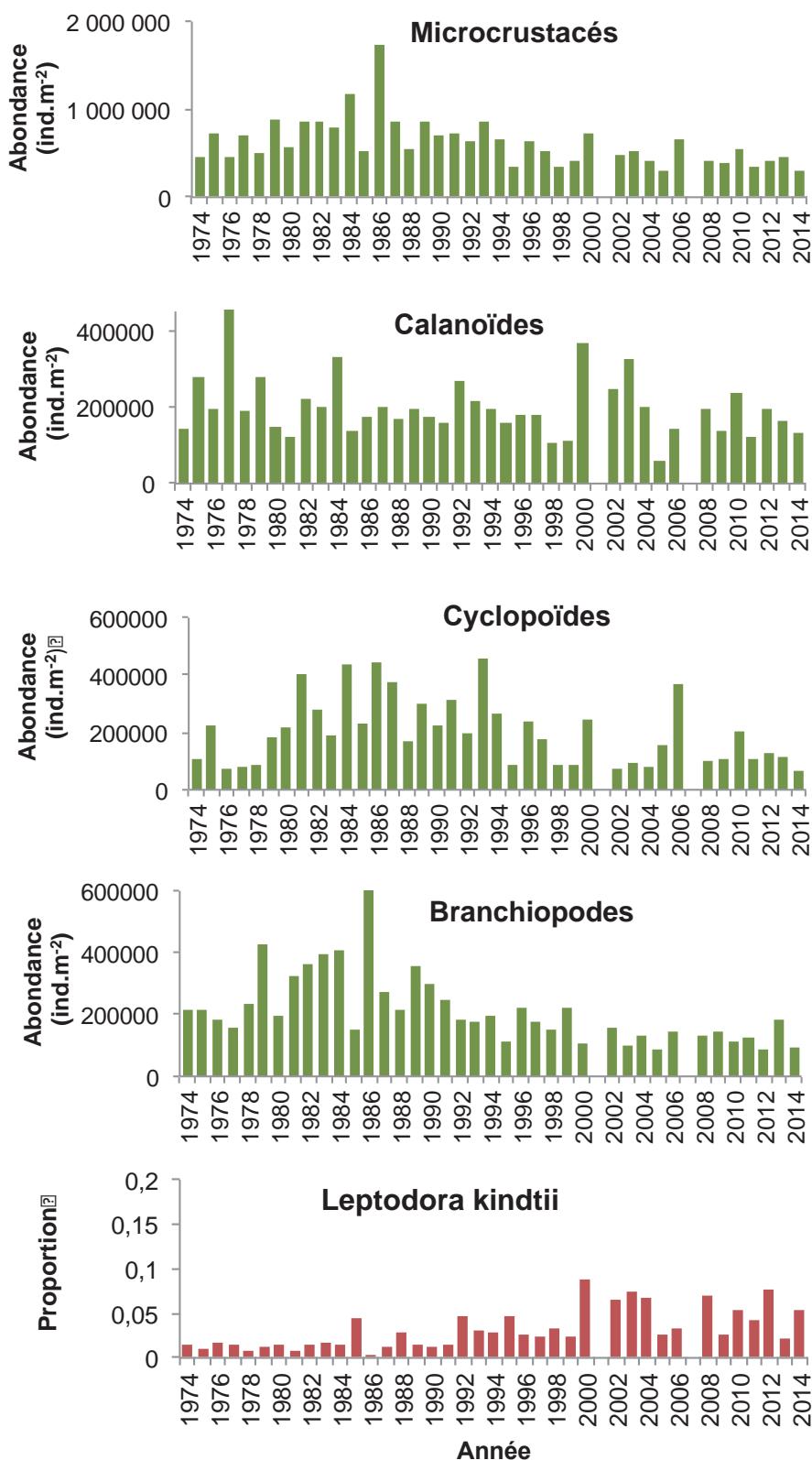


Figure 6 : Evolution interannuelle de l'abondance absolue ou relative des différentes catégories de zooplancton crustacéen (Léman, SHL2 ; moyenne entre mai et septembre). En raison du manque d'échantillons comptables, les années 2001 et 2007 n'ont pas été incluses.

Figure 6 : Inter-annual changes in absolute and relative abundances of the crustacean zooplankton (Lake Geneva, SHL2, averaged over May-September). Years 2001 and 2007 were not included.

Les abondances moyennes annuelles entre Mai et Septembre des microcrustacés sont stables sur le Léman depuis le début du XXI^{ème} siècle, et environ moitié moindres de celles qui avaient été enregistrées il y a 30 ans (figure 6). Cette tendance observée pour la communauté totale se reflète dans les dynamiques interannuelles des Cladocères et des Cyclopoides. Hormis ces tendances sur l'abondance totale des micro-crustacés, on n'observe pas de changements tendanciels très évidents dans la structure des communautés zooplanctoniques. Seule se dégage une augmentation de la proportion du cladocère prédateur *L. kindtii* par rapport au début de la mise en place du suivi (figure 6) qu'il serait tentant, puisqu'il s'agit d'une espèce estivale thermophile, de mettre en relation avec les changements climatiques (Molinero et al. 2007). Il s'avère toutefois que cette tendance est plus corrélée avec la diminution des concentrations en phosphore ($R^2=25\%$) qu'aux températures de surface (0-15 m) annuelles, printanières ou estivales mais les processus sous-jacents à cette relation sont encore à investiguer.

Dans l'ensemble, les variations interannuelles dans l'abondance et la composition du zooplancton crustacéen dans le Léman ne reflètent ni les tendances dans les concentrations en phosphore, ni même dans la biomasse phytoplanctonique (figure 7a). Le rôle potentiel du contrôle descendant, par la préation par les poissons zooplanctonophages, avec des effets en cascades jusqu'au phytoplancton, ont été mentionnés dans les rapports précédents et les travaux récents continuent d'encourager une révision à la hausse de leur rôle dans les dynamiques planctoniques saisonnières et interannuelles (KRATINA et al, 2012, DOMIS et al, 2013). Il n'en reste pas moins que l'absence de tout contrôle ascendant est peu probable. Cryptophycées et microcrustacées ont eu leurs stocks maximaux pendant la période 1979-1992 (figure 7b) ; période marquée à la fois par le début de la diminution effective des concentrations en phosphore, une faible lumière incidente et une limitation supposée de la production primaire par l'azote plutôt que le phosphore (TADONLEKE et al, 2009). Les cryptophycées sont des espèces plus typiques de milieux méso-eutrophes, dont la motilité et la mixotrophie permettent de compenser les limitations en lumière et en nutriments limitants tels que l'azote (REYNOLDS et al, 2002). Elles sont aussi d'excellente qualité nutritionnelle, c'est à dire qu'elles favorisent la croissance des populations de micro-crustacés (BEC et al, 2003).

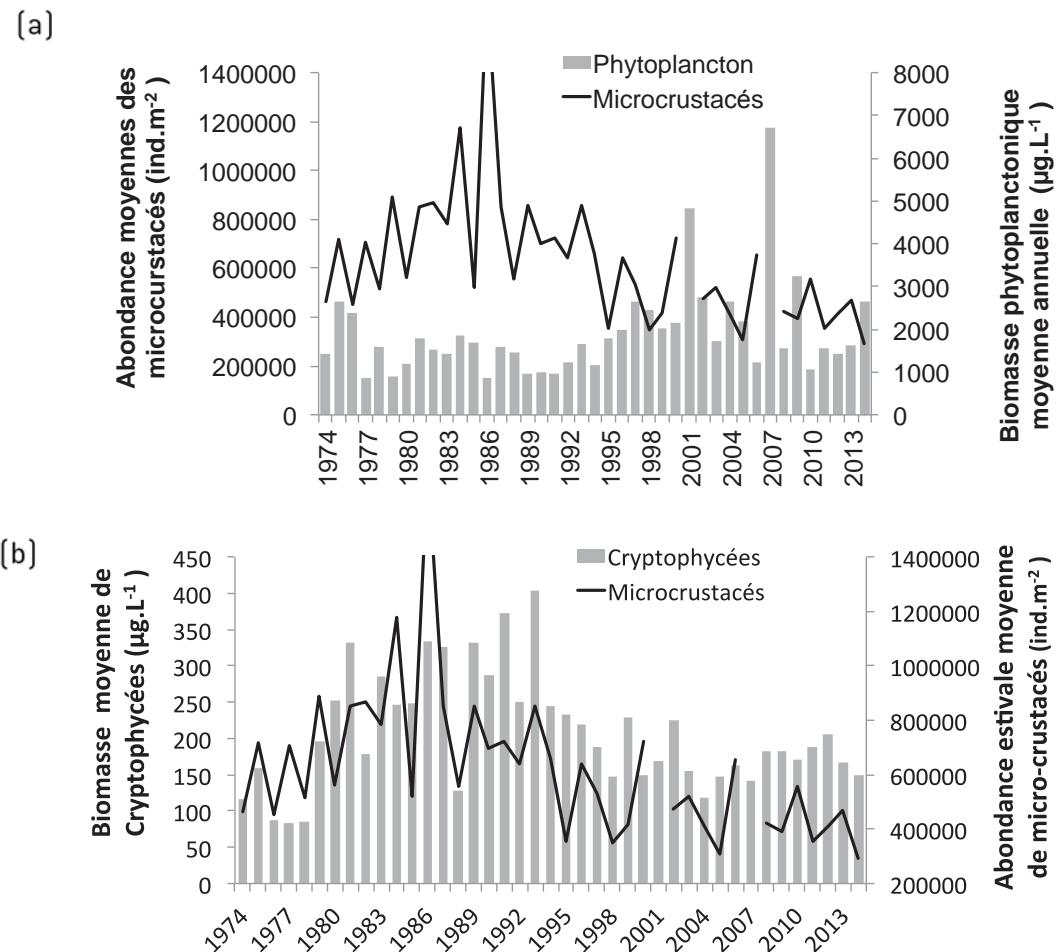


Figure 7 : a) Dynamiques comparées des biomasses phytoplanctoniques et abondances des microcrustacés.
b) Dynamiques comparées des biomasses de cryptophycées et abondances des microcrustacés dans le Léman entre 1974 et 2013.

Figure 7 : a) Inter-annual dynamics of phytoplankton biomasses and zooplankton abundances.
b) Inter-annual dynamics of cryptophyte biomasses and zooplankton abundances between 1974 and 2013 in Lake Geneva.

4. CONCLUSION

Les amplitudes climatiques saisonnières ont été limitées en 2014 et, en conséquence, la dynamique saisonnière du zooplancton bien moins marquée. La reprise de croissance du zooplancton a été très précoce mais les effectifs totaux printaniers ont été toutefois relativement modestes et le broutage zooplanctonique n'a pas régulé la biomasse phytoplanctonique suffisamment pour restaurer la transparence de l'eau. En conséquence, la phase des eaux claires a été très limitée et transitoire. La biomasse algale est aussi restée importante pendant tout l'été, et les biovolumes zooplanctoniques stables. L'automne doux a aussi vu un certain maintien des effectifs zooplanctoniques.

Alors que la dynamique saisonnière du zooplancton crustacéen du Léman reproduit régulièrement le même schéma depuis 40 ans, les conditions climatiques de 2014 ont eu des répercussions assez claires sur la dynamique des espèces mais ces changements transparaissent peu à l'échelle des compositions moyennes sur la saison de croissance (Mai-Septembre). Les relations entre les dynamiques interannuelles des stocks (biomasse ou effectifs) planctoniques écartent un simple contrôle ascendant par l'abondance de la ressource algale totale, mais la correspondance des dynamiques d'abondances de micro-crustacées et des biomasses de cryptophycées suggèrent le rôle important de la qualité de la ressource. Ainsi, si les micro-crustacés, dont la diversité est faible, ne montrent pas de réarrangements structurels spectaculaires de leur communauté au cours des 40 dernières années, les modifications des abondances de cette ressource cruciale pour les poissons soulignent des changements majeurs dans le fonctionnement et l'efficience du réseau trophique.

BIBLIOGRAPHIE

- BEC A, DESVILETTES C, VERA A, et al. 2003. Nutritional value of different food sources for the benthic daphnidae *Simocephalus vetulus*: Role of fatty acids. Arch. Hydrobiol. **156**: 145-163.
- DOMIS LND, ELSER JJ, GSELL AS, et al. 2013. Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time Freshwat. Biol. **58**: 463-482.
- KRATINA P, GREIG HS, THOMPSON PL, ET AL. 2012. Warming modifies trophic cascades and eutrophication in experimental freshwater communities. Ecology **93**: 1421-1430.
- Molinero JC, Anneville O., Souissi S. Lainé L., Gerdeaux D. 2007. Decadal changes in water temperature and ecological time series in Lake Geneva, Europe—relationship to subtropical Atlantic climate variability. Climate Research. **34**:15-23
- PERGA ME, LAINE, L (2014). Zooplancton du Léman, Rapp. Comm. Int. Prot. Eaux Léman contre pollut., Campagne 2013.
- REYNOLDS CS, HUSZAR V, KRUUK, C, NASELLI-FLORES L & MELO S 2002. Toward a functional classification of the freshwater phytoplankton. J. Plankton Res. **24**: 417-428.
- RIMET F (2015). Phytoplankton du Léman, Rapp. Comm. Int. Prot. Eaux Léman contre pollut., Campagne 2014.
- SOMMER U, ADRIAN R, DOMIS LD et al. (2012) Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) Model: Mechanisms Driving Plankton Succession. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, Vol 43, 43, 429-448.
- TADONLEKE RD, LAZZAROTTO J, ANNEVILLE O, et al. 2009. Phytoplankton productivity increased in lake Geneva despite phosphorus loading reduction. J. Plankton Res. **31**: 1179-1194.