

PRODUCTION ET BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUES DANS LE LÉMAN

PHYTOPLANKTON PRODUCTION AND BIOMASS IN LAKE GENEVA

Campagne 2004

PAR

Rémy D. TADONLEKE

avec la collaboration technique de

Pascal CHIFFLET, Jean-Christophe HUSTACHE et Jean-Paul MOILLE

STATION D'HYDROBIOLOGIE LACUSTRE (INRA-UMR/CARRTEL), BP 511, FR - 74203 THONON-LES-BAINS Cedex

RÉSUMÉ

La biomasse et la production phytoplanctoniques ont été mesurées en 2004 lors de 20 campagnes d'échantillonnage à la station SHL2. Les valeurs moyennes de la biomasse dans la zone 0-10 m, de la production nette annuelle et de la productivité du phytoplancton (respectivement, $4.6 \text{ mgChla.m}^{-3}$, $256 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ et $11.6 \text{ mgC.mgChla}^{-1}.\text{j}^{-1}$) sont en légère diminution, comparées à celles de l'année 2003. Ces valeurs restent assez proches de la plupart des valeurs mesurées depuis la fin des années 1980. La diminution observée de 2003 à 2004 semble en partie liée à la température, étant donné que la productivité phytoplanctonique augmente avec cette dernière aussi bien en 2003 qu'en 2004, avec des R^2 semblables (0.27 et 0.26), et que la moyenne de cette variable physique mesurée à la surface des eaux a diminué de 15.1 à 13.4 °C de 2003 à 2004. Les résultats obtenus suggèrent, cependant, un changement de l'importance relative de certaines variables contrôlant le phytoplancton entre ces deux années. Par exemple, la lumière qui était un facteur important causant la variabilité de la productivité phytoplanctonique en 2003 (relation positive), ne l'était plus en 2004. Toutefois, une meilleure compréhension de cette dynamique en relation avec les réductions des apports de phosphore, nécessite la prise en compte de la composition du phytoplancton, des concentrations en éléments nutritifs dissous et du zooplancton.

ABSTRACT

The phytoplankton biomass and production were measured in 2004 during 20 sampling surveys at SHL2. The mean values of the biomass in the 0-10 m zone, of the net annual production and of the productivity of the phytoplankton ($4.6 \text{ mgChla.m}^{-3}$, $256 \text{ gC.m}^{-2}.\text{year}^{-1}$ and $11.6 \text{ mgC.mgChla}^{-1}.\text{d}^{-1}$, respectively) have declined slightly from those of 2003. These values remain fairly similar to most of the values recorded since the end of the 1980s. Part of the fall recorded from 2003 to 2004 seems to have been temperature related, since phytoplankton productivity increased with temperature in both 2003 and 2004, for similar R^2 values (0.27 and 0.26), and the mean temperature measured at the surface of the water fell from 15.1 to 13.4 °C from 2003 to 2004. However, the results obtained do suggest that a shift has occurred between these two years in the relative importance of some of the variables that control alga production. For example, light intensity which was an important factor in the variability of phytoplankton productivity in 2003 (positive relationship), was no longer important in 2004. However, attempts to elucidate this shift in terms of reductions in phosphorus inputs can only be done if the composition of the phytoplankton, the concentrations of nutrients dissolved and the composition of the zooplankton are taken into account.

1. INTRODUCTION

Le phytoplancton, par son activité photosynthétique, joue un rôle important dans l'alimentation en carbone des niveaux trophiques supérieurs et contribue grandement à la structuration des réseaux trophiques pélagiques. Sa composition spécifique et son importance quantitative et fonctionnelle font partie des indices de la qualité de l'eau. L'un des résultats des mesures mises en place pour améliorer la qualité des eaux du Léman est la diminution de la concentration en phosphore dans le lac depuis le début des années 1980 (ANNEVILLE et LÉBOULANGER, 2001). Les conséquences de cette diminution sur le fonctionnement de l'écosystème pélagique, et notamment sur les variations de la biomasse et de la production phytoplanctoniques ne sont, toutefois, pas clairement perceptibles. Dans le cadre du suivi des eaux du Léman, initié depuis plus d'une trentaine d'années, 20 campagnes d'échantillonnage ont été effectuées en 2004. Elles ont pour but d'appréhender les variations saisonnières des variables phytoplanctoniques et de comparer leurs valeurs à celles mesurées lors des années antérieures, pour la mise en évidence des tendances qui se dégagent suite aux mesures de réduction des apports de phosphore dans ce lac.

2. MÉTHODES

Au cours de cette année 2004, l'échantillonnage a été réalisé de février à décembre à la station de référence habituelle (SHL2). Neuf profondeurs, allant de la surface à 30 m, ont été échantillonnées comme lors des années antérieures, et selon le protocole utilisé depuis plus de quinze ans. La transparence de l'eau a été estimée à l'aide d'un disque de Secchi, alors que la lumière et la température dans la colonne d'eau ont été mesurées à l'aide de sondes multiparamètres. La production primaire (activité photosynthétique) a été mesurée par l'incorporation du ^{14}C par le phytoplancton, selon la méthode de STEEMAN-NIELSEN (1952) habituellement utilisée dans ce suivi. Pour chaque profondeur, des sous-échantillons sont placés dans 3 flacons dont 2 clairs et 1 sombre qui sert de contrôle. Ces flacons sont inoculés d'une solution de carbone radioactif, puis ré-immersés à la profondeur de prélèvement, où l'incubation est réalisée pendant une durée égale au tiers médian de la photopériode. Le ^{14}C présent dans le milieu va être incorporé, pendant l'incubation, dans la matière organique synthétisée par les communautés phytoplanctoniques. Au terme de l'incubation, les échantillons sont filtrés sur des membranes en polycarbonate de $0.8\ \mu\text{m}$ de porosité. Cette porosité retient la quasi-totalité des cellules autotrophes vivant en eaux douces. Ces membranes sont ensuite traitées au laboratoire afin d'estimer la quantité de radioactivité dans les cellules collectées. La quantité de carbone incorporée par les organismes autotrophes pendant l'incubation est estimée à l'aide de ces valeurs de radioactivité et des concentrations en carbone inorganique dissous mesurées dans les eaux avant les incubations. La production journalière du phytoplancton est estimée en multipliant la quantité de carbone incorporée pendant l'incubation par 2.22, coefficient moyen déterminé expérimentalement pour le Léman (PELLETIER, 1983).

Sur les eaux prélevées aux différentes profondeurs pour les mesures de l'activité photosynthétique, des sous-échantillons ont été pris et filtrés sur des membranes en fibre de verre (Whatman GF/C), afin d'estimer les concentrations en chlorophylle a (Chl a). Les pigments présents dans la matière collectée sur les filtres ont été extraits dans un mélange acétone/eau (90/10 v/v), analysés au spectrophotomètre et les concentrations en Chl a ont été calculées selon la méthode de STRICKLAND et PARSONS (1968). Ces concentrations donnent une estimation de la biomasse phytoplanctonique, qui a été également déterminée à l'aide de mesures de biovolumes cellulaires (voir DRUART et al., 2005, dans ce volume).

3. RÉSULTATS

3.1 Répartitions verticales

La répartition verticale de la biomasse et de la production phytoplanctoniques dans la zone 0-30 m au cours des 20 campagnes est illustrée sur la figure 1. Les variables phytoplanctoniques calculées à partir de ces données sont récapitulées dans le tableau 1.

Les trois premières campagnes (début février à mi-mars) montrent des valeurs de biomasse et de production faibles (respectivement $< 2\ \text{mgChl a}\cdot\text{m}^{-3}$ et $< 10\ \mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{inc}^{-1}$, en général), et assez homogènes dans la zone échantillonnée. A partir du 4e prélèvement (le 29 mars), et cela bien avant le réchauffement des eaux (température $< 9^\circ\text{C}$) et la stratification thermique observée à partir du 9e prélèvement (7 juin), les valeurs de production augmentent considérablement ($> 25\ \mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{inc}^{-1}$) et se stratifient clairement dans la colonne d'eau, les plus faibles étant mesurées à 20 et 30 m et les plus élevées généralement entre 2 et 10 m, avec une valeur maximale de $157\ \mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{inc}^{-1}$ le 20 septembre à 2 m. A partir du 26 avril, les valeurs de la biomasse se stratifient aussi, sont voisines de, ou supérieures à $5\ \text{mgChl a}\cdot\text{m}^{-3}$ entre 2 et 10 m, et distribuées globalement de façon semblable à celles de la production primaire. Toutefois, alors que la stratification des valeurs de la production persiste jusqu'au dernier prélèvement (13 décembre), celle des valeurs de la biomasse disparaît progressivement avec l'homogénéisation des températures dans la colonne d'eau notée dès le 4 octobre. Cette figure 1 permet de constater que l'essentiel de la production du phytoplancton se réalise dans les 10 premiers mètres de la zone échantillonnée, comme déjà remarqué pour la série de données récoltées entre 1983 et 2003 (LEBOULANGER, 2004).

3.2 Variations saisonnières 2004 et comparaison avec 2003

L'évolution saisonnière de la transparence de l'eau, de la température et de l'intensité lumineuse mesurées à 0 m (T et I₀), ainsi que de la biomasse et de la production phytoplanctoniques intégrées dans la zone échantillonnée est présentée sur la figure 2. Alors que l'évolution temporelle de I₀ ne présente aucune tendance claire, celle de la transparence montre les plus faibles valeurs de mi-avril à mai et mi-août à septembre, et les plus fortes en début d'étude (figure 2a). Cette évolution temporelle de la transparence est inverse à celle de la biomasse phytoplanctonique (figure 2b) et une relation significative et négative ($R^2 = 0.70$), plus forte qu'en 2003 ($R^2 = 0.52$), est observée entre les 2 variables (ici Chl a intégrée dans 0-10m). Les 4 pics majeurs de Chl a coïncident avec la prépondérance des espèces algales *Diatoma tenuis* (32 % de la biomasse fraîche du phytoplancton) et *Fragillaria crotonensis* (26 %) le 14 avril, *Tribonema* sp. (50 %) et *Dinobryon divergens* (25 %) le 10 mai, *Mougeotia gracillina* (60 %) le 10 août et enfin *Oedogonium* sp. (32 %), *M. gracillina* (21 %) et *Ceratium hirundinella* (15 %) le 20 septembre (DRUART et al., 2005). Ces pics de biomasse correspondent, en général, à des pics de production primaire, dont les valeurs augmentent globalement de $< 300\ \text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ en février au maximum de $2'351\ \text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ le 20 septembre, avant de chuter grandement pour atteindre $384\ \text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ au dernier prélèvement. Cette évolution temporelle semble suivre celle de la température de l'eau en surface (figure 2c), ce qui se traduit par une relation significative et positive entre les deux variables ($R^2 = 0.42$). Il faut noter que les valeurs de production estivale restent largement supérieures à $1000\ \text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ jusqu'au 4 octobre en 2004, alors qu'en 2003, elles sont pour la plupart inférieures à cette limite dès la mi-août.

Comme la production, la productivité du phytoplancton (production/biomasse Chla) apparaît reliée de façon significative et positive à la température mesurée à 0 m en 2004, avec un R^2 toutefois plus faible (0.26), similaire à celui calculé pour l'année 2003 (0.27) (figure 3). Contrairement à la température, la lumière (sous forme de I_0 ou de I_{moyen} dans la colonne d'eau), autre facteur physique important pour l'activité phytoplanctonique, ne montre pas de relation significative avec la productivité algale globale. Ce résultat contraste avec celui de l'année 2003, qui montre que I_0 pris individuellement explique 44 % de la variabilité de la productivité phytoplanctonique, et suggère un changement de l'importance relative des facteurs de contrôle du phytoplancton de 2003 à 2004. On peut par exemple remarquer sur la figure 3, que pour des valeurs quasiment identiques de T ou de I_0 , les valeurs de productivité sont en générale plus élevées en 2003 qu'en 2004.

3.3 Comparaison interannuelle des biomasses, production primaires et productivités

Bien que les différences ne soient pas significatives ($P > 0.05$, test de Wilcoxon), les valeurs moyennes de biomasse chlorophyllienne dans la zone 0-10 m, de production primaire journalière ou annuelle nette et de la productivité mesurées en 2004 sont inférieures à celles de l'année 2003 (voir tableaux 1 et 2 et LÉBOULANGER, 2004). Cependant, si on considère la biomasse Chla intégrée dans la zone 0-30 m, la moyenne de 2004 ($123 \text{ mgChla.m}^{-2}$) est, à l'inverse, supérieure à celle de 2003 ($115 \text{ mgChla.m}^{-2}$). Ces valeurs restent toutefois comparables à celles mesurées au cours de la plupart des campagnes précédentes. Étant donnée l'influence, observée, de la température sur la productivité (figure 3), la diminution des valeurs, notamment d'activité, est probablement en partie imputable à la diminution de température, dont la valeur moyenne à 0m est passée de 15.1°C en 2003 à 13.4°C en 2004. Il convient de remarquer que la biomasse phytoplanctonique estimée par les biovolumes, augmente de 2003 à 2004, en concomitance avec une augmentation de la contribution relative du microplancton à la biomasse phytoplanctonique totale (DRUART et al., 2005). Cela pourrait être une raison supplémentaire aidant à expliquer la baisse de la productivité en 2004, étant donné que les algues de grande taille ont, en général, une croissance moins rapide que les algues de petite taille pour les mêmes conditions.

4. CONCLUSIONS

Les résultats obtenus lors de cette campagne suggèrent une variation interannuelle, au moins entre 2003 et 2004, de l'importance relative des facteurs de contrôle du compartiment phytoplancton, en dépit de la relative constance des valeurs mesurées d'une année à l'autre. Il apparaît par exemple que la lumière, qui était un facteur majeur déterminant la variabilité de la productivité phytoplanctonique en 2003, ne l'était plus en 2004. La température semblait avoir une influence relativement constante d'une année à l'autre sur la productivité phytoplanctonique. Cependant, une meilleure compréhension de cette dynamique nécessite la prise en compte d'autres facteurs tels que la composition du phytoplancton, les éléments nutritifs et le zooplancton, qui affecte la structure du phytoplancton, dans la mesure où il consomme préférentiellement les algues de tailles $< 30 \mu\text{m}$. Les données de la composition en classe de taille du phytoplancton montrent que la contribution du nanophytoplancton au phytoplancton total a globalement diminué de 1994 à 2001 et, depuis, a tendance à augmenter, si on exclut 2004 (DRUART et al., 2005). Si cette tendance à l'augmentation se maintient dans l'avenir, cela pourrait être une des manifestations, au niveau du phytoplancton, des diminutions des concentrations en phosphore dans le lac, dans la mesure où les algues de petite taille sont, en général, meilleures compétitrices que les algues de grande taille quand les éléments nutritifs deviennent rares. Ces petites algues sont, en effet, les contributeurs majeurs à la biomasse et à la production phytoplanctoniques dans les milieux oligotrophes.

BIBLIOGRAPHIE

- ANNEVILLE, O et LÉBOULANGER, C. (2001) : Long-term changes in the vertical distribution of phytoplankton biomass and primary production in Lake Geneva : A response to the oligotrophication. *Atti. Assoc. Ital. Oceanogr. Limnol.*, 14, 25-35.
- DRUART, J.C., ROLLAND, A. et TADONLEKE, R. (2005) : Évolution du phytoplancton du Léman. *Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut. Campagne 2004*, 79-89.
- LÉBOULANGER, C. (2004) : Dynamique de la production phytoplanctonique et de la biomasse chlorophyllienne dans le Léman. *Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut. Campagne 2003*, 58-68.
- PELLETIER, J.-P. (1983) : Mesure de la production primaire en milieu aquatique : problèmes méthodologiques et éléments d'interprétation. *Rev. Fr. Sci. Eau*, 2, 339-366.
- STRICKLAND, J.D.H. et PARSONS, T.R. (1968) : A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board Canada*, 167, 311 p.
- STEEMAN-NIELSEN, E. (1952) : The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Exploit. Mer*, 18, 117-140.

Tableau 1 : Principaux paramètres de la production primaire. ΣA : production primaire totale lors de l'incubation; PPj : production primaire journalière calculée ; Amax : production maximale lors de l'incubation, correspondant à la biomasse Chl Amax ; Tds : profondeur de disparition du disque de Secchi.

Table 1: Main primary production parameters. ΣA : total primary production during the incubation period; PPj : calculated daily production ; Amax: maximal production during the incubation period, corresponding to Chl Amax biomass; Tds : Secchi depth.

DATE	ΣA mgC.m ⁻² .inc ⁻¹	PPj mgC.m ⁻² .j ⁻¹	Amax mgC.m ⁻³ .inc ⁻¹	Chl Amax mg.m ⁻³	Chl 0-10 mg.m ⁻²	Chl 0-30 mg.m ⁻²	Tds m
04.02.2004	131.9	292.9	9.4	0.9	9.8	28.2	9.5
25.02.2004	84.1	186.7	7.9	0.9	8.4	25.5	11.3
11.03.2004	221.9	492.7	13.0	1.6	15.8	47.1	10.5
29.03.2004	442.8	983.1	25.5	2.2	24.0	82.4	9.4
14.04.2004	847.2	1'880.9	75.4	7.1	70.3	207.0	4.3
26.04.2004	538.4	1'195.2	43.3	5.2	55.2	148.7	5.7
10.05.2005	987.0	2'191.2	114.1	11.3	105.3	269.8	4.5
25.05.2004	756.1	1'678.4	74.8	5.9	60.5	125.3	5.4
07.06.2004	632.7	1'404.7	54.9	2.1	31.7	92.7	8.2
21.06.2004	810.9	1'800.2	72.7	5.9	55.3	123.8	4.7
06.07.2004	646.3	1'434.8	57.5	3.2	46.8	80.1	8.7
19.07.2004	989.5	2'196.7	83.0	2.4	30.3	91.4	6.3
10.08.2004	754.0	1'673.8	83.0	2.3	36.8	222.8	4.9
23.08.2004	936.7	2'079.6	79.0	5.4	52.7	128.8	6.8
06.09.2004	980.1	2'175.9	111.0	2.9	57.0	121.6	5.0
20.09.2004	1'061.7	2'357.1	157.0	8.0	82.4	169.0	5.0
04.10.2004	649.8	1'442.5	68.8	5.4	53.1	139.1	5.5
20.10.2004	222.3	493.6	36.6	3.2	31.7	85.9	7.0
23.11.2004	444.4	986.6	47.4	5.9	56.0	147.6	6.0
13.12.2004	172.8	383.5	25.2	4.9	45.0	122.5	7.7

Tableau 2 : Évolution à long terme de la production primaire nette annuelle (PPAN en gC.m⁻².an⁻¹) et de la concentration annuelle moyenne en chlorophylle a (en mg.m⁻³) intégrée sur 0-10 m.

Table 2 : Long-term change in the net annual primary production (NAPP in gC.m⁻².y⁻¹ and integrated mean annual concentration of chlorophyll a (in mg.m⁻³) in the 0-10 m layer.

Année	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004
PPAN	299	295	293	258	359	268	295	223	205	282	249	272	210	218	381	232	272	256
chl a 0-10m	6.1	5.8	4.4	4.8	5.6	5.1	5.0	5.2	5.5	6.7	5.8	5.1	5.2	6.3	6.9	7.5	5.8	4.6

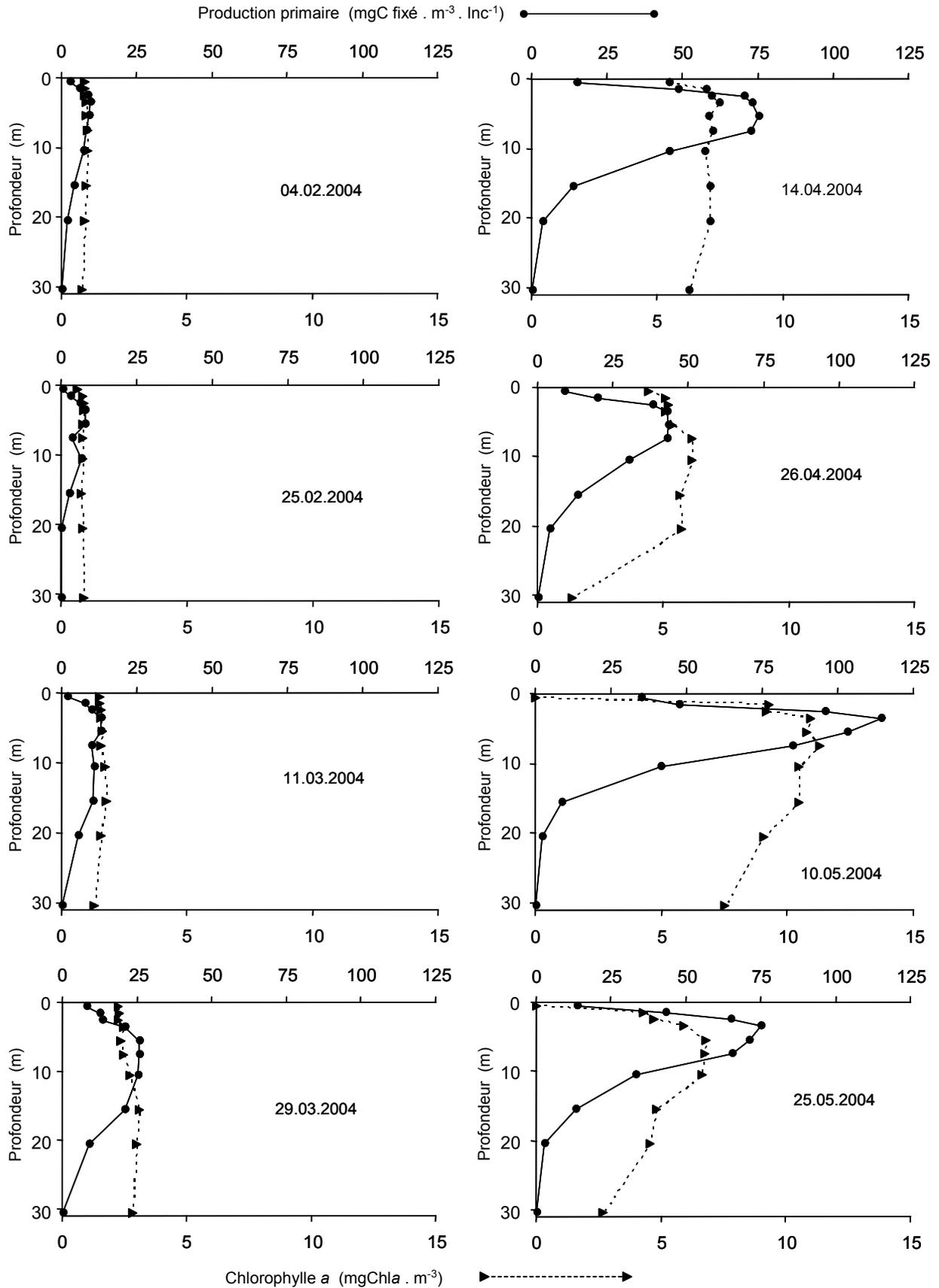


Figure 1 : Profils verticaux de la production primaire (traits pleins, échelles supérieures en mgC fixé par m³ par incubation) et de la biomasse exprimée en chlorophylle a (traits pointillés, échelle inférieure en mgchla par m³) au point SHL2 du 4 février au 25 mai 2004.

Figure 1: Vertical profiles of the primary production (unbroken line, upper scale in mgC fixed per m³ per incubation) and phytoplankton biomass expressed as chlorophyll a (dotted line, lower scale in mgchla per m³) at the SHL2 station from February 4, to May 25, 2004.

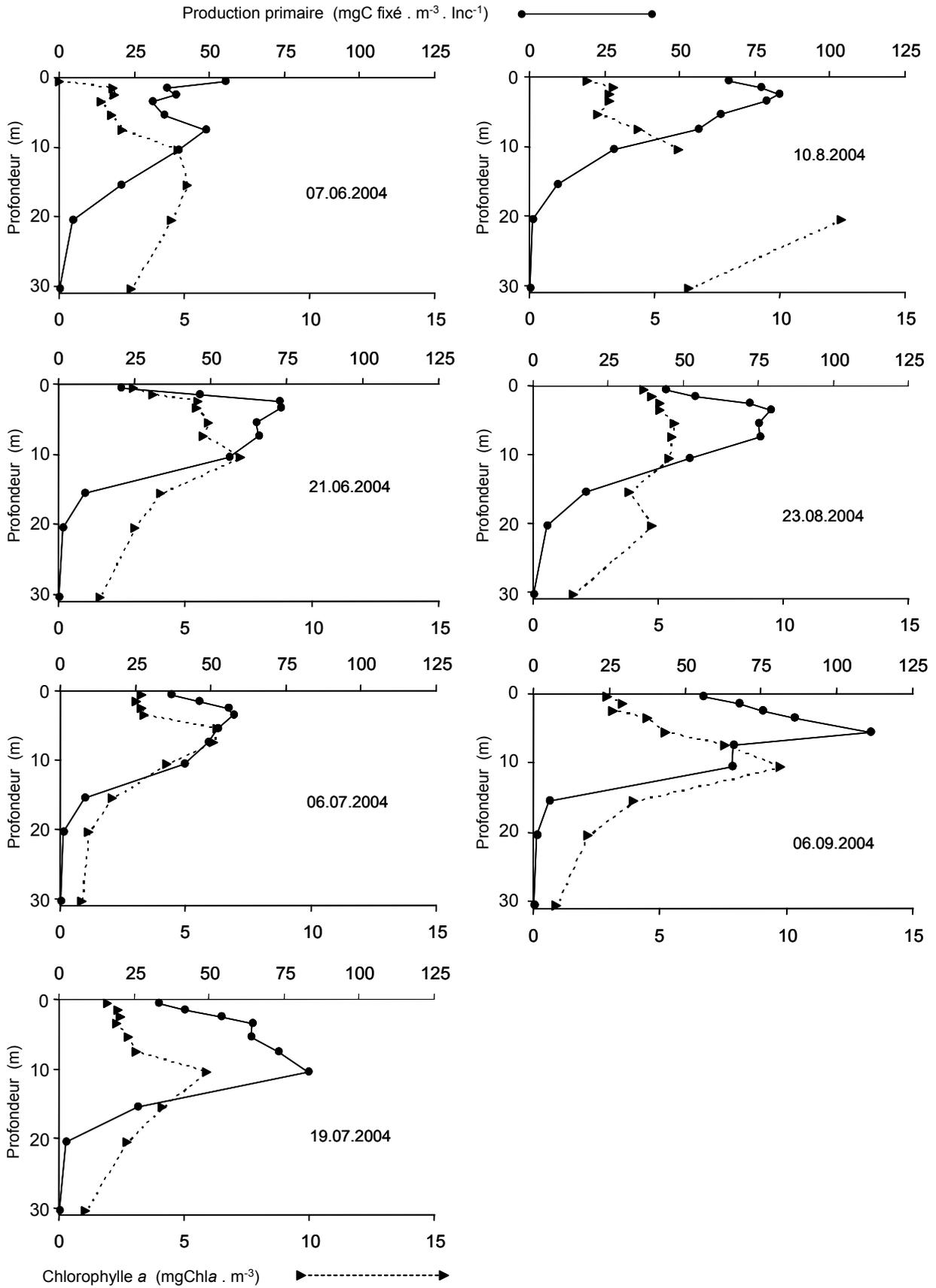


Figure 1 (suite) : Profils verticaux de la production primaire et de la biomasse exprimée en chlorophylle a au point SHL2 du 7 juin au 6 septembre 2004 (mêmes unités).

Figure 1 (continued) : Vertical profiles of primary production and biomass at SHL2 station from June 7 to September 6, 2003 (same units as above).

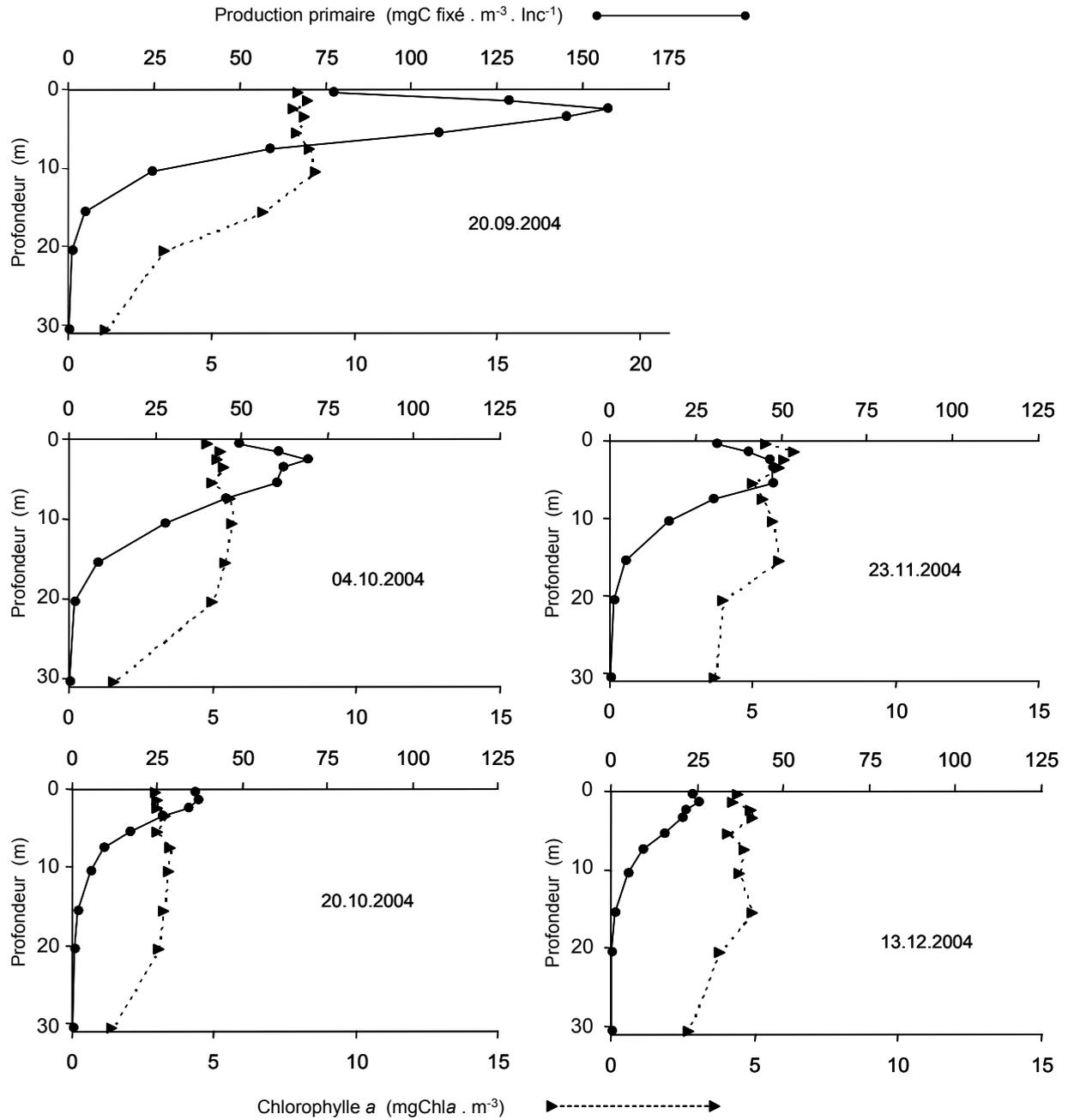


Figure 1 (suite et fin) : Profils verticaux de la production primaire et de la biomasse exprimée en chlorophylle a au point SHL2 du 20 septembre au 13 décembre 2004 (mêmes unités).

Figure 1 (end) : Vertical profiles of primary production and biomass at SHL2 station from September 20 to December 13, 2004 (same units as above).

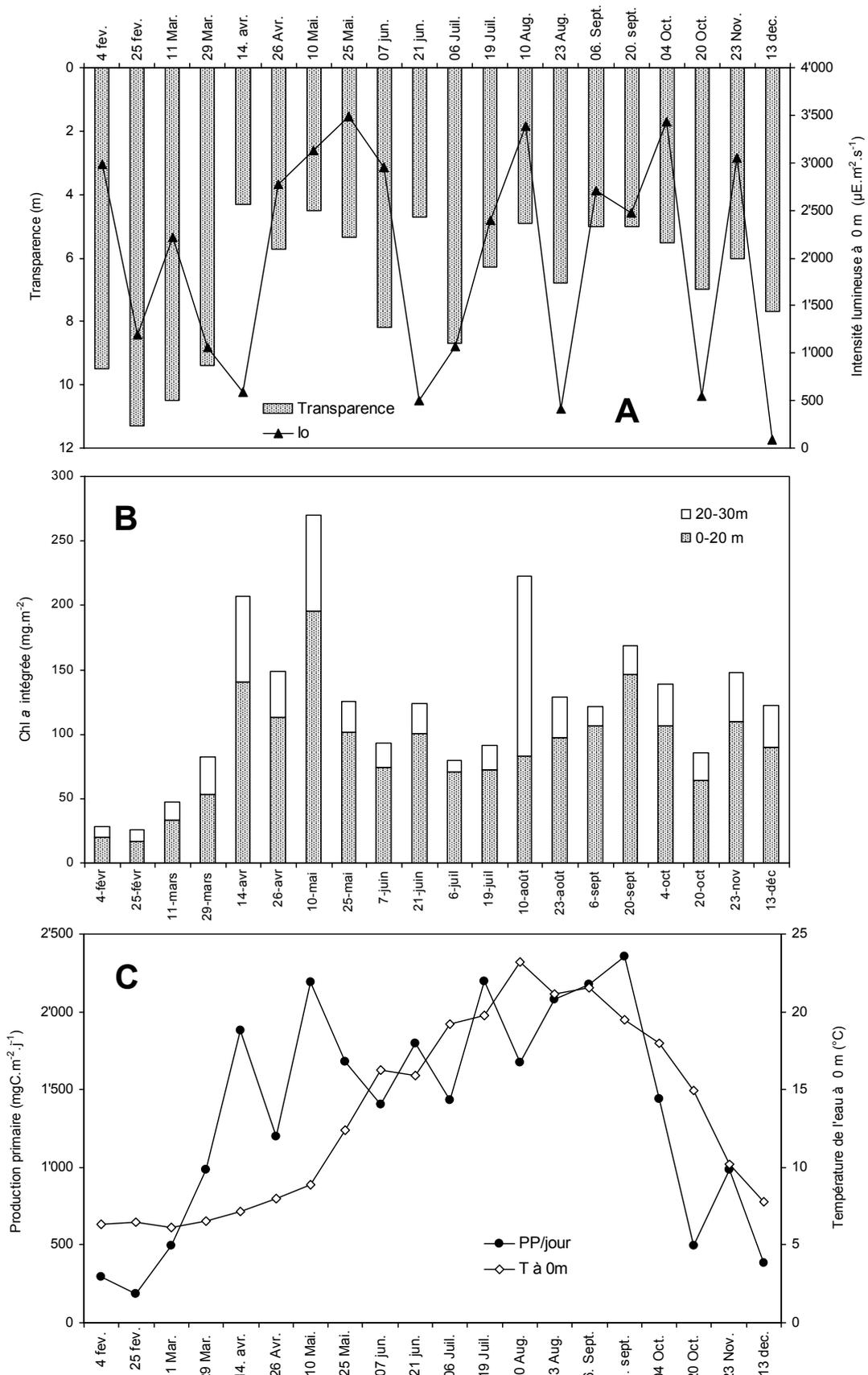


Figure 2 :

Variations saisonnières de la transparence de l'eau et de l'intensité lumineuse à 0 m (A), de la chlorophylle a intégrée dans la zone 0-30 m (B) et de la production primaire intégrée dans la zone 0-30 m et de la température à 0 m (C) du 4 février au 13 décembre 2004.

Figure 2 : Seasonal variations in water transparency and light intensity at 0 m (A), in the chlorophyll a content in the 0-30 m zone (B), in the overall primary production in the 0-30 m zone and in the temperature at 0 m (C) from February 4 to December 13, 2004.

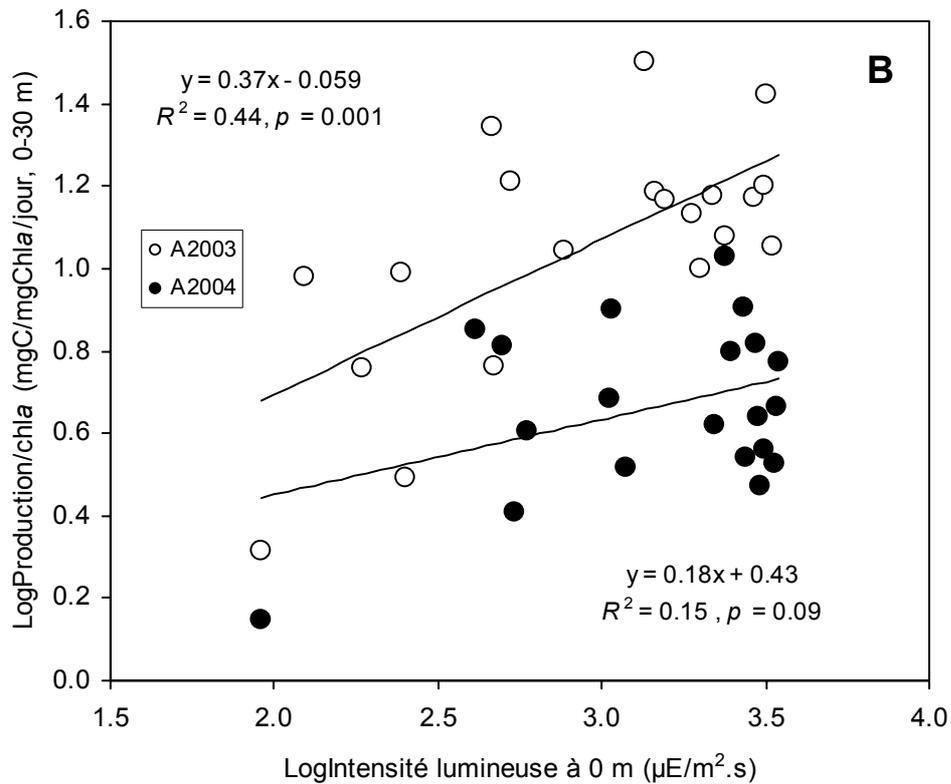
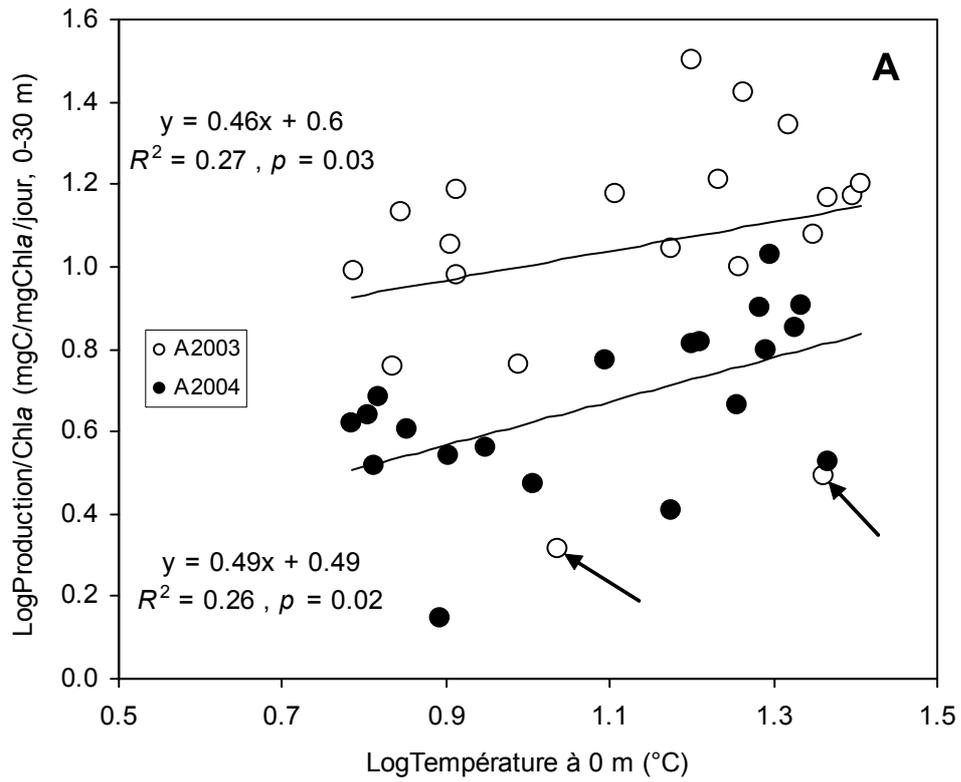


Figure 3 : Relations entre la productivité du phytoplancton et la température (A) et l'intensité lumineuse (B) mesurées à 0 m. Noter que pour la figure A, les deux points indiqués par des flèches (cercles vides) ne sont pas inclus dans la régression.

Figure 3 : Relationships between the phytoplankton productivity and (A) the temperature and (B) the light intensity measured at 0 m. Note that in figure A, the two points indicated by the arrows (empty circles), are not included in the regression.