ZOOPLANCTON DU LÉMAN

THE ZOOPLANKTON OF LAKE GENEVA

Campagne 2010

PAR

Marie-Elodie PERGA et Leslie LAINÉ

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

RÉSUMÉ

Les changements saisonniers d'abondance des crustacées du zooplancton répondent, en 2010 comme au cours des années précédentes, au modèle classique "Plankton Ecology Group" de dynamique du zooplancton en lac mésotrophe, avec un pic printanier d'abondance très net qui marque la phase des eaux claires aux alentours du 9 juin, suivi d'une diminution drastique des abondances en fin de printemps et une légère reprise de croissance en fin d'automne qui, en 2010, coïncide avec un pic automnal de chlorophycées.

La diminution de la densité crustacéenne, observée depuis 1984, se poursuit. Une analyse canonique des corrélations entre compositions taxonomiques du phytoplancton et du zooplancton sur la série 1984-2010 a permis d'identifier dans quelle mesure les changements de composition phytoplanctonique sont responsables des tendances inter-annuelles crustacéennes. Les résultats montrent que la tendance à la diminution générale de l'abondance crustacéenne résulte de la baisse de la qualité nutritionnelle du phytoplancton : si la biomasse phytoplanctonique reste relativement stable depuis 1984, la contribution relative d'algues appartenant à la gamme de taille facilement ingérable par le zooplancton (Cryptophycées) diminue, au profit d'algues de plus grande taille et plus difficilement consommables (Chlorophycées et Zygophycées). Les variations interannuelles d'abondance des Calanoïdes et de Leptodora kindtii ne suivent pas de tendance temporelle claire, mais sont directement reliées à la présence d'algues filamenteuses en été. Les calanoïdes sont des herbivores à spectre réduit de taille de particules, et particulièrement sélectifs sur la qualité des algues ingérées. Les calanoïdes seraient donc limités en ressources alimentaires pendant les étés marqués par des efflorescences de Zygophycées. Leptodora kindtii est une espèce carnivore qui n'est donc pas directement affectée par la ressource phytoplanctonique. Les faibles abondances de cette espèce lors des années où les zygophycées sont abondantes peuvent potentiellement résulter de la diminution de l'abondance de leurs proies (nauplii), d'une efficacité plus faible de capture de proies ou d'une diminution de leur capturabilité par les filets de prélèvements.

ABSTRACT

As in previous years, seasonal changes in crustacean abundances were, in 2010, consistent with the classical "Plankton Ecology Group" model for mesotrophic lakes, with a marked spring peak indicative of the clear-water phase that occurred around June 9th, low summer abundances, and a second crustacean growth phase in fall, which corresponded, in 2010, to a chlorophytes peak in the autumn/fall.

Crustacean abundance has been continuously decreasing since 1984. A canonical correlation analysis was performed on the 1984-2010 dataset of the taxonomical compositions of phytoplankton and zooplankton in order to find out whether inter-annual zooplankton trends were triggered by changes in phytoplankton composition. Results showed that the general trend of decreasing crustacean densities were driven by the decreasing edibility of phytoplankton : although the phytoplankton biomass has remained relatively stable since 1984, the proportion of small-size algae, which are easily ingested by herbivorous zooplankton (Cryptophytes), has been decreasing to the benefit of larger algae that are more difficult to graze (Chlorophytes and Zygophytes). Interannual changes in densities of Calanoida and Leptodora kindtii do not follow any clear temporal trends, but could be inversely correlated to the abundance of filamentous algae in summer. Since calanoida are strongly size- and quality-selective herbivores, they could find that their food is limited during summers dominated by Zygophyte blooms. The carnivorous Leptodora kindtii would not be directly affected by the algal food resource. Low abundances of this species during years when zygophytes are abundant could potentially result from a reduction in prey densities (nauplii), from lower prey capture, or from reduced efficiency of the sampling nets.

1. INTRODUCTION

En faisant le lien entre producteur primaire et consommateur secondaire, 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 véligères de la moule zébrée d'eau douce (*Dreissena polymorpha*), sont toutefois récoltés par cette méthode d'échantillonnage. Ces groupes planctoniques feront donc l'objet d'une partie complémentaire en fin de ce rapport.

En 2010, 20 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 filamenteuses 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 2010 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 μ m, lors de traits verticaux réalisés depuis 50 mètres de profondeur jusqu'en surface. Le filet à zooplancton est jumelé avec un filet à phytoplancton de vide de maille de 64 μ m.

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. En raison de leurs faibles effectifs, les *Leptodora* et *Bythotrephes* ont été dénombrés sur la totalité de l'échantillon. Pour chaque catégorie taxonomique, le nombre d'individus a été ramené à l'unité de surface selon la formule suivante :

Abondance = $N_{ind.ss.éch} \cdot (Vol_{éch.total} / Vol_{ss.éch}) \cdot (H_{filtré} / Vol_{filtré})$

Où : Nind.ss.éch	est le nombre d'individus dénombrés dans le sous-échantillon,
Voléch.total	est le volume de l'échantillon total ajusté (en mL),
Vol _{ss.ech}	est le volume du sous-échantillon (en mL),
H _{filtrée}	est la hauteur de colonne d'eau filtrée, ou profondeur du prélèvement (50 m)
V.filtré	est le volume filtré par le filet (4.81 m ³).

3. RÉSULTATS

3.1 Biovolume sédimenté

Au cours de l'année, le biovolume sédimenté de zooplancton (figure 1) présente des variations saisonnières importantes, de 16 mL·m⁻² (6 avril) à 363 mL·m⁻² (9 juin). Le profil temporel décrit une phase avec des biovolumes forts au printemps qui atteignent leur valeur maximale le 9 juin. L'accroissement de la population zooplanctonique entraîne une consommation accrue du phytoplancton et par conséquent une augmentation importante de la transparence des eaux. Pour cette raison, on note une correspondance entre le maximum de transparence printanier (10.1 m) et le maximum de biovolume sédimenté, le 9 juin, correspondant ainsi à la date de la phase des eaux claires.

Contrairement aux années précédentes, la transparence de la colonne d'eau est restée relativement élevée tout l'été et automne 2010 (entre 4 et 8 m), et ce grâce à l'absence d'efflorescence d'algues filamenteuses (RIMET, 2011).



Figure 1 : Evolution saisonnière du biovolume sédimenté de zooplancton et de la transparence des eaux mesurée au disque de Secchi en 2010 (Léman, SHL2).

Figure 1: Seasonal changes in the settled biovolume and Secchi disk transparency values in 2010 (Lake Geneva, SHL2).

3.2 Composition spécifique de la biocénose crustacéenne

Le zooplancton crustacéen est, chaque année, largement dominé par les copépodes. En 2010, les copépodes représentent 79.7% de l'abondance totale des crustacés. La sous-classe des copépodes se compose des cyclopoïdes et des calanoïdes. En 2010, comme pour les 4 dernières années, les calanoïdes sont les plus abondants, représentant 42.0% de l'abondance crustacéenne totale contre 36.9% pour les cyclopoïdes.

Les calanoïdes sont représentés par une unique espèce, *Eudiaptomus gracilis*. Trois espèces de cyclopoïdes ont été observées en 2010 : *Cyclops prealpinus* (24.9%) et *C. vicinus* (5.6%) et quelques individus de l'espèce *Macrocyclops albidus* (hors comptage), le reste étant représenté par les stades naupliens.

La classe des branchiopodes est représentée par un unique ordre, celui des cladocères, qui en 2010 représente 15.5% de la communauté zooplanctonique crustacéenne. Cet ordre est largement dominé dans le Léman par *Daphnia hyalina* + *galeata* (14.0%), les autres taxons étant minoritaires (*Eubosmina longispina* + *E. mixta* (0.5%), *Leptodora kindtii* (0.7%) et *Bythotrephes longimanus* (0.2%)).

3.3 Dynamique saisonnière du zooplancton en 2010





Figure 2: Seasonal changes in the abundance of Crustacea in 2010 (Lake Geneva, SHL2).

Classiquement, le peuplement crustacéen du Léman suit une dynamique bimodale typique des lacs mésotrophes, avec un pic d'abondance au printemps et un second pic, plus modeste, en début d'automne. En 2010, le pic printanier de cyclopoïdes apparaît le 17 mai, lors du maximum du pic printanier d'abondance phytoplanctonique (RIMET, 2011), avec des abondances proches de 1'200'000 ind·m⁻², tandis que le pic des taxons herbivores (Calanoïdes et Cladocères) a lieu trois semaines plus tard (9 juin), à des abondances respectives de 600'000 et 400'000 ind·m⁻², et coïncide avec la phase des eaux claires, et donc les minima printaniers d'abondance phytoplanctonique (RIMET, 2011). Les abondances des taxons crustacéens diminuent rapidement après la phase des eaux claires pour atteindre des niveaux plus faibles en début d'été (<100'000 ind·m⁻² pour chacun des groupes). Un second pic d'abondance, moins important toutefois, apparaît en automne (7 octobre). Il est plus marqué pour les Calanoïdes (400'000 ind·m⁻²) que pour les deux autres groupes taxonomiques et correspond à une phase de reprise de croissance des chlorophycées (RIMET 2011).

Une approche plus spécifique révèle une dynamique saisonnière différente des espèces au sein même des différentes classes zooplanctoniques.

Le pic printanier des cladocères herbivores correspond, en 2010, à une augmentation précoce de l'abondance des Daphniidés, qui atteint son maximum lors de la phase des eaux claires, le 9 juin, avec des effectifs de 371 000 ind·m⁻². Le pic printanier des Bosminidés se produit deux semaines plus tard, avec des effectifs près de 20 fois inférieurs (figure 3a), représenté exclusivement par l'espèce *E. longispina*. Les abondances de Daphnies se maintiennent à des abondances de près de 100 000 ind·m⁻² pendant l'été alors que celles des Bosminidés sont quasiment nulles pendant cette même saison. En automne, une légère recrudescence des Bosminidés réapparait, d'abord représentée uniquement par l'espèce *B. longirostris* avec des effectifs de l'ordre du millier d'ind·m⁻² fin septembre-début octobre, puis un pic constitué uniquement d'*E. longispina* en novembre.

Les grands cladocères prédateurs, *B. longimanus* et *L. kindtii*, se caractérisent quant à eux par un développement en saison chaude (figure 3b). Le pic de B. longimanus a lieu dès la phase des eaux claires le 9 juin, avec un effectif de 18 000 ind m^{-2} tandis que celui de *L. kindtii* apparait en milieu d'été (le 28 juillet) pour un effectif de l'ordre de 5 500 ind m^{-2} .



Figure 3 : Evolution saisonnière de l'abondance des Branchiopodes Cladocères a) herbivores b) carnivores en 2010 (Léman, SHL2).

Figure 3 : Seasonal changes in the abundance of herbivorous and carnivorous Branchiopoda in 2010 (Lake Geneva, SHL2).





Les cyclopoïdes sont essentiellement représentés par le genre *Cyclops* et l'ensemble *C. prealpinus* + *C. spp* est encore dominant par rapport à *C. vicinus* (figure 4). Comme en témoigne l'abondance des *nauplii*, la population de cyclopoïdes commence à se développer tôt, dès la reprise de la croissance phytoplanctonique mi-mars (RIMET, 2011). Le maximum printanier des cyclopoïdes est atteint le 17 mai avec des abondances de 800'000 ind·m⁻² pour *C. prealpinus* et 400'000 ind·m⁻² pour *C. vicinus*. L'abondance des deux espèces de *Cyclops sp.* et des *nauplii* décroît ensuite au cours du printemps et se maintient à des effectifs < 100'000 ind·m⁻² au cours de l'été. Les abondances de *nauplii* ainsi que de *C. prealpinus* montrent un second pic d'abondance, plus faible qu'au printemps, au cours de l'automne avec des effectifs de l'ordre de 200'000 ind·m⁻² pour les stades adultes.

- 134 -



- Figure 5 : Evolution saisonnière de l'abondance du calanoïde *Eudiaptomus gracilis* en 2010 (Léman, SHL2).
- Figure 5: Seasonal changes in the abundance calanoïda *Eudiaptomus gracilis* in 2010 (Lake Geneva, SHL2).

Le calanoïde *E. gracilis* présente une dynamique bimodale typique, avec un premier pic d'abondance au printemps, pendant la phase des eaux claires, avec des effectifs qui culminent à 650'000 ind·m⁻², suivi d'abondances estivales plus faibles (<100'000 ind·m⁻²), puis un second pic d'abondance, à l'automne, avec des effectifs de l'ordre de 400 000 ind·m⁻².

3.4 Autres groupes planctoniques

Les larves véligères de la moule zébrée apparaissent chaque année en période estivale. En 2010, le pic d'abondance atteint 113'000 ind·m⁻² le 9 août, ce qui correspond une valeur plutôt faible sur la série 1998-2010 (figure 6).



- Figure 6 : Evolution de l'abondance maximale des larves planctoniques de *Dreissena polymorpha* (Léman, SHL2). Aucune donnée disponible pour l'année 2001.
- Figure 6: Annual changes in the maximum abundance of the planktonic larvae of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Lake Geneva, SHL2).

Parmi les rotifères, l'espèce *Notholca* n'a été observée en 2010 qu'à de très faibles abondances (<2'000 ind·m⁻²), et uniquement au printemps (mars à mai). Les trois autres espèces de rotifères détectées dans les échantillons montrent des pics d'abondances saisonniers plus ou moins marqués. L'abondance de *Conochilus unicornis* atteint des valeurs proches de 2.5·10⁶ ind·m⁻² en fin d'automne, tandis que *Kellicotia longispina* se maintient à des effectifs oscillant entre 50'000 et 100'000 ind·m⁻² de mai à octobre. Enfin, *Asplanchna priodonta* est présente à de faibles effectifs au printemps et en été (<5'000 ind·m⁻²) mais montre des abondances relativement élevées en fin d'été et début d'automne (25'000 ind·m⁻²; figure 7).



3.5 Evolution à long-terme du zooplancton

La figure 8 présente l'évolution interannuelle des moyennes estivales calculées sur la période de mai à septembre.



Igure 8 : Evolution interannuelle de l'abondance estivale des différentes catégories de zooplancton crustacéen (Léman, SHL2). En raison du manque d'échantillons comptables, les années 2001 et 2007 n'ont pas été incluses.

Figure 8: Inter-annual changes in summer abundance of the crustacean zooplankton (Lake Geneva, SHL2). Years 2001 and 2007 were not included.

La tendance à la baisse chez les microcrustacés, observée depuis 1984, se confirme en 2010. Elle est liée à la diminution de l'abondance des cyclopoïdes et des branchiopodes, en particulier des daphnies. Les variations interannuelles de composition taxonomique des crustacés zooplanctoniques résultent d'une combinaison de facteurs physiologiques, ascendants (contrôle par la ressource alimentaire) et descendants (contrôle par la prédation). La diminution générale de la biomasse crustacéenne est cohérente avec ce qui est attendu dans un contexte de réoligotrophisation, dans la mesure où la diminution des concentrations en phosphore devrait conduire à une réduction de la ressource algale notamment pour les crustacés herbivores. Cependant, dans le cas du Léman, aucune diminution significative de la biomasse algale (RIMET, 2011), de la production primaire ou de la concentration en Chl *a* (TADONLEKE, 2010) n'a été observée. Ainsi la diminution de la puantité, de la ressource algale. Une analyse canonique des corrélations (ACC) a été conduite dans l'objectif d'évaluer le rôle joué par la ressource alimentaire sur l'évolution interannuelle des crustacés zooplanctoniques (figure 9).



- Figure 9 : Analyse Canonique des Corrélations entre les compositions taxonomiques moyennes annuelles du phytoplanton et des crustacés zooplanctoniques sur la série 1984-2010 (années 2001 et 2007 exclues). (a) Représentation des années sur les 2 premiers axes de l'ACC ; corrélations des variables de composition taxonomique du (b) phytoplancton et (c) du zooplancton crustacéen avec la première composante canonique ; corrélations des variables de composition taxonomique du (d) phytoplancton et (e) du zooplancton crustacéen avec la seconde composante canonique. CYA=Cyanobactéries ; DIN = Dinophycées, CRY= Cryptophycées, CHRY= Chrysophycées, DIA=Diatomées, CHLO=Chlorophycées, ZYGO=Zygophycées.
- Figure 9 : Canonical Correlation Analysis (CCA) between average annual taxonomic composition of phytopkanton and crustacean zooplankton over the 1984-2010 time periods (2001 and 2007 excluded). (a) Representation of the sampling years on the first two canonical axes of the CCA; correlations of (b) phytoplankton and (c) crustacean zooplankton taxonomic compositions with the first canonical component; correlations of (d) phytoplankton and (e) crustacean zooplankton taxonomic compositions with the second canonical component.CYA=Cyanobacteria ; DIN = Dinophytes, CRY= Cryptophytes, CHRY= Chrysophytes, DIA=Diatoms, CHLO=Chlorophytes, ZYGO=Zygophytes.

L'ACC réalisée sur la série 1984-2010 montre des interactions significatives entre les compositions taxonomiques du phytoplancton et du zooplancton crustacéen du Léman (coefficient de corrélation multiple, R=0.92 pour la première et R=0.79 sur la seconde composante canonique). Les deux premières composantes canoniques expliquent un pourcentage non négligeable de la variabilité interannuelle du zooplancton (27% et 14% respectivement). La première composante canonique est positivement corrélée avec la variation interannuelle en Cryptophycées (classe d'algues de petite taille) et négativement avec les Diatomées, Chrysophycées et Chlorophycées, classes comprenant de nombreuses algues de grande taille. L'abondance des Daphnies et des Cyclopoïdes covarie avec la première composante. Ainsi, la tendance à la diminution générale de l'abondance crustacéen, observée depuis 1984 et attribuée à la diminution de l'abondance des Daphnies et Cyclopoïdes, résulte de contrôle par la qualité de la ressource alimentaire, avec notamment une diminution de la proportion relative d'algues facilement ingérables et de bonne qualité nutritionnelle pour le zooplancton herbivore (Cryptophycées) (figure 10).

- 137 -

(e)

Calanoïdes Daphnies

Bosminidés

Cyclopoïdes





Figure 10 : Relationships between the observed trend of decreasing abundances of Daphnia and Cyclopoids between 1984 and 2010 and the reduced contribution of Cryptophytes to total phytoplankton biomass.

La seconde composante canonique est positivement corrélée avec la variation interannuelle en Zygophycées (classe d'algues de grande taille) et négativement avec celles des Calanoïdes et *L. kindtii*. Ce résultat confirme le modèle établi précédemment (PERGA et LAINE, 2009) selon lequel les variations interannuelles d'abondance de ces deux taxons zooplanctoniques ne suivent pas de tendance temporelle claire, mais sont directement reliées à la présence d'algues filamenteuses en été (figure 11). Les calanoïdes sont des herbivores à spectre réduit de taille de particules, et particulièrement sélectifs sur la qualité des algues ingérées (KERFOOT et KIRK, 1991). Les calanoïdes seraient donc limités en ressources alimentaires pendant les étés marqués par des efflorescences de Zygophycées. *L. kindtii* est une espèce carnivore qui n'est donc pas directement affectée par la ressource phytoplanctonique. Les faibles abondances de cette espèce lors des années où les Zygophycées sont abondantes peuvent potentiellement résulter de la diminution de l'abondance de leurs proies (*nauplii*), d'une efficacité plus faible de capture de leurs proies ou d'une diminution de leur capturabilité par les filets de prélèvements.







- 138 -

4. CONCLUSIONS

Les changements saisonniers d'abondance des crustacés du zooplancton répondent en 2010 comme au cours des années précédentes au modèle classique de dynamique du zooplancton en lac mésotrophe (SOMMER *et al.*, 1986), avec un pic printanier d'abondance très net qui marque la phase des eaux claires aux alentours du 9 juin, suivi d'une diminution drastique des abondances en fin de printemps et une légère reprise de croissance en fin d'automne.

La diminution de la densité crustacéenne, observée depuis 1984, se poursuit. Une analyse canonique des corrélations entre compositions taxonomiques du phytoplancton et du zooplancton sur la série 1984-2010 a permis d'identifier dans quelle mesure les changements de composition phytoplanctonique sont responsables des tendances inter-annuelles crustacéennes. Les résultats montrent que la tendance à la diminution générale de l'abondance crustacéenne résulte de la baisse de la gualité nutritionnelle du phytoplancton : si la biomasse phytoplanctonique reste relativement stable depuis 1984, la contribution relative d'algues appartenant à la gamme de taille facilement ingérable par le zooplancton (cryptophycées) diminue, au profit d'algues de plus grande taille et plus difficilement consommables (Chlorophycées et Zygophycées). Les variations interannuelles d'abondance des Calanoïdes et de Leptodora kindtii ne suivent pas de tendance temporelle claire, mais sont directement reliées à la présence d'algues filamenteuses en été. Les calanoïdes sont des herbivores à spectre réduit de taille de particules, et particulièrement sélectifs sur la qualité des algues ingérées. Les calanoïdes seraient donc limités en ressources alimentaires pendant les étés marqués par des efflorescences de Zygophycées. Leptodora kindtii est une espèce carnivore qui n'est donc pas directement affectée par la ressource phytoplanctonique. Les faibles abondances de cette espèce lors des années où les zygophycées sont abondantes peuvent potentiellement résulter de la diminution de l'abondance de leurs proies (nauplii), d'une efficacité de capture de proies plus faible ou d'une diminution de leur capturabilité par les filets de prélèvements.

BIBLIOGRAPHIE

- KERFOOT, W.C., et KIRK, K.L. (1991) : Degree of Taste Discrimination among Suspension-Feeding Cladocerans and Copepods - Implications for Detritivory and Herbivory. Limnology and Oceanography, 36,1107-1123.
- PERGA, M.E. et LAINE, L. (2009) : Evolution du zooplancton du Léman. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 2008, 109-116.
- RIMET, F. (2011) : Phytoplancton du Léman. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 2010, 99-107.
- SOMMER, U., GLIWICZ, Z.M., LAMPERT, W. et DUNCAN, A. (1986) : The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. Arch. Hydrobiol., 106, 433-471.
- TADONLEKE, R.D. (2010) : Evidence of warming effects on phytoplankton productivity rates and their dependence on eutrophication status. Limnol. Oceanog., 55, 973-982.

