

PRODUCTION PRIMAIRE ET BIOMASSE CHLOROPHYLLIENNE DANS LE LÉMAN

PRIMARY PRODUCTION AND CHLOROPHYLL *a* BIOMASS IN LAKE GENEVA

Campagne 2006

PAR

Rémy D. TADONLEKE

avec la collaboration technique de

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

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

RÉSUMÉ

La biomasse chlorophyllienne et la production primaire ont été mesurées en 2006 lors de 20 campagnes d'échantillonnage à la station SHL2.

*La chlorophylle *a* était, comme au cours des trois dernières années (2003, 2004, 2005), le facteur prépondérant dans la modification de la transparence de l'eau.*

*L'analyse des données à long terme montre que la production primaire et la chlorophylle *a* présentent des évolutions inverses à celle du phosphore, ce qui suggère que le phosphore n'atteint pas encore des concentrations suffisamment faibles pour limiter sévèrement la croissance du phytoplancton. L'augmentation de la température des eaux (qui influence positivement la productivité du phytoplancton dans le lac) et la diminution des abondances de Daphnies observée dans l'une des études parallèles sont probablement parmi les raisons permettant d'expliquer ces évolutions.*

ABSTRACT

The chlorophyll biomass and primary production were measured in 2006 during 20 sampling campaigns at the SHL2 station.

*As in the three previous years (2003, 2004, 2005), chlorophyll *a* was the main factor influencing changes in water transparency.*

*Analysis of the long-term data shows that the primary production and the chlorophyll *a* biomass display opposite patterns to that of phosphorus, which suggests that phosphorus had not yet fallen to sufficiently low concentrations to limit phytoplankton growth seriously. The rise in water temperature (which has a positive influence on phytoplankton productivity in the lake) and the reduction in the abundance of Daphnids observed in one of the parallel studies, are probably two explanations that account for these trends.*

1. INTRODUCTION

Ce rapport présente les données de production primaire et de biomasse phytoplanctonique (estimée par la chlorophylle *a*) dans le lac Léman au cours de l'année 2006. Les relations entre les variables phytoplanctoniques (production, biomasse chlorophyllienne et l'indice de productivité) et les facteurs environnementaux (phosphore et température) sont examinées sur une longue série de données (pluriannuelles) afin de comprendre la réponse du phytoplancton à la réduction du phosphore entreprise depuis plusieurs décennies pour restaurer le lac.

2. MÉTHODES

L'échantillonnage a été réalisé au cours de cette année 2006 entre le 09 janvier et le 11 décembre aux profondeurs habituelles (0, 1, 2.5, 5, 7.5, 10, 15, 20 et 30 m). Les méthodes d'analyse mises en oeuvre sont les mêmes que celles utilisées depuis plus de 15 ans, à l'exception de celle du calcul de la production primaire journalière. Les détails sont présentés dans le rapport CIPEL 2004 (TADONLEKE 2005). La transparence de l'eau a été estimée à l'aide d'un disque de Secchi. La température dans la colonne d'eau a été mesurée à l'aide d'une sonde multiparamètres, celle de l'air par la station météorologique située dans le port INRA au bord du lac. La production primaire (PP) a été mesurée par l'incorporation du ¹⁴C par le phytoplancton, selon la méthode de STEEMAN-NIELSEN (1952).

La production journalière du phytoplancton est estimée en multipliant la quantité de carbone incorporée pendant l'incubation par le rapport de l'intensité lumineuse globale et de celle mesurée pendant l'incubation. Cette modification, par rapport à toutes les années antérieures, a été apportée après avoir constaté que le mode de calcul précédent, qui consistait à multiplier la quantité de carbone incorporée pendant l'incubation par le facteur conservatif de 2.22 (PELLETIER, 1983), surestimait, dans la presque totalité des cas, la production journalière (TADONLEKE, données non publiées).

La chlorophylle *a* (Chl *a*), utilisée ici comme estimateur de la biomasse phytoplanctonique, a été analysée au spectrophotomètre après extraction dans un mélange acétone/eau (90/10, v/v) (STRICKLAND et PARSONS, 1968). La production primaire et la Chl *a* par unité de surface dans la colonne d'eau ont été déterminées dans la zone 0-20 m, comme depuis 2005.

Dans le cadre du présent rapport, une analyse des données à long terme a également été réalisée. Elle consistait à (1) comparer les moyennes de Chl *a* et de production primaire calculées sur des périodes (années) correspondant aux grandes modifications des concentrations de phosphore (voir résultats, Tableau 2) et (2) rechercher les relations statistiques entre ces variables phytoplanctoniques et le phosphore. Les comparaisons inter-périodes ont été faites à l'aide du test de Kruskal-Wallis (K-W), suivi d'un test de comparaison multiple lorsque le K-W était significatif. Les relations statistiques ont été examinées à l'aide de régressions.

3. RÉSULTATS

3.1. Répartition verticale

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, ainsi que la transparence de l'eau sont présentées dans le tableau 1.

La figure 1 montre que les valeurs de production primaire sont stratifiées dans la colonne d'eau tout le long de l'année, en dehors des 3 premières campagnes, au cours desquelles les températures de l'eau et de l'air sont encore très basses (-0.8 à 1.5°C pour l'air, figure 2b). La distribution verticale des valeurs de Chl *a* quant à elle montre une absence de stratification lors de 8 campagnes sur 20, soit le 15 mai, le 6 juin, le 4 septembre, le 20 novembre et le 11 décembre, en plus des 3 premières campagnes. Lorsque ces variables sont stratifiées, les fortes valeurs sont enregistrées dans la zone 1-5 m, à l'exception des campagnes du 12 juin et de juillet pendant lesquelles les pics sont observés un peu plus en profondeur (5-15 m).

3.2 Evolution saisonnière des variables mesurées

Les évolutions saisonnières de la transparence et de la température de l'eau (à 0 m), ainsi que de la chlorophylle *a* et de la production primaire intégrées dans la zone 0-20 m, sont présentées sur les figures 2a et 2b. Les valeurs minimales de la transparence de l'eau sont obtenues lors des campagnes d'avril, alors que les valeurs maximales sont observées pendant les 3 premières campagnes et au mois de juin. Cette évolution temporelle est inverse de celle de la Chl *a* et, comme lors des 3 dernières années (2003, 2004, 2005), une forte relation statistique négative est observée entre ces deux variables, mieux décrite pour cette année 2006 par un modèle exponentiel ($\text{Secchi} = 11.8 \cdot e^{-0.15 \text{ Chl } a}$, $R^2 = 0.78$). Cette relation est sans doute indicatrice, comme les années précédentes, du rôle majeur de la chlorophylle *a* dans l'atténuation de la lumière dans le lac.

Les pics de Chl *a* d'avril sont dus, le 18 avril, à l'important développement des petites diatomées, *Cyclotella* spp / *Stephanodiscus minutus* (~ 70 % de la biomasse du phytoplancton), et le 24 avril, essentiellement à l'assemblage entre ces petites diatomées et la Cryptophyte *Rhodomonas minuta* (DRUART, 2007). La chute considérable, en mai-juin, de la biomasse chlorophyllienne alors dominée par le nanophytoplancton (DRUART 2007), ainsi que l'augmentation concomitante de la transparence pendant cette période, marquent la phase des eaux claires. Les pics de Chl *a* du mois de juillet sont essentiellement dus aux assemblages *Rhodomonas minuta*-*Asterionella formosa* (4 juillet) ou *Fragilaria crotonensis*-*Cyclotella cyclopuncta* (18 juillet), alors que le pic du 20 novembre est grandement dû aux filamenteuses *Mougeotia gracilima* et *Planktothrix rubescens* (~ 50 % de la biomasse du phytoplancton pour les deux espèces) (DRUART, 2007).

L'évolution saisonnière de la production primaire est semblable à celle de la température (figure 2b). Les valeurs de la production augmentent globalement jusqu'à atteindre le maximum (2'083 mgC·m⁻²·j⁻¹) le 18 juillet et décroissent ensuite pour atteindre 311.4 mgC·m⁻²·j⁻¹ le 11 décembre. Il est à noter que la 2^e plus forte valeur de production est enregistrée en avril (le 24), en accord avec les pics printaniers de production observés ces dernières années (2001 à 2005, LEBOULANGER, 2004; TADONLEKE 2005), et coïncidant avec la prépondérance du nanophytoplancton (DRUART 2007, figure 8, ce volume).

Ces pics du 24 avril et du 18 juillet coïncident avec les pics de Chl *a*, ce qui n'est pas le cas pour le 20 novembre où, contrairement à la Chl *a*, la production est faible (figures 2a et 2b). Il semble donc qu'à cette dernière date, les espèces filamenteuses qui dominaient le phytoplancton étaient peu productives.

La température semble jouer un rôle majeur dans la productivité du lac, comme le suggère la relation statistique significative et positive ($R^2 = 0.45$) entre la capacité photosynthétique du phytoplancton et la température de l'eau (figure 2c).

Tableau 1 : Principaux paramètres de la production primaire dans la zone 0-20 m. 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. sv : pas de valeur.

Table 1 : Main primary production parameters in the 0-20 m zone. ΣA Total primary production during the incubation period ; PPj : calculated daily primary production ; Amax : maximal production during the incubation period, corresponding to Chl Amax biomass; Tds: Secchi depth.; sv = no value.

DATE	ΣA (mgC.m ⁻² .inc ⁻¹)	PPj (mgC.m ⁻² .j ⁻¹)	Amax (mgC.m ⁻³ .inc ⁻¹)	Chl Amax (mgC.m ⁻³)	Chl 0-20 (mgC.m ⁻²)	Tds (m)
09.01.2006	83.5	109.2	10.2	2.8	55.2	9.4
06.02.2006	104.9	159.2	7.0	10.1	19.9	10.1
15.03.2006	65.4	101.7	4.1	0.5	9.5	15.5
27.03.2006	452.6	745.5	42.5	1.31	19.5	9.0
13.04.2006	567.2	908.8	139.8			3.1
18.04.2006	809.8	1'261	183.0	17.9	201.4	2.4
24.04.2006	1'142	1'628	256.2	20	182.5	2.5
15.05.2006	546.3	883.8	65.6	1.5	29.1	6.2
06.06.2006	495.8	839.8	45.1	2.1	31.8	10.4
12.06.2006	925.4	1'576	93.3	7.4	99.3	8.4
04.07.2006	667.9	1'060	88.2	4.2	121.6	6.0
18.07.2006	1'217	2'083	184.2	10.1	117.7	4.8
17.08.2006	554.2	898.2	53.2	sv	sv	6.3
04.09.2006	601.7	921.3	58.0	3.5	76.6	5.4
20.09.2006	605.3	872.1	63.3	2.6	44.6	8.3
03.10.2006	371.6	431.3	65.3	8.2	96.9	4.7
17.10.2006	259.5	353.5	35.4	4.2	54.9	5.8
07.11.2006	430.6	550.4	52.6	5.1	88.9	5.6
20.11.2006	314.8	410.0	50.0	6.9	125.9	5.5
11.12.2006	243.4	311.4	31.6	4.5	83.5	6.3

3. 3 Variations interannuelles

Dans le but de comprendre l'évolution à long terme du phytoplancton suite aux mesures de réduction du phosphore, une comparaison interannuelle de ces variables a été réalisée et les relations statistiques entre le phytoplancton et le phosphore ont été examinées.

- ▶ **Comparaison des moyennes** : Cette comparaison concerne la série allant de 1970 à 2006 et porte sur les valeurs moyennes obtenues sur différentes périodes correspondant à de forts changements de concentrations du phosphore, notamment 1970-1982, 1983-1990 et 1991-2006.

Le principal enseignement à tirer de cette analyse est qu'en dépit de la diminution significative des concentrations de phosphore depuis le début de la décennie 80, la production primaire et la chlorophylle a ont plutôt tendance à augmenter (Tableau 2).

- ▶ **Relation entre phytoplancton et le phosphore** : Les relations statistiques entre le phytoplancton et le phosphore indiquent que la production primaire et la Chl a sont plus liées au phosphore inorganique qu'au phosphore total (figure 3a-d), ce qui est en accord avec le fait que le phosphore inorganique est directement utilisable par les cellules algales. Toutefois, ces relations sont négatives, indiquant que les plus fortes valeurs de production et de Chl a sont enregistrées quand les concentrations de phosphore dans le milieu sont faibles. Cela confirme l'observation précédente (Tableau 2), à savoir que la diminution du phosphore dans le milieu n'est pas accompagnée de la baisse des concentrations du phytoplancton. La figure 3e indique que les périodes de faibles concentrations de phosphore dissous dans le milieu correspondent généralement aux périodes de température élevée, c'est-à-dire aux périodes estivales. Ces périodes estivales semblent aussi correspondre aux périodes de forte productivité (figure 3f), comme il a déjà été observé pour l'année 2006 (figure 2c); ce qui suggère un rôle important de la température dans le contrôle de la productivité du phytoplancton du lac Léman.

Plusieurs raisons non exclusives pourraient alors permettre d'expliquer ces évolutions inverses du phytoplancton et du phosphore :

- Etant donné l'apparente influence positive de la température sur la productivité (figures 2 et 3f), il est très probable que l'augmentation de température observée sur le long terme dans l'eau (LAZZAROTO et al., 2005, voir aussi Tableau 2 de ce rapport) contribue à augmenter la productivité de l'écosystème. Il est bien connu que l'augmentation de la température dans les limites du raisonnable accélère la croissance des micro-organismes.

- La diminution, depuis plusieurs décennies, des concentrations de Daphnies (test de Kendall, TADONLEKE et *al.*, article en préparation ; PERGA et LAINE, 2007, ce volume). Il est bien connu que les Daphnies sont parmi les plus grands consommateurs du phytoplancton. Une baisse de leur abondance dans le lac pourrait donc avoir abouti à une réduction de la pression de prédation qu'elles exercent sur le phytoplancton.
- L'augmentation de l'intensité lumineuse incidente globale observée sur le long terme (TADONLEKE et *al.*, article en préparation). La lumière est l'un des facteurs environnementaux qui déterminent les variations et l'intensité de la production primaire.

On peut alors émettre l'hypothèse que l'augmentation à long terme des variables phytoplanctoniques cessera lorsque les concentrations de phosphore seront suffisamment faibles pour avoir une action véritablement limitante sur la croissance des algues présentes, en dépit de l'augmentation des autres variables environnementales.

Tableau 2 : Comparaison des valeurs moyennes des variables sur les périodes correspondant aux changements importants des concentrations de phosphore. PP = production primaire ($\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$), Chl = chlorophylle a (en $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$), CV = coefficient de variation (en %), Amax comme dans le Tableau 1, TP = phosphore total, TN = azote total. Ni/Pi = azote inorganique sur phosphore inorganique. Ni/Pi et TN/TP = rapports atome/atome. Pour chaque variable, les moyennes ayant des exposants différents sont significativement différentes.

Table 2: Comparison of the mean values of the variables during the periods corresponding to the major changes in the concentrations of phosphorus. PP = primary production ($\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$), Chl = chlorophyll a (in $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$), CV = coefficient of variation (%), Amax as in Table 1, TP = total phosphorus, TN = total nitrogen. Ni/Pi = inorganic nitrogen over inorganic phosphorus. Ni/Pi and TN/TP = atom/atom ratios. For each variable, the mean values with different superscripts are significantly different.

	1970 - 1982 moyenne (CV)	1983 - 1990 moyenne (CV)	1991 - 2006 moyenne (CV)	P Test Kruskal- Wallis
PP (0-20 m)	551 ^a (87 %)	812.2 ^b (74 %)	836.5 ^b (81 %)	0.0001
Chl (0-20 m)	82.6 ^a (81 %)	79.8 ^a (75 %)	101 ^b (71 %)	0.0002
Amax / Chl	10.9 ^a (47 %)	14.7 ^b (51 %)	12.8 ^a (69 %)	< 0.0001
P-PO ₄ ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)	31.1 ^a (62 %)	14.9 ^b (91 %)	7.9 ^c (96 %)	< 0.0001
TP ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)	48.9 ^a (41%)	28.1 ^b (53 %)	17.8 ^c (44%)	< 0.0001
Ni / Pi	19.8 ^a (141 %)	61.1 ^b (91 %)	99.5 ^c (66 %)	< 0.0001
TN / TP	13.4 ^a (36 %)	27.8 ^c (46 %)	35.8 ^c (42 %)	< 0.0001
Température (°C)	12.3 ^a (44 %)	12.7 ^a (43 %)	13.5 ^a (42 %)	> 0.05
Daphnies ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-3}$)	129'083 ^a (190 %)	167'726 ^a (200 %)	88'949 ^a (190 %)	0.09

^a, ^b, ^c : indice de différences statistiques entre les 3 colonnes.

4. CONCLUSIONS

Cette étude confirme l'existence d'un pic de production primaire au mois d'avril dans le Léman (dû au nanophytoplancton), puis l'apparition, après ce pic, de la phase des eaux claires et enfin le rôle majeur de la chlorophylle a dans l'atténuation de la lumière dans le lac.

L'analyse des données à long terme montre une tendance à l'augmentation des variables phytoplanctoniques depuis le début de la décennie 80 alors que les concentrations de phosphore ont été considérablement réduites. L'augmentation de la température et de la lumière incidente, ainsi que la diminution des abondances des Daphnies depuis plusieurs années sont probablement parmi les raisons permettant d'expliquer ces évolutions.

BIBLIOGRAPHIE

- DRUART, J.-C. (2007) : Phytoplancton du Léman. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 2006, 83-92.
- LAZZAROTO, J. , RAPIN, F. et CORVI, C. (2005) : Evolution physico-chimique des eaux du Léman. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 2004, 31-53.
- LEBOULANGER, 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.
- PERGA, M. et LAINE, L. (2007) : Evolution du zooplancton du Léman. Rapp. Comm. int. prot.eaux Léman contre pollut. Campagne 2006, 103-109.
- 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.
- STRICKLAND, J.D.H. et PARSONS, T.R. (1968) : A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Board Canada, 167, 311 p.
- TADONLEKE, R.D. (2005) : Production et biomasse phytoplanctoniques dans le Léman. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 2004, 91-99.

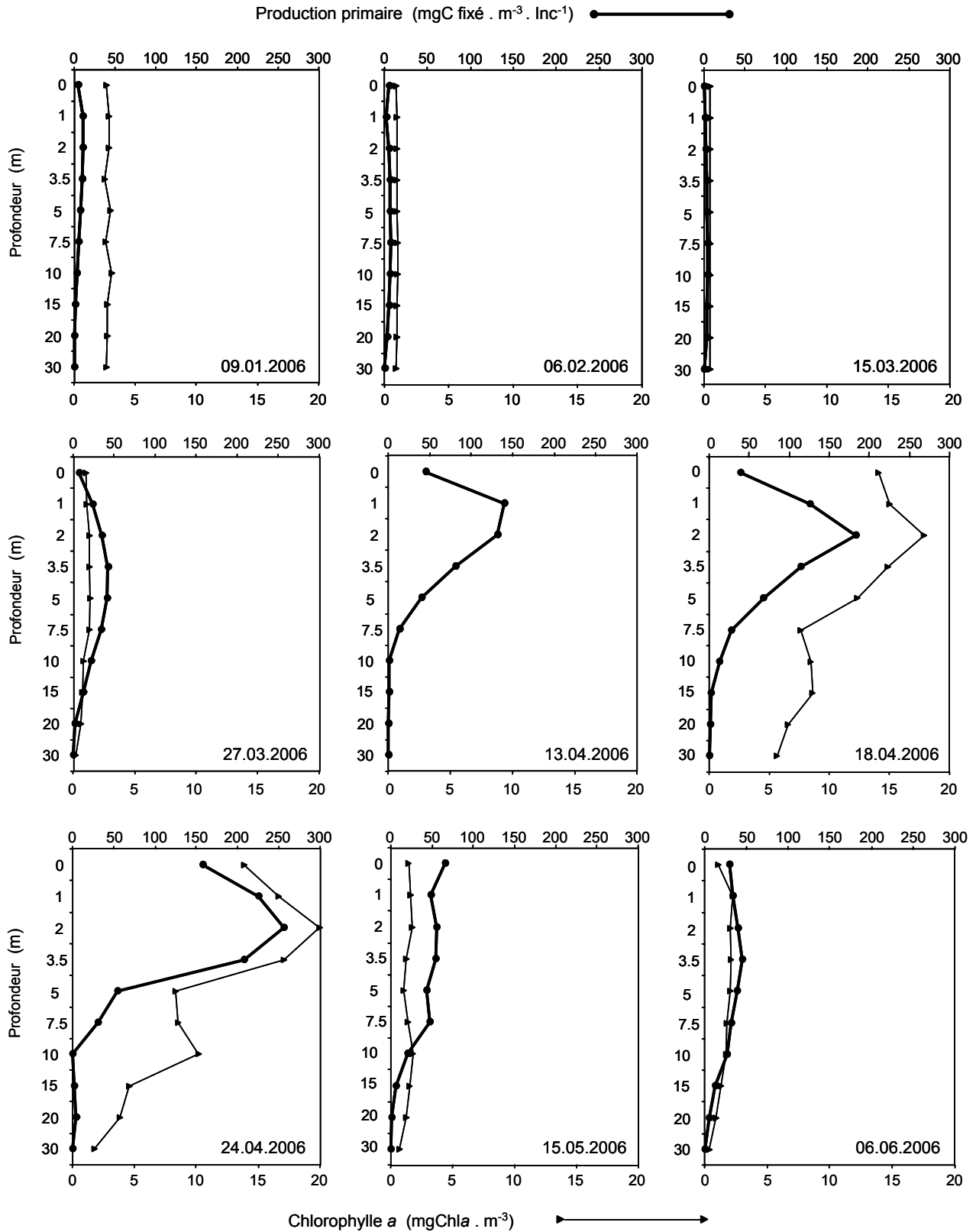


Figure 1: Profils verticaux de la production primaire (cercle) et de la biomasse exprimée en chlorophylle a (triangle) au point SHL2 du 09 janvier au 6 juin 2006.

Figure 1: Vertical profiles of the primary production (circle) and of the biomass expressed in terms of chlorophyll a (triangle) at point SHL2 from January 09 to June 06, 2006.

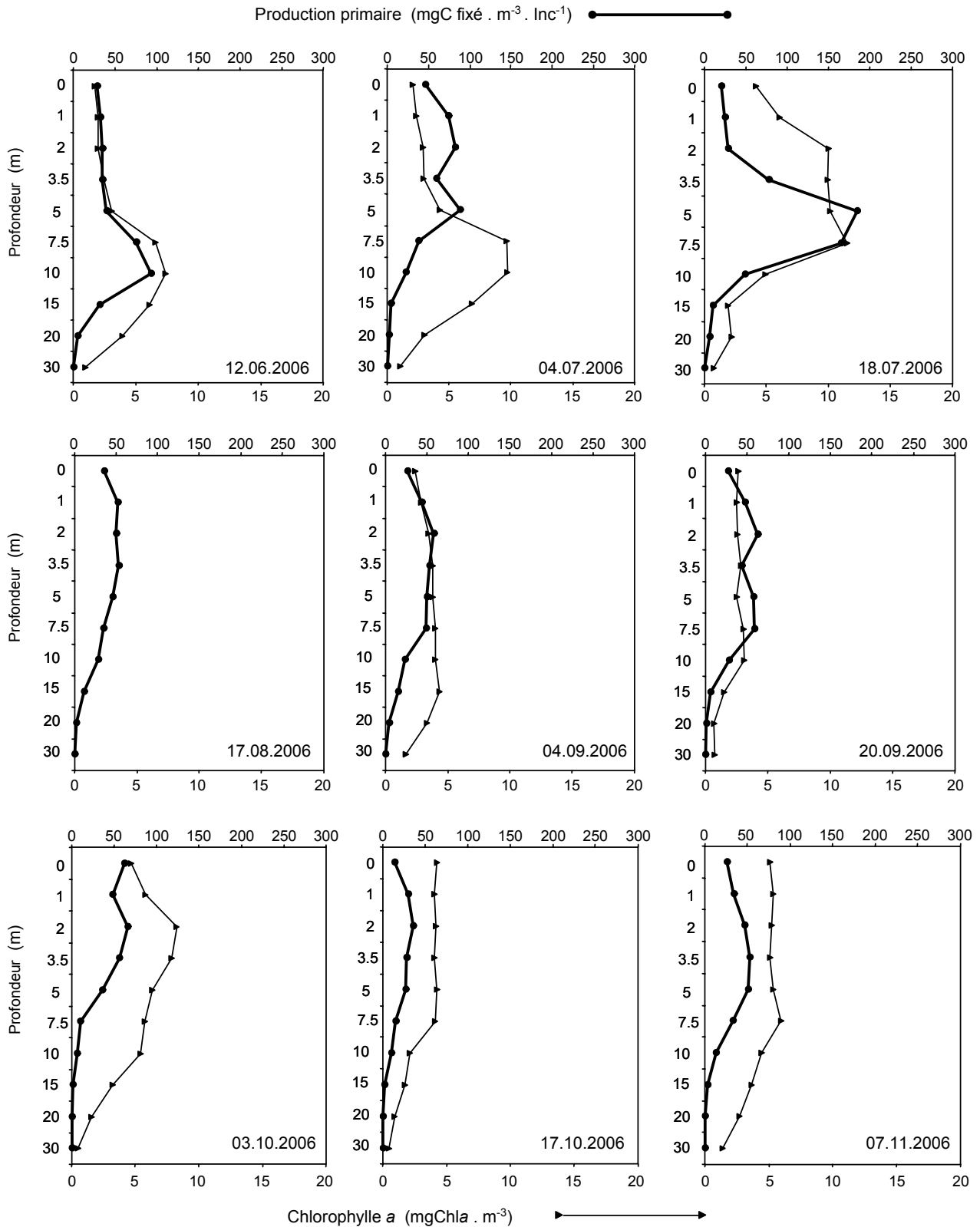


Figure 1 (suite) : Profils verticaux de la production primaire (cercle) et de la biomasse exprimée en chlorophylle a (triangle) au point SHL2 du 12 juin au 7 novembre 2006.

Figure 1 (continued) : Vertical profiles of the primary production (circle) and of the biomass expressed in terms of chlorophyll a (triangle) at point SHL2 from June 12 to November 07, 2006.

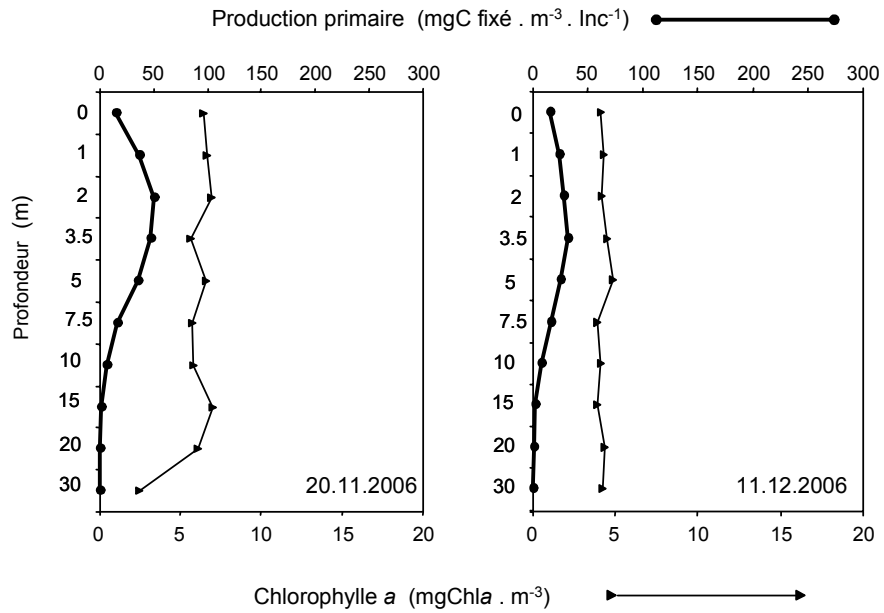


Figure 1 (suite et fin) : Profils verticaux de la production primaire (cercle) et de la biomasse exprimée en chlorophylle a (triangle) au point SHL2 du 22 novembre au 11 décembre 2006.

Figure 1 (end) : Vertical profiles of the primary production (circle) and of the biomass expressed in terms of chlorophyll a (triangle) at point SHL2 from November 22 to December 11, 2006.

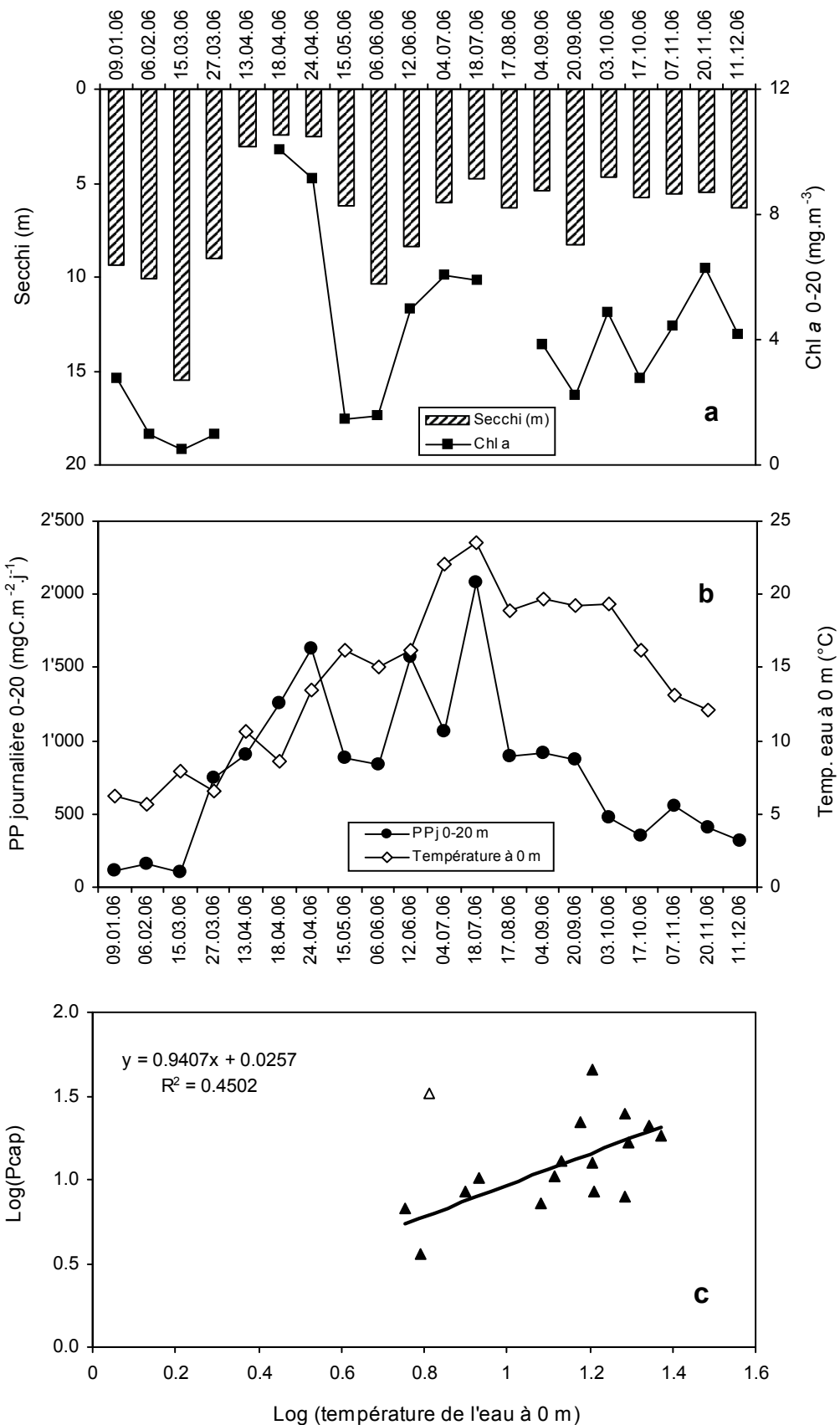


Figure 2: (a) évolution temporelle de la chlorophylle a et de la transparence de l'eau; (b) variations saisonnières de la production primaire et de la température de l'eau à 0 m et (c) relation de la capacité photosynthétique du phytoplancton avec la température de l'eau à 0 m. Pour la (c), le point aberrant indiqué par le triangle vide n'a pas été utilisé dans la régression.

Figure 2: (a) change over time of Chlorophyll a and water transparency, (b) seasonal variations in the primary production and mean air temperature, and (c) relationship between the photosynthetic capacity of the phytoplankton and the mean water temperature (0 m).

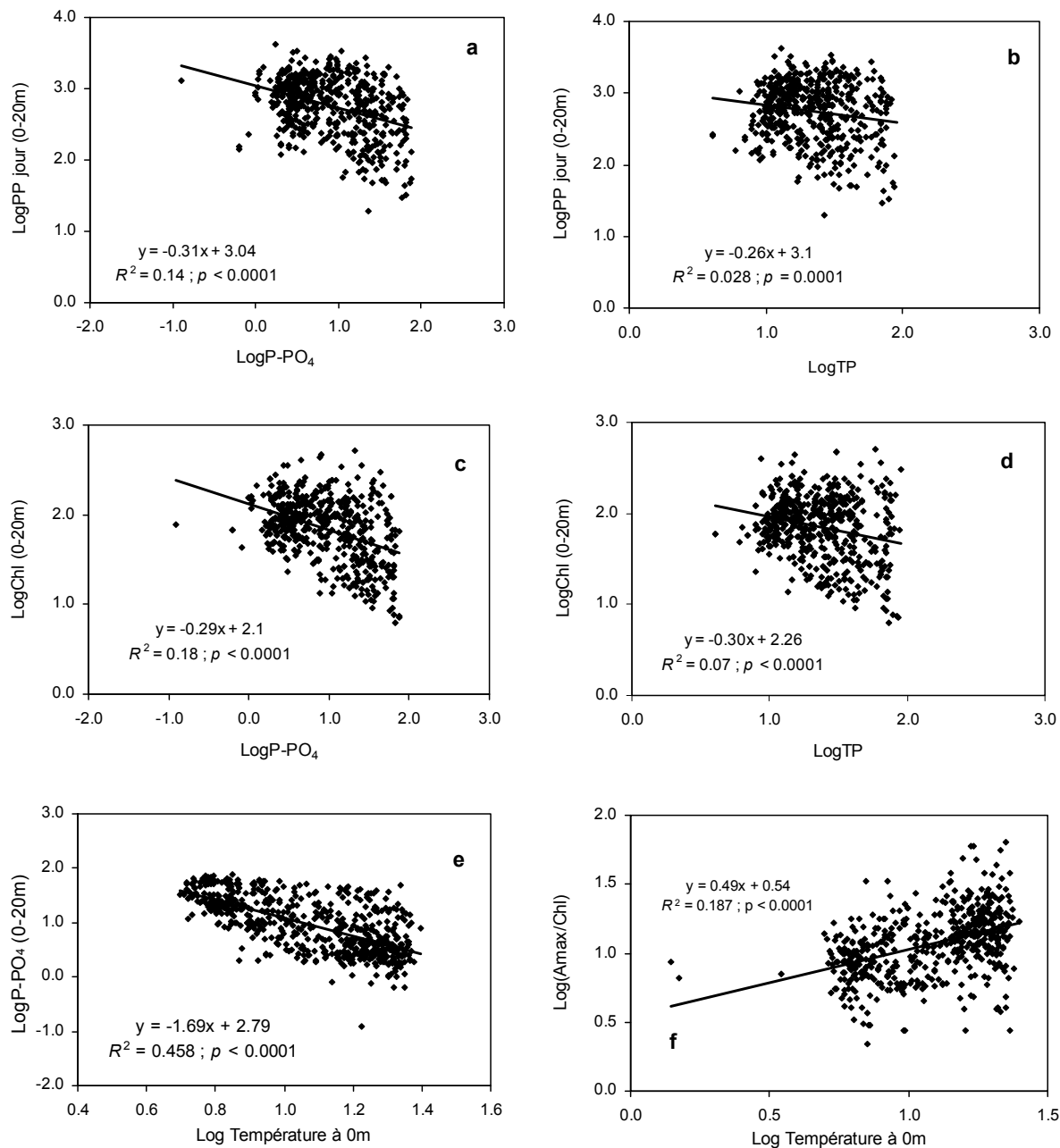


Figure 3 : Relations entre la production primaire, la chlorophylle a et le phosphore (a, b, c, d), entre le phosphore et la température (e) et entre la capacité photosynthétique du phytoplancton et la température (f) au cours de la période 1970-2006.

Figure 3 : Relationships between the primary production, chlorophyll a and phosphorus (a, b, c, d), between the phosphorus level and temperature (e), and between the photosynthetic capacity of the phytoplankton and temperature (f) during the period 1970-2006.

CONSEIL SCIENTIFIQUE

DE LA COMMISSION INTERNATIONALE
POUR LA PROTECTION DES EAUX DU LÉMAN
CONTRE LA POLLUTION

RAPPORTS

SUR LES ÉTUDES
ET RECHERCHES ENTREPRISES
DANS LE BASSIN LÉMANIQUE

PROGRAMME QUINQUENNAL 2006-2010
CAMPAGNE 2006

*Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut.,
Campagne 2006, 2007*

Editeur :

Commission internationale pour la protection
des eaux du Léman contre la pollution

ACW - Changins - Bâtiment DC
50, route de Duillier
Case postale 1080
CH - 1260 NYON 1

Tél. : CH - 022 / 363 46 69
FR - 00 41 22 / 363 46 69

Fax : CH - 022 / 363 46 70
FR - 00 41 22 / 363 46 70

E-mail : cipel@cipel.org

Site web : <http://www.cipel.org>

La reproduction partielle de rapports et d'illustrations publiés dans les
"Rapports de la Commission internationale pour la protection des eaux du Léman contre la pollution"
est autorisée à la condition d'en mentionner la source.
La reproduction intégrale de rapports doit faire l'objet d'un accord avec l'éditeur.