

SÉGRÉGATION SPATIALE ET MIGRATION VERTICALE DU ZOOPLANCTON CRUSTACÉEN DANS LE LÉMAN

Campagne 1999

PAR

Corinne GIROUD et Gérard BALVAY

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

RÉSUMÉ

L'étude effectuée de février à juillet 1999 vise à caractériser les modalités de ségrégation spatiale et de migration verticale du zooplancton crustacéen dans le Léman :

- *En période de circulation des eaux et au début du printemps, la migration verticale n'est pas encore établie mais la distribution des espèces diffère entre ces deux phases. En période d'homogénéité thermique, les espèces (en particulier Cyclops prealpinus et Eudiaptomus gracilis) se localisent dans les couches superficielles afin de bénéficier de meilleures conditions environnementales. Ce positionnement est une adaptation aux facteurs abiotiques (faible lumière, température basse, etc.) malgré une faible abondance de la nourriture. Lors de la phase des eaux claires, la diversité spécifique et l'abondance des individus augmentent; les daphnies et E. gracilis sont en surface, les bosmines et les cyclopoïdes en profondeur. Leur ségrégation spatiale est fonction des facteurs abiotiques qui jouent un rôle beaucoup plus important qu'en période de circulation des eaux avec en plus l'influence de facteurs biotiques (structure et répartition de la nourriture, compétition, etc.). A cette époque, la pression de prédation intervient peu sur la localisation des espèces étant donné que les poissons planctonophages n'ont pas encore atteint leur stade pélagique.*
- *En période de stratification thermique, les facteurs du milieu conditionnent fortement la ségrégation spatiale et la migration verticale du zooplancton. Au cours d'un cycle nycthéral, C. prealpinus, C. vicinus, E. gracilis et Daphnia hyalina migrent vers la surface la nuit et redescendent à l'aube en profondeur; D. galeata ne présente pas de comportement migratoire et Bosmina migre uniquement à l'intérieur de l'hypolimnion. Cette migration résulte d'interactions entre les facteurs abiotiques et biotiques avec, pour chaque espèce, des réponses comportementales différentes selon leurs exigences éco-physiologiques. La pression de prédation et la lumière semblent être les facteurs primordiaux influençant la ségrégation spatiale et la migration verticale du zooplancton crustacéen dans le Léman en période de stratification thermique.*

En outre, une campagne réalisée le 11 août 1999 a permis d'observer l'impact éventuel de l'éclipse solaire partielle, donc du rôle de la lumière sur la ségrégation spatiale et la migration verticale du zooplancton. La baisse de l'intensité lumineuse a initié un début de migration verticale chez C. prealpinus et D. hyalina qui amorcent un mouvement ascendant au début de l'éclipse qui se poursuit jusqu'au maximum de cette dernière, puis ils redescendent en profondeur avant la fin du phénomène. E. gracilis, localisé préférentiellement dans la couche 20-30 m, présente une abondance plus marquée dans la couche 10-20 m au maximum de l'éclipse; il amorce une faible remontée en surface plus lente que chez C. prealpinus et D. hyalina. L'influence de la lumière sur ces migrations aurait été probablement plus importante si l'éclipse avait été totale, ce phénomène créant alors des conditions lumineuses proches de celles dues à l'alternance jour/nuit.

1. INTRODUCTION

La distribution du zooplancton résulte de déplacements verticaux (migrations nycthérales) et horizontaux (liés aux courants internes dans la masse d'eau). Son positionnement dépend de ses réactions vis-à-vis de facteurs abiotiques (lumière, température, oxygène dissous, etc.) et biotiques (localisation des ressources alimentaires, compétition, prédation, etc.). Cette répartition est plus ou moins perturbée par des phénomènes de turbulence des eaux. Les données relatives à cette ségrégation spatiale sont peu nombreuses alors que les migrations verticales ont été plus souvent étudiées.

Plusieurs campagnes ont été effectuées afin d'aborder la distribution verticale diurne du zooplancton dans le Léman (BALVAY, 1992, 1996) : les crustacés juvéniles et les rotifères se situent dans les couches supérieures tandis que les adultes de ces mêmes crustacés se positionnent en profondeur; la taille des daphnies augmente avec la profondeur; deux espèces de même taille et de régime alimentaire identique peuvent coexister et éviter la compétition interspécifique en occupant des strates différentes, en corrélation avec des exigences thermiques distinctes.

Les interactions à fine échelle temporelle entre les modalités diurnes de migration verticale et de broutage du zooplancton sont peu étudiées. Cependant, ANGELI et al. (1995) ont établi des liaisons spatio-temporelles entre les migrations journalières et la consommation du phytoplancton, en utilisant une maille temporelle d'échantillonnage fine et en analysant le contenu stomacal des crustacés du Léman. Ainsi, la migration verticale de *Daphnia* semble contrôlée par les changements relatifs de lumière au crépuscule et à l'aube. En outre, la prédation sélective par les poissons, la répartition du phytoplancton, le gradient thermique vertical et chez les daphnies la taille, sont responsables des différences observées dans les modalités de migration et d'alimentation des crustacés planctoniques.

La présente étude de février à juillet 1999, vise à caractériser la ségrégation spatiale du zooplancton crustacéen en période d'homogénéité et de stratification thermique d'un point de vue interspécifique et intraspécifique. Cette étude aborde les modalités de migration verticale de ces organismes, uniquement en période de stratification thermique quand cette migration est établie (ANGELI et al., 1995). Plusieurs paramètres ont été étudiés : migration journalière et importance des déplacements du zooplancton, répartition et durée de présence des divers stades de développement entre les différentes strates.

Suite à cette étude sur les modalités de ségrégation spatiale et de migration verticale, la campagne réalisée le 11 août 1999 lors de l'éclipse solaire partielle a complété les données concernant le rôle de la lumière dans le déclenchement de la migration verticale de quelques crustacés planctoniques.

2. MÉTHODOLOGIE

2.1 Le site et les conditions d'échantillonnage

Les échantillonnages effectués à la station SHL 2 ont débuté à 17 h (heure légale) le 26 février 1999, en période de circulation des eaux alors que la migration nyctémérale n'est pas encore établie (ANGELI et al., 1995); ils ont permis d'étudier la ségrégation spatiale du zooplancton. Les prélèvements en période de stratification thermique ont mis en évidence la ségrégation spatiale et la migration verticale du zooplancton (tableau 1).

TABLEAU 1 - Récapitulatif du calendrier de l'étude

Dates	Périodes	Etudes effectuées
du 26.02 au 22.04.1999	Circulation des eaux	Ségrégation spatiale
du 26.04 au 25.05.1999	Phase des eaux claires	Ségrégation spatiale
du 16.06 au 01.07.1999	Stratification thermique	Ségrégation spatiale et migration verticale

Le zooplancton est récolté à l'aide d'un filet fermant biconique de 23 cm de diamètre avec un vide de mailles de 200 µm lors de traits verticaux ascendants fractionnés (tableau 2).

Les organismes sont identifiés et dénombrés au microscope sur lame de comptage graduée. Les prélèvements d'hiver sont étudiés en totalité; ceux d'été sont sous-échantillonnés en raison de la forte abondance des organismes. La répartition par classe de taille et les méthodes de comptage se font selon la procédure de BALVAY (1994).

Les profils verticaux, jusqu'à 50 m de profondeur, de la température et de la chlorophylle *a* (par fluorescence) ont été obtenus avec une sonde multiparamètres.

Les dates des campagnes coïncident généralement, mais pas de manière systématique, avec celles prévues par la CIPEL pour différentes causes :

- ▶ Problèmes liés au vent : un vent fort désorganise la distribution verticale du zooplancton, rend impossible la navigation ou ne permet pas les traits de filet à cause des vagues, de la dérive du bateau et/ou des courants internes dans la colonne d'eau; la trappe du filet ne se ferme pas correctement et l'échantillonnage n'est pas représentatif.
- ▶ Problèmes techniques : des pannes imprévisibles (dysfonctionnement de la sonde, du bateau, du treuil, etc.) perturbent certaines campagnes. En outre, les prélèvements CIPEL sont parfois trop importants pour que cette étude puisse être intégrée dans le chronogramme.

3. RÉSULTATS

Nous présenterons les campagnes correspondant aux trois périodes les plus caractéristiques de l'évolution verticale de la colonne d'eau. La première (01.03.1999) a été choisie en période de circulation des eaux (homogénéité thermique), la deuxième (25.05.1999) a eu lieu durant la phase des eaux claires au printemps (début de stratification thermique); la ségrégation spatiale observée lors de ces deux campagnes n'est qu'une image instantanée du positionnement du zooplancton dans la colonne d'eau. Enfin, la dernière (30.06.1999 et 01.07.1999) correspond à la campagne de 24 h en période de stratification thermique; elle a été choisie pour étudier la migration verticale du zooplancton pendant un cycle nyctéméral (tableau 2).

TABLEAU 2 - Récapitulatif des conditions des campagnes effectuées au point SHL 2

Dates	Heures légales et durée	Limites des strates étudiées (m)	Vent *		
			V. P. (km)	Max. (m/s)	Moy. (m/s)
01.03.99	11 h 57 - 12 h 16	0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	78	7	0.9
	13 h 25 - 13 h 50	0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	78	7	0.9
26.04.99	09 h 23 - 10 h 25	0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	30	3	0.35
10.05.99	10 h 00 - 11 h 00	0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	17	3	0.2
	12 h 30 - 13 h 02	0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	17	3	0.2
	13 h 50 - 14 h 12	0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	17	3	0.2
25.05.99	10 h 57 - 11 h 22	0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	8	2	0.09
	13 h 55 - 14 h 19	0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	8	2	0.09
30.06.99	14 h 55 - 15 h 24	0-5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	18	2	0.21
	17 h 53 - 18 h 23	0-5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	18	2	0.21
	20 h 49 - 21 h 13	0-5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	18	2	0.21
	23 h 52 - 00 h 23	0-5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	18	2	0.21
01.07.99	03 h 12 - 03 h 41	0-5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	82	5	0.95
	05 h 47 - 06 h 11	0-5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	82	5	0.95
	08 h 53 - 09 h 14	0-5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	82	5	0.95
	11 h 45 - 12 h 05	0-5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	82	5	0.95
	14 h 45 - 15 h 08	0-5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100	82	5	0.95

Vent : V.P. : quantité de vent passé le jour du prélèvement.

Max. : vitesse instantanée maximale.

Moy. : vitesse moyenne au cours de la journée.

* données de la station météorologique de l'INRA-Thonon.

3.1 Campagne du 01.03.1999

La colonne d'eau 0-50 m est homogène pour les paramètres chlorophylle *a* et température (figure 1). La migration n'est pas encore établie à la fin de l'hiver (ANGELI et al., 1995) quand les ressources alimentaires sont faibles et uniformément réparties, caractéristiques propres à la période de circulation des eaux ou phase d'homogénéité thermique.

Les deux espèces les mieux représentées sont *C. prealpinus* et *E. gracilis*. Les autres organismes sont peu abondants voire absents de la colonne d'eau. En effet, *C. vicinus* n'est représenté que par quelques adultes, cette espèce étant toujours en diapause au stade C4 dans les sédiments. *Leptodora* et *Bythotrephes* principalement estivaux sont peu représentés, de même que *D. hyalina* et *B. longispina* car leur phase de développement débute au printemps (avril-mai).

Cette campagne met en évidence une ségrégation spatiale du zooplancton crustacéen en période de circulation des eaux (figure 1). Les copépodites C3 à C5 et les adultes de *C. prealpinus* sont localisés principalement dans la couche 20-30 et 50-100 m et répartis de façon plus ou moins homogène dans le reste de la colonne d'eau. *E. gracilis* représenté majoritairement par des adultes et quelques C3 et C4 se localise dans la couche de surface (0-20 m). Les premiers stades de développement (nauplii, C1 et C2) de ces deux espèces colonisent uniquement la strate 0-10 m et sont en faible abondance.

Les facteurs influençant la ségrégation spatiale des organismes en période d'homogénéité thermique sont de nature abiotique (lumière et température) et biotique (localisation de la nourriture). La colonne d'eau est homogène bien que des variations thermiques quotidiennes apparaissent près de la surface; l'énergie solaire bien que faible à cette période, peut cependant réchauffer les couches de surface. La faible augmentation de ces deux paramètres abiotiques permet un accroissement de la photosynthèse du phytoplancton. De ce fait, *E. gracilis* se localise plus en surface afin de bénéficier de meilleures conditions environnementales pour le développement des différents stades.

Cette distribution des organismes en période d'homothermie résulte d'une adaptation aux conditions du milieu (peu de lumière, température faible et besoins en nourriture) et, à l'exception des juvéniles, cette répartition est différente de celle observée en période de stratification thermique par BALVAY (1996).

3.2 Campagne du 25.05.1999

La phase des eaux claires est caractérisée par la diminution du phytoplancton en surface due au broutage intensif par les daphnies herbivores. Ceci est confirmé par le profil très différent de la chlorophylle *a* les 10 et 25 mai (figure 2) et la forte augmentation de la transparence de l'eau (tableau 3). La température augmente de 8°C dans la strate 0-10 m et l'épilimnion s'individualise.

TABLEAU 3 – Transparence de l'eau les 26 avril, 10 et 25 mai 1999

Dates	Transparence de l'eau (m)
26.04.1999	2.7
10.05.1999	2.6
25.05.1999	9.3

Au cours de la phase des eaux claires, la colonne d'eau présente une stratification diurne instable révélée par la présence de petites thermoclines dans la strate 0-5 m. Cependant, il apparaît une nette ségrégation spatiale de l'ensemble des espèces : la couche de surface (0-10 m) est désertée par le zooplancton, résultant d'un phénomène d'évitement de la lumière. Les daphnies juvéniles et *E. gracilis* adultes sont dominants dans la couche 10-20 m et leur abondance diminue avec la profondeur. Les daphnies adultes sont surtout localisées dans la strate 30-40 m. Dans les couches profondes (30-75 m), les bosmines ainsi que tous les stades des cyclopoïdes et du calanoïde (sauf les adultes) sont abondants, leur densité augmentant jusqu'à 75 m (figure 2).

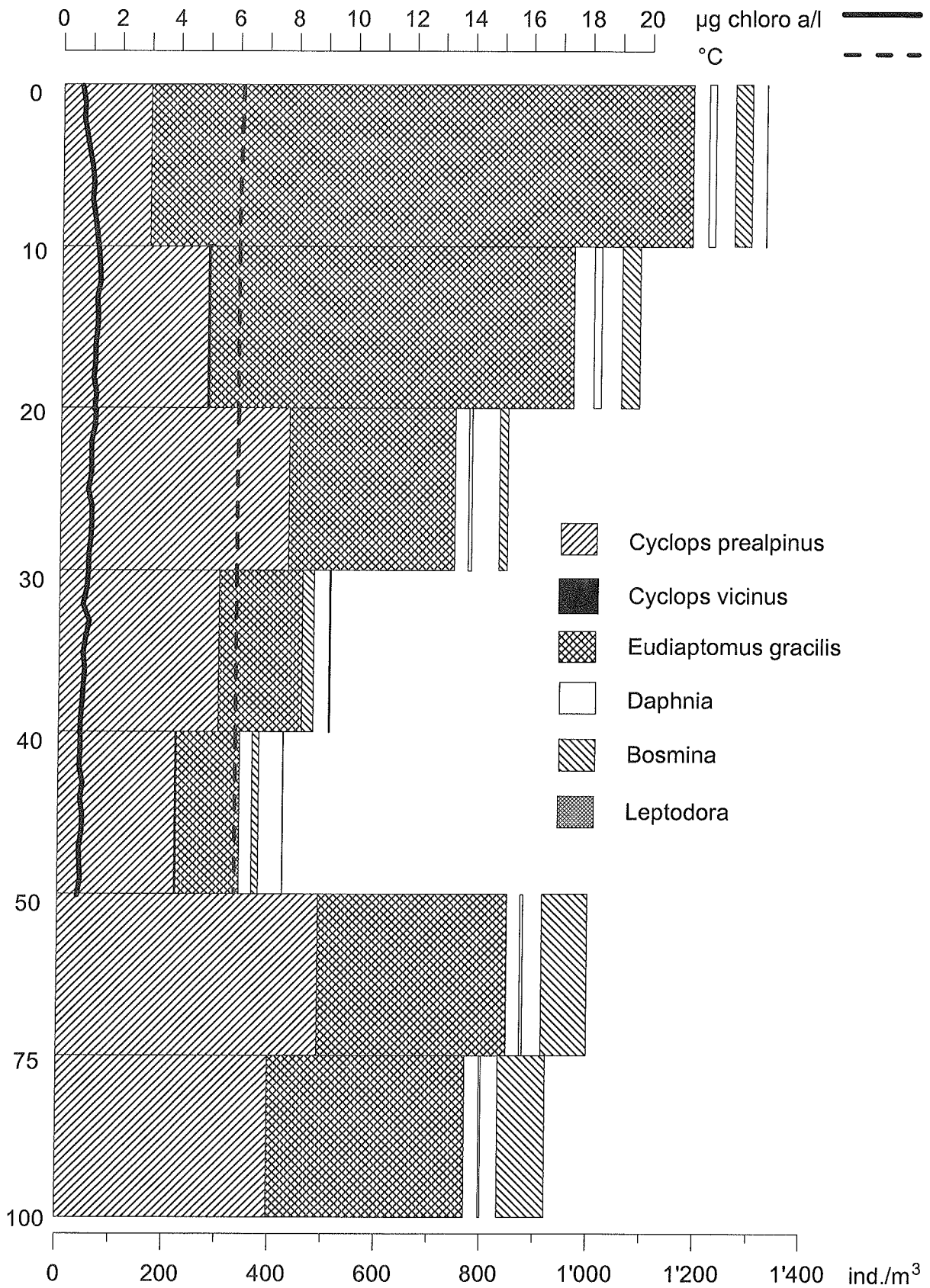


Figure 1 : Abondance des principales espèces en fonction de la profondeur et profils de la température et de la chlorophylle *a* le 01.03.1999

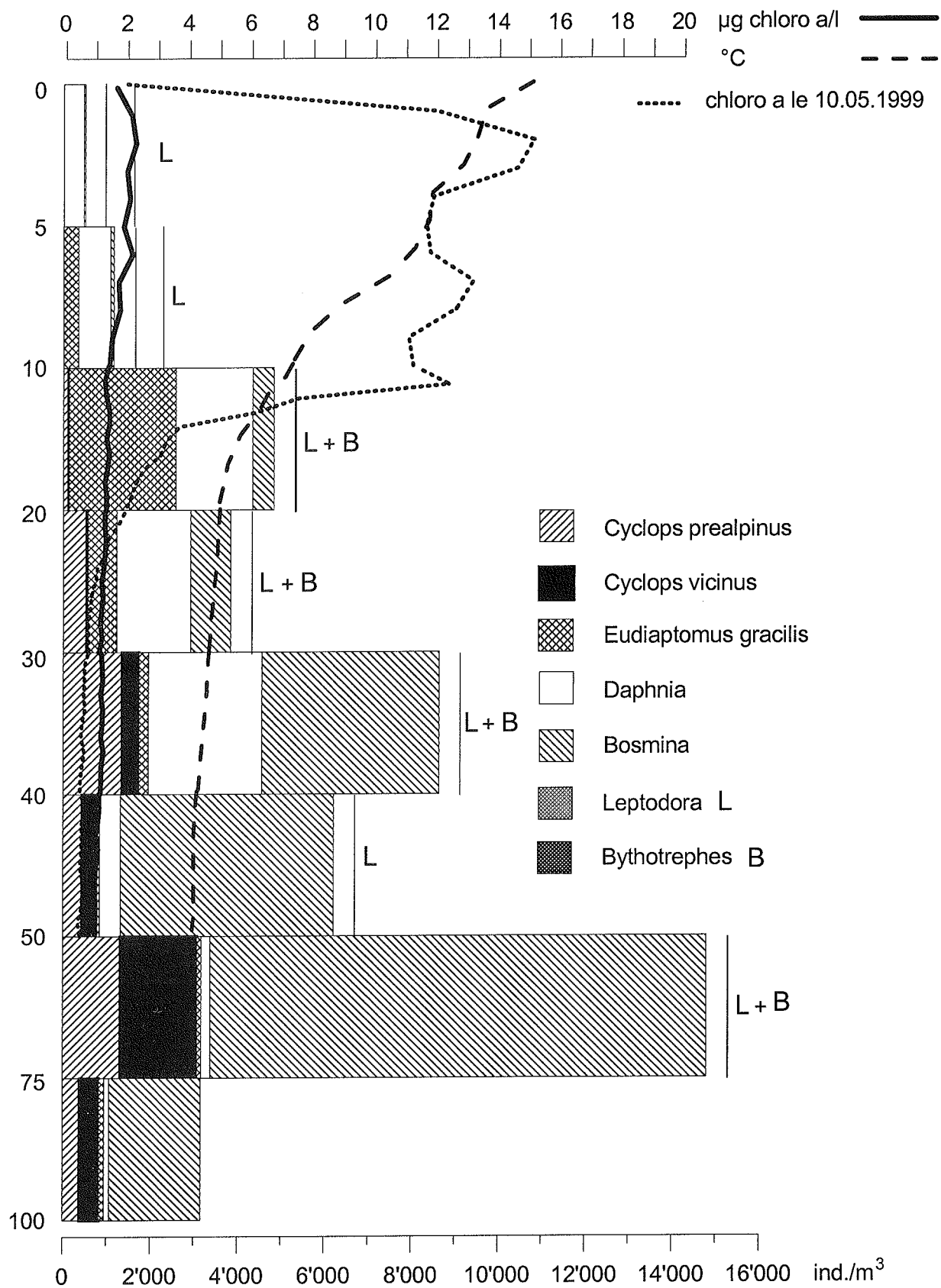


Figure 2 : Abondance des principales espèces en fonction de la profondeur et profils de la température et de la chlorophylle *a* le 25.05.1999. A titre indicatif, le profil de la chlorophylle *a* le 10.05.1999 a été également mentionné

Les daphnies adultes sont responsables de la phase des eaux claires, de même que *E. gracilis* dans une moindre mesure. L'éclaircissement des eaux indique que la consommation par ces espèces est supérieure à la production phytoplanctonique. Leur positionnement simultané dans la couche 10-20 m indique qu'il n'y a pas de compétition interspécifique (figure 2). En effet, les daphnies et le calanoïde sont des organismes "filtreurs" mais seules les daphnies filtrent le picoplancton alors qu'*E. gracilis* est surtout "raptateur". Par contre, il existe peut-être une compétition interspécifique ou un phénomène d'évitement entre les daphnies (*D. galeata*) dans la strate 10-20 m et *Bosmina* en profondeur. Cependant, ce dernier, détritivore, préfère les eaux froides d'où sa localisation dans l'hypolimnion (PONT, 1995).

Les deux cyclopoïdes, majoritairement représentés par des adultes carnivores, se retrouvent en profondeur; leur régime alimentaire ne nécessite pas un positionnement permanent dans les strates plus riches en phytoplancton.

Les facteurs biotiques jouent un rôle beaucoup plus important au cours de la phase des eaux claires qu'en période d'homogénéité thermique, notamment en fonction de la prédation et de la compétition interspécifique (plus grand nombre d'espèces présentes). La répartition des différentes espèces selon la profondeur représente, lors de ce prélèvement, un positionnement diurne "instantané" des organismes.

3.3 Campagne de 24 h : 30.06.1999 - 01.07.1999

Le Léman est stratifié thermiquement; la colonne d'eau présente trois couches distinctes : épilimnion d'une épaisseur de 10 m et hypolimnion, séparées par un métalimnion de 5 m d'épaisseur. La température passe de 18.5° - 20°C en surface (selon les séries) à 8°C à 20 m (figures 3a à 3i). La thermocline est nette entre 10 et 15 m au début de cette campagne mais s'érode progressivement avec l'augmentation du vent (tableau 2). La chlorophylle *a* présente un pic important au niveau du métalimnion, variant selon les heures entre 9 et 12 mg/m³ (figures 3a à 3i).

L'installation de ce gradient vertical, très marqué au niveau de la thermocline, influence la répartition verticale du zooplancton. La thermocline constitue un obstacle pour certains organismes et le maximum de biomasse zooplanctonique se situe souvent au-dessus ou au niveau de cette discontinuité thermique et densitaire.

Comportement global du zooplancton

On observe une désertification de la couche 0-10 m entre 15 h et 18 h (figures 3a, 3b) à l'exception de quelques *D. galeata* et *D. hyalina*. Le métalimnion est toujours densément peuplé par les cladocères herbivores (*Daphnia* spp.) alors que les cyclopoïdes et les bosmines se situent entre 30 et 75 m de profondeur.

Ce n'est qu'au crépuscule (20 h) que les espèces zooplanctoniques (sauf *Bosmina* spp.) entreprennent un mouvement ascendant et colonisent la partie inférieure de l'épilimnion (figure 3c).

A minuit, la majeure partie du zooplancton atteint la surface à l'exception toujours de *Bosmina* spp. en dessous de 30 m (figure 3d).

A 3 h, la colonisation est toujours maximale entre 0-20 m; les daphnies sont concentrées dans la strate 0-5 m alors que les cyclopoïdes et *E. gracilis* amorcent déjà un mouvement descendant pour coloniser respectivement les strates de 5-10 et 10-20 m (figure 3e). L'enfoncement se poursuit après l'aube avec une accumulation de *E. gracilis* principalement à la base du métalimnion alors que les cyclopoïdes ont dépassé la profondeur de 30 m (figure 3f).

Vers 9 h (figure 3g), on observe une nette ségrégation spatiale des organismes; les daphnies colonisent la couche de 0-10 m, *E. gracilis* celle de 20-30 m et les cyclopoïdes se localisent entre 30 et 75 m de profondeur. La même répartition est observable à 12 h (figure 3h); seul *E. gracilis* continue à descendre pour coloniser la strate de 30-40 m.

Au plus fort de l'énergie lumineuse incidente (figure 3i), on observe la même désertification de la surface (strate 0-5 m) que le jour précédent due à un enfoncement de *D. hyalina*. C'est toujours au niveau du métalimnion où l'abondance en chlorophylle *a* est optimale que se situe la densité maximale de zooplancton.

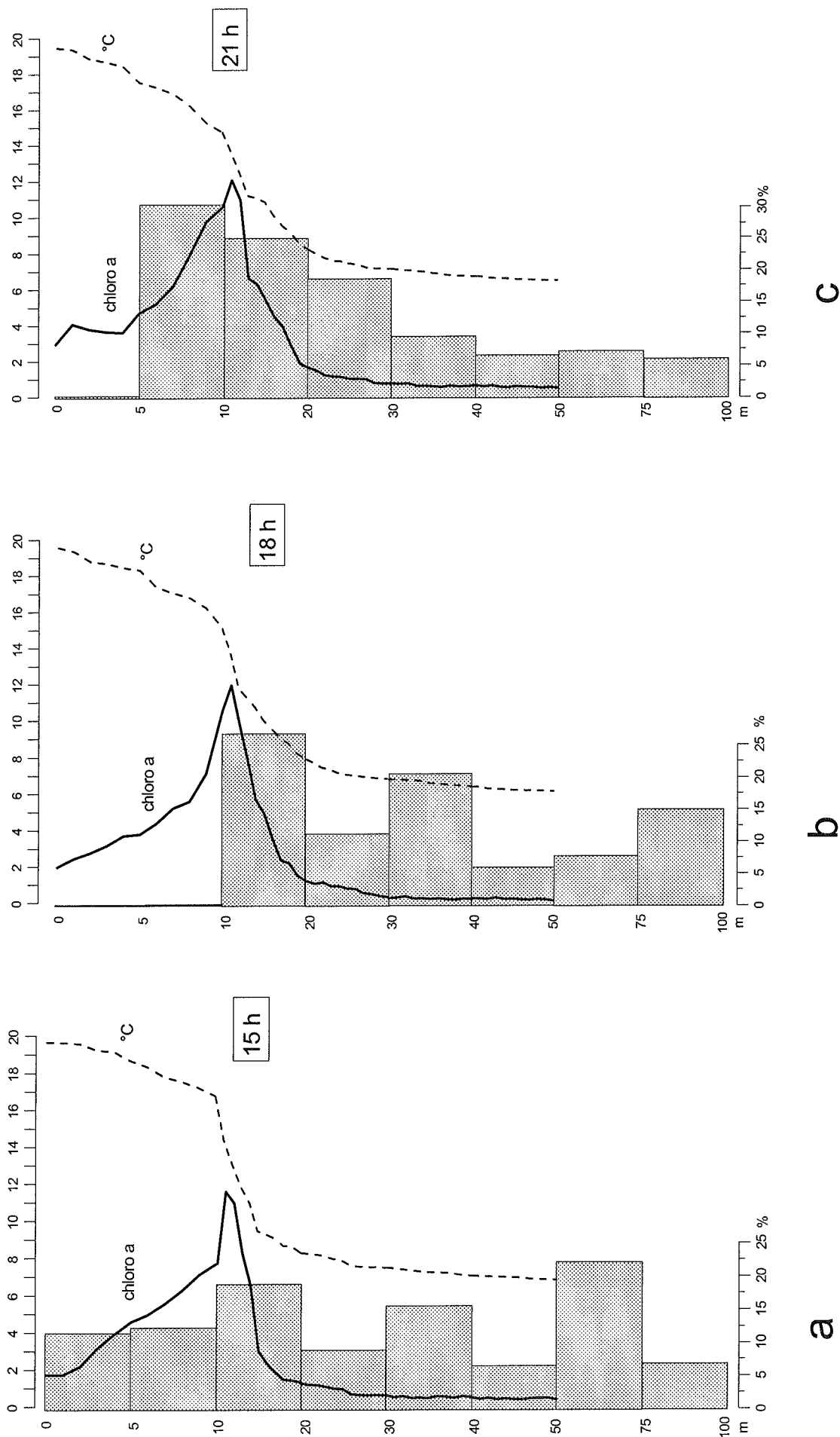
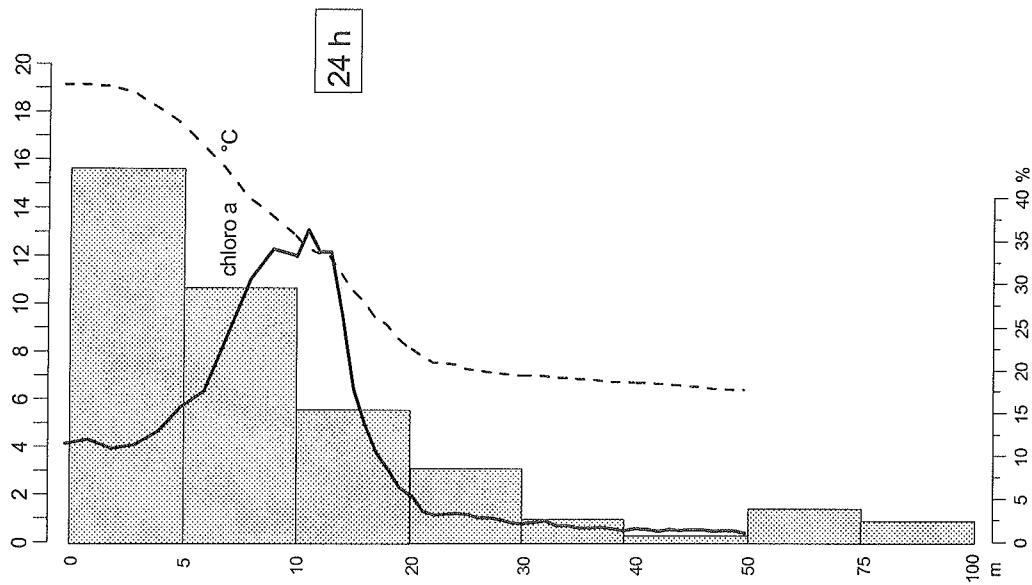
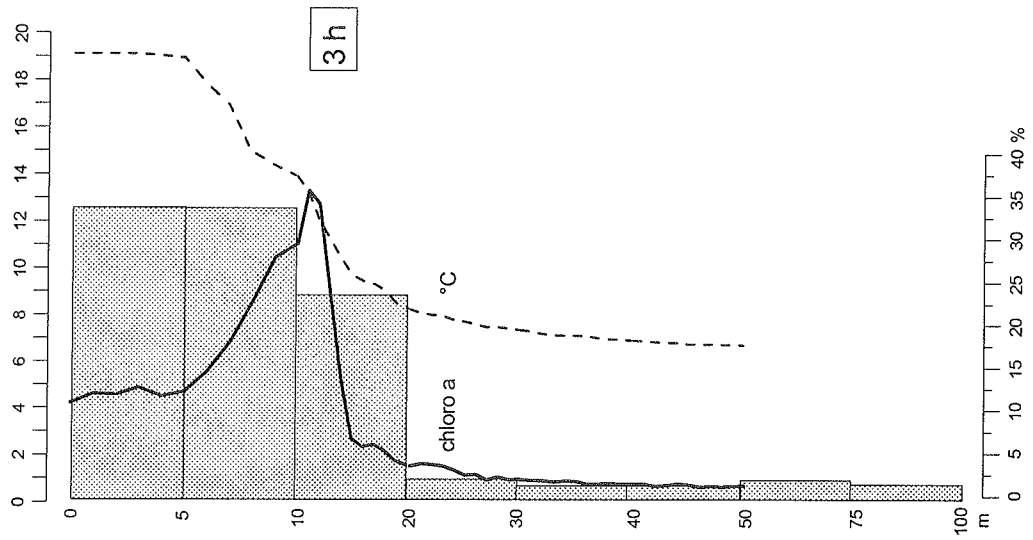


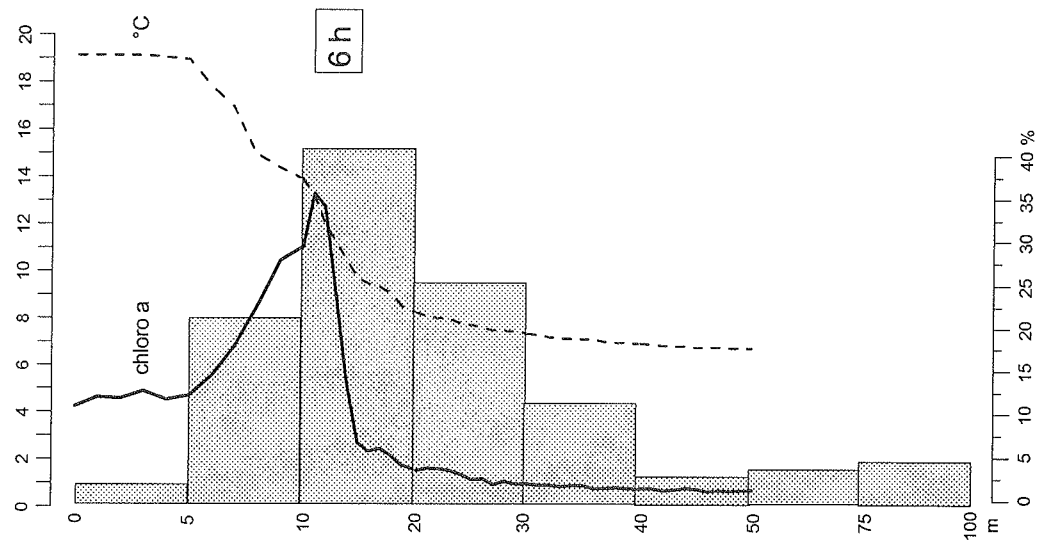
Figure 3 (a-b-c) : Abondance du zooplancton en fonction de la profondeur et profils de la température et de la chlorophylle a le 30.06.1999
 a : 14h55 à 15h24, b : 17h53 à 18h23, c : 20h49 à 21h13



d

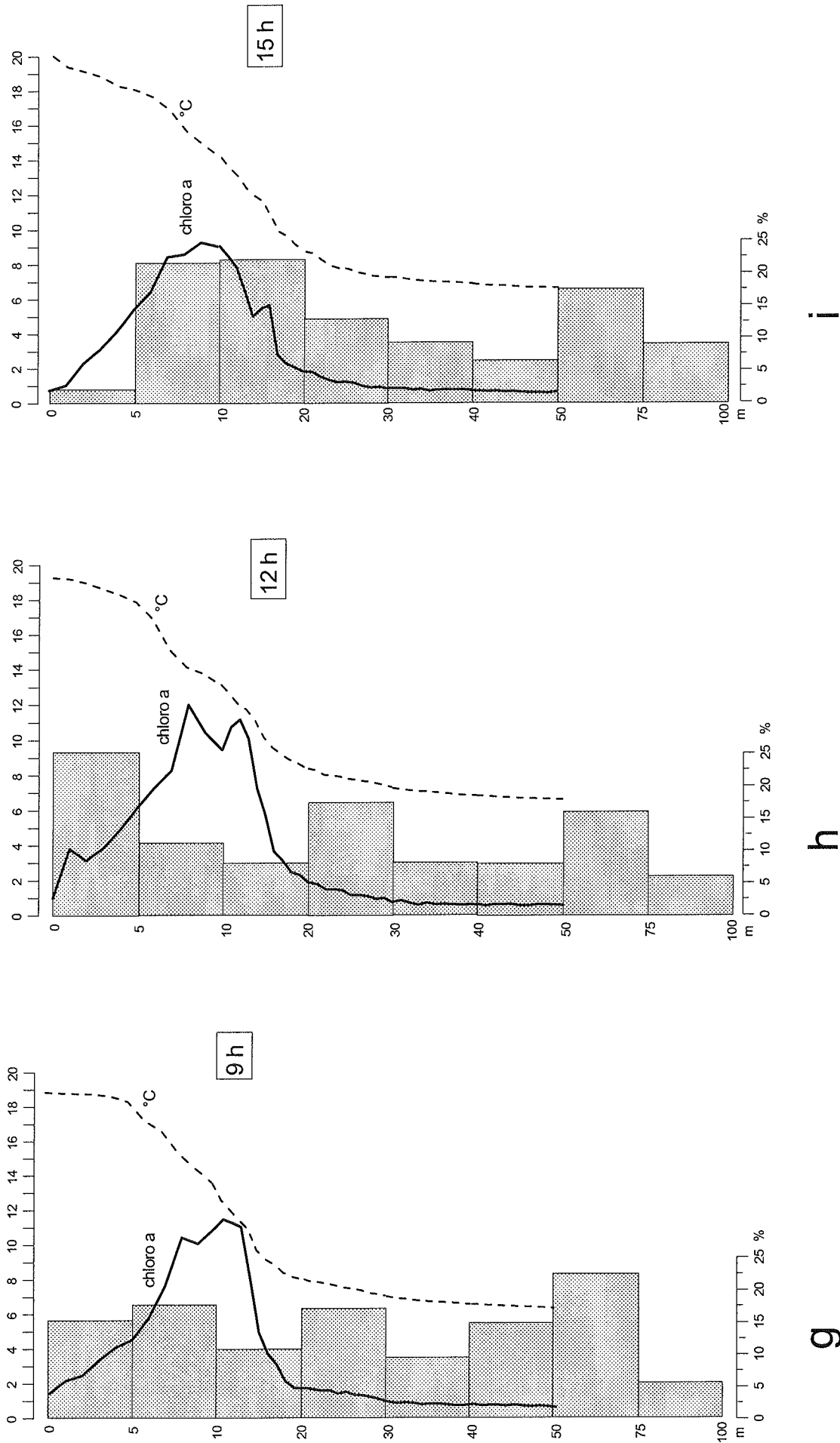


e



f

Figure 3 (d-e-f) : Abondance du zooplancton en fonction de la profondeur et profils de la température et de la chlorophylle a les 30.06.1999 et 01.07.1999
 d : 23h52 à 0h23, e : 3h12 à 3h41, f : 5h47 à 6h11



g

h

i

Figure 3 (g-h-i) : Abondance du zooplankton en fonction de la profondeur et profils de la température et de la chlorophylle a le 01.07.1999
 g : 8h53 à 9h14, hH : 11h45 à 12h05, i : 14h45 à 15h08

Comportement des principaux organismes

Daphnia

Les daphnies, représentées par *D. galeata* et *D. hyalina*, sont caractérisées par une abondance égale de stades juvéniles et adultes. *D. galeata* se localise principalement dans la strate 5-10 m; le centre de gravité de la population se situe en moyenne vers 7.5 m. Bien qu'elle ne semble pas migrer au cours du cycle nycthéral d'après GELLER (1986) (figure 4), elle entreprend cependant un léger mouvement ascendant durant la nuit pour venir coloniser la strate 0-5 m. L'amplitude de son déplacement quotidien est relativement faible (4 m).

D. hyalina est localisée au cours de la journée un peu plus en profondeur; la majorité de la population est située entre 7.5 et 20 m, mais répartie de façon presque homogène dans la colonne d'eau. Les individus de grande taille, plus soumis à la prédation, se positionnent plus en profondeur. Cette espèce migre au crépuscule vers la surface avec une vitesse de déplacement de 0.05 cm/s pour redescendre dans les couches inférieures à l'aube (figure 5). *D. hyalina* présente une amplitude de migration plus prononcée que *D. galeata*, espèce de petite taille, de l'ordre d'une quinzaine de mètres, valeur mentionnée par WRIGHT et al. (1980).

Eudiaptomus gracilis

E. gracilis représenté par des adultes et quelques copépodites se localise durant le jour en dessous du métalimnion (20-40 m) (figure 6). Ce calanoïde se concentre entre 20 et 30 m en fin d'après-midi et entreprend une migration verticale au crépuscule vers la strate 10-20 m pour atteindre la strate 0-10 m au milieu de la nuit; sa vitesse de déplacement est de 0.11 cm/s. Il entame une descente avant l'aube pour se repositionner dans la couche 20-40 m. Son amplitude de migration est de l'ordre d'une trentaine de mètres.

Cyclops prealpinus et *Cyclops vicinus*

C. prealpinus et *C. vicinus* (ce dernier peu abondant) majoritairement adultes se situent dans les strates hypolimniques tout au long de la journée pour migrer progressivement dès la fin de l'après-midi vers les couches supérieures (figures 7 et 8). Les copépodites C4, C5 et les adultes se positionnent en surface avec tous les autres crustacés pendant la période nocturne et redescendent avant l'aube vers les couches profondes. La distribution de ces deux cyclopoïdes dans la colonne d'eau est fonction de la pression de prédation plus importante en surface le jour que la nuit. De ce fait, ces deux espèces se localisent en profondeur le jour et migrent la nuit en surface pour s'alimenter avec une amplitude de migration d'une soixantaine de mètres, nettement supérieure à celle observée pour les autres espèces. *C. vicinus* migre en surface et redescend en profondeur beaucoup plus rapidement que *C. prealpinus*; les vitesses de déplacement pour ces deux espèces sont respectivement, pour l'ascension de 0.19 cm/s et 0.16 cm/s, pour la descente de 0.13 cm/s et 0.11 cm/s. Au cours du cycle nycthéral, les juvéniles séjournent dans les eaux superficielles chaudes et riches en nourriture (GERRISTEN, 1992).

Bosmina

B. mixta et *B. longispina*, peu nombreux, se localisent toujours dans les couches profondes de l'hypolimnion (figure 9) et ne migrent pas jusqu'en surface au crépuscule comme les autres espèces. Leur mouvement ascendant à la tombée du jour, plus tardif que chez les autres organismes, est limité à la partie supérieure de l'hypolimnion avec une vitesse de déplacement de 0.09 cm/s; elles entreprennent une descente dans les couches inférieures de celui-ci à l'aube. Les bosmines migrent au même titre que les autres espèces mais uniquement à l'intérieur de l'hypolimnion; leur amplitude de migration est de l'ordre d'une quarantaine de mètres.

Une ségrégation spatiale des organismes apparaît pendant la période diurne avec *D. galeata*, *E. gracilis* dans les couches de surface, au-dessus et au niveau de la thermocline. Les couches hypolimniques renferment les cyclopoïdes et les bosmines alors que *D. hyalina* se localise dans l'ensemble de la colonne d'eau. A l'exception de *D. galeata* et des bosmines, les espèces zooplanctoniques qui se concentrent la nuit en surface, descendent à l'aube dans les couches inférieures (*E. gracilis* et *D. hyalina*) ou dans l'hypolimnion (*C. prealpinus* et *C. vicinus*) où elles se localisent durant le jour, ne remontant en surface qu'au crépuscule pour redescendre à l'aube suivante.

L'ascension est un phénomène actif (nage) alors que la descente peut résulter d'un enfoncement passif des organismes dont la densité est légèrement supérieure à celle de l'eau, pouvant expliquer l'enfoncement plus lent que le mouvement ascendant chez les copépodes (*E. gracilis*, *C. prealpinus* et *C. vicinus*). Les vitesses moyennes de déplacement des espèces zooplanctoniques, sont comprises entre 0.02 et 1 cm/s (ANGELI et al., 1995; DUSSART et DEFAYE, 1995); les espèces lémaniques présentent lors de cette étude des vitesses de déplacement comprises dans cet intervalle. L'amplitude des migrations varie en fonction de la vitesse de nage des organismes, plus les organismes sont de petite taille, moins l'étendue de la migration est importante.

Les facteurs environnementaux évoluent dans le temps et dans l'espace en période de stratification thermique. Les organismes sont affectés et régulent leur distribution sur l'axe vertical en fonction de leurs exigences éco-physiologiques respectives :

- ▶ La lumière est un des facteurs influençant le plus la migration verticale du zooplancton lacustre. Son rôle semble fondé, en tant que signal déclenchant, orientant et/ou contrôlant la vitesse et l'amplitude des migrations verticales des cyclopoïdes, d'*E. gracilis* et *D. hyalina*. A l'aube, le signal déclenchant la migration vers le bas est l'augmentation du taux relatif d'intensité d'éclairement. L'orientation des organismes est contrôlée par la lumière selon que leur comportement répond à un enfoncement passif ou à une phototaxie négative. Au crépuscule, la migration est initiée par la diminution d'intensité lumineuse et l'ascension résulte de la réaction à la lumière et d'un accroissement d'activité. Celle-ci dépend aussi de la température qui agit ainsi en renforçant l'effet des variations d'intensité lumineuse mais qui peut aussi limiter l'amplitude des migrations. La lumière n'agit pas en tant que telle, mais ce sont les changements d'intensité, donc la succession jour-nuit qui importe. Le rôle de la lumière est complexe et son influence est encore débattue (SWIFT et FORWARD, 1988; WAGNER-DOBLER, 1988; HANEY et al., 1990).
- ▶ La température est un facteur primordial influençant la répartition et la migration verticale du zooplancton. En effet, la relation entre la migration verticale et la stratification thermique montre que les crustacés suivent les mouvements verticaux des isothermes et en particulier de la thermocline (GELLER, 1986). Le positionnement des animaux est fonction de leur préférence thermique. Le milieu lacustre n'est pas figé, de fortes et soudaines variations de température déclenchent des mouvements verticaux chez le zooplancton qui régulent sa distribution en fonction de ses exigences thermiques (GERRISTEN, 1992). Ainsi *E. gracilis* et les cyclopoïdes juvéniles se localisent toujours dans les eaux de surface chaudes au contraire, *C. prealpinus*, espèce sténotherme d'eau froide, se situe dans les couches profondes de l'hypolimnion.
- ▶ D'autres facteurs abiotiques interviennent dans une moindre mesure comme l'oxygène dissous envers lequel les exigences des espèces sont variables et le pH avec cependant peu d'informations disponibles sur son influence qui semble peu conséquente.

Parallèlement à ces facteurs abiotiques, les facteurs biotiques influencent considérablement la ségrégation spatiale et la migration verticale des espèces zooplanctoniques :

- ▶ La distribution de la nourriture joue un rôle majeur. Dès les mois d'avril et mai apparaît dans la zone trophogène une explosion phytoplanctonique due au réchauffement des eaux de surface et à l'augmentation de l'énergie lumineuse incidente dans une zone riche en nutriments (NO_3^- et PO_4^{3-}). Ce développement se poursuit tout l'été en s'atténuant au fur et à mesure de l'avancée de la saison. Durant cette période, les organismes vont se positionner aux profondeurs où leurs exigences physiologiques seront respectées et où le phytoplancton, à la base de leur nourriture, sera en abondance. Le positionnement de ces deux maillons de la chaîne alimentaire a été mis en évidence chez les crustacés (GEORGE, 1983). Cet auteur pense que la migration est la plus probable quand la nourriture est quantitativement limitée, la migration nyctémérale n'étant qu'un mécanisme d'évitement de la famine.
- ▶ La compétition intra- et interspécifique est un facteur permettant de comprendre le positionnement et le déplacement du zooplancton. En présentant des modalités de migration propres (amplitude de migration et distribution verticale), les espèces peuvent éviter la compétition directe et coexister ce qui pourrait indiquer que chacune réagit à la présence de l'autre (BORHER, 1980). La répartition des daphnies dans les couches de surface et des bosmines en profondeur dans le Léman résulte peut-être d'un tel phénomène de compétition interspécifique ou d'évitement.
- ▶ La pression de prédation par les poissons planctonophages chassant à vue serait la conséquence, pour de nombreux auteurs, de la distribution et de la migration verticale des entomostracés (LAMPERT, 1992; DINI et CARPENTER, 1992). La distribution type d'une population zooplanctonique, notamment de *C. prealpinus*, *C. vicinus* et de *D. hyalina*, est de passer les heures diurnes en profondeur et de monter en surface la nuit les individus migrants peuvent sans risque exploiter les ressources épilimniques dès la tombée de la nuit et éviter la prédation le jour. Bien qu'étant d'une importance primordiale dans l'influence de la migration verticale, la pression de prédation n'est pas en mesure d'expliquer totalement pourquoi ce phénomène est si largement répandu, ni pourquoi *D. galeata* migre faiblement face à un niveau de prédation élevé au cours de la journée. Cependant, *D. galeata*, espèce de petite taille, a une fécondité importante qui est peut-être supérieure à la prédation qu'elle subit. De plus, ses besoins en nourriture sont inversement proportionnels à sa taille (VIJVERBERG, 1980). Ces deux raisons peuvent expliquer sa localisation en surface le jour.
- ▶ La composante génétique dans la population naturelle des daphnies influence la migration verticale qui dépend de leur structure génotypique selon WEIDER (1984). Ainsi, le potentiel du comportement migratoire résiderait dans le génome et les daphnies ne présentant pas le génotype "migration" ne migreraient sous aucune circonstance (DINI et CARPENTER, 1992). Ces différences génotypiques permettent donc aux espèces qui les présentent de réagir et de se maintenir face aux perturbations et aux changements de pression de sélection. *D. galeata* pourrait, en plus de sa fécondité importante et de sa petite taille, ne pas présenter ce génotype étant donné qu'elle ne migre pas à l'inverse de *D. hyalina*.

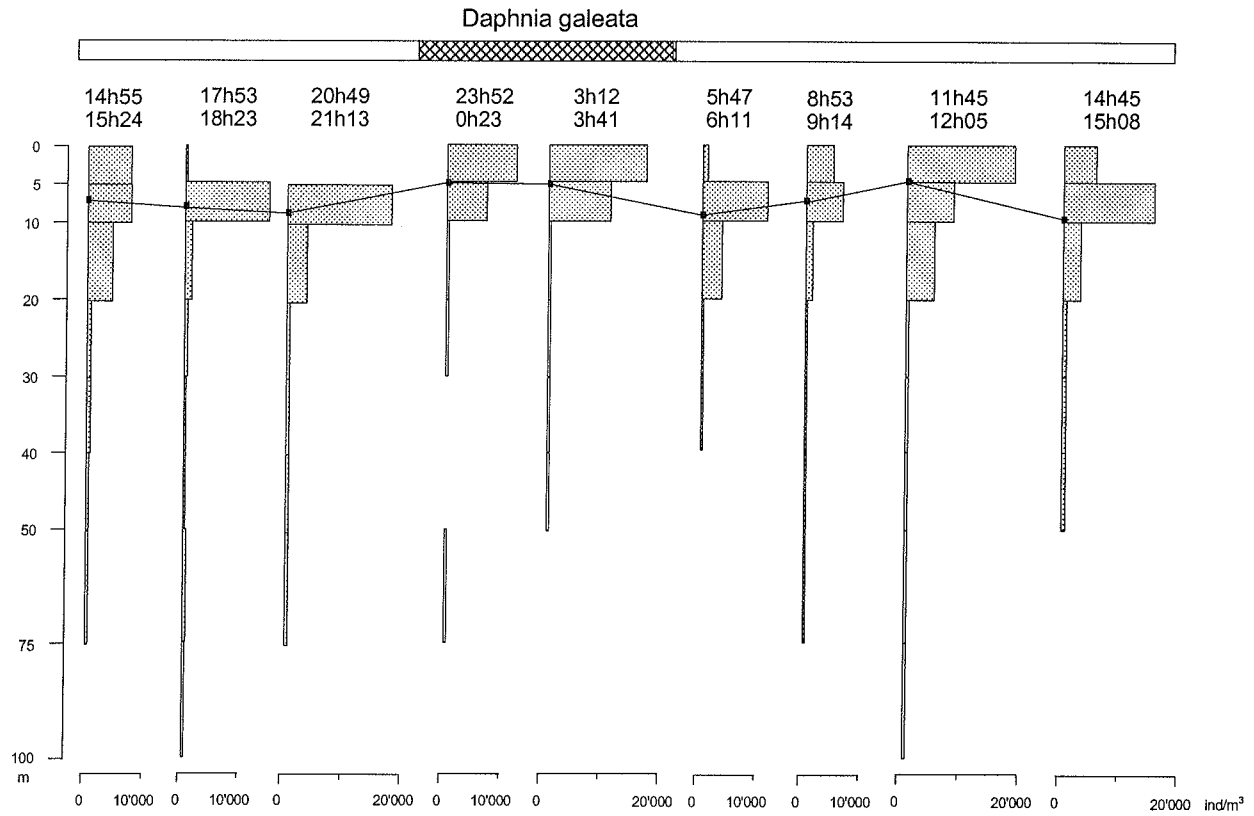


Figure 4 : Abondance de *Daphnia galeata* (ind/m³) en fonction de la profondeur au cours du cycle nyctéméral les 30.06.1999 et 01.07.1999

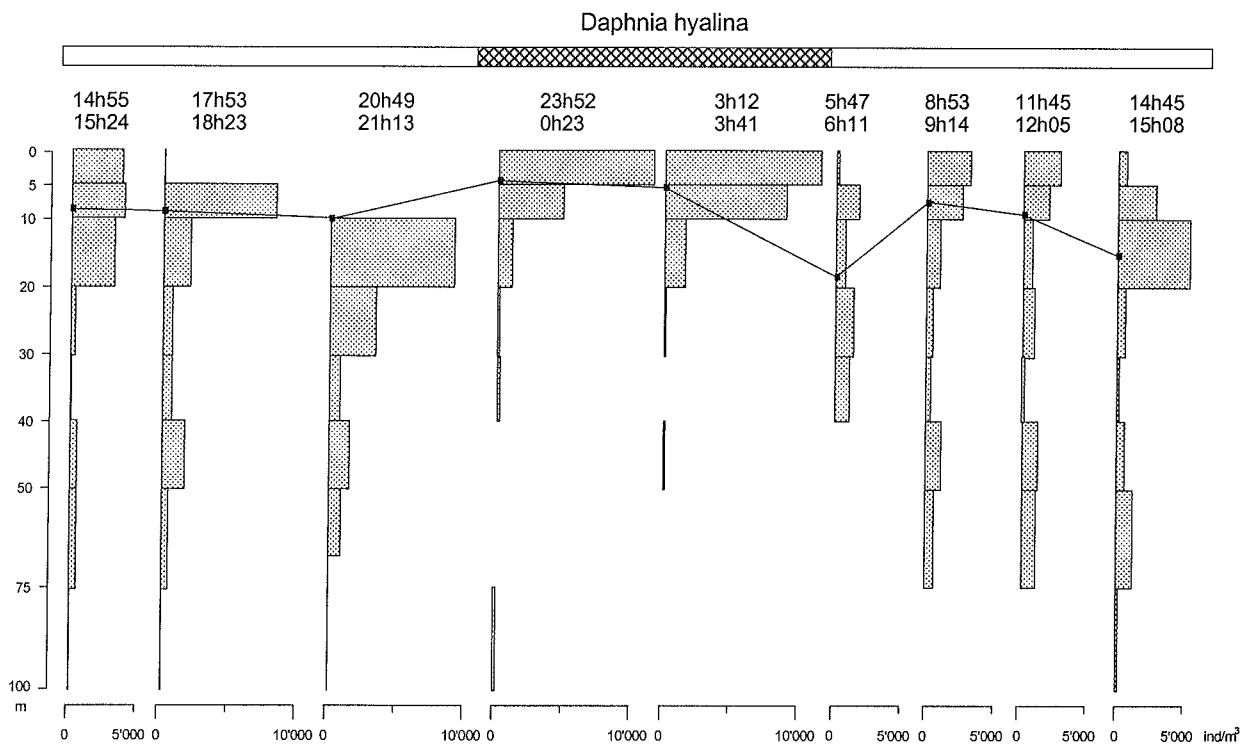


Figure 5 : Abondance de *Daphnia hyalina* (ind/m³) en fonction de la profondeur au cours du cycle nyctéméral les 30.06.1999 et 01.07.1999

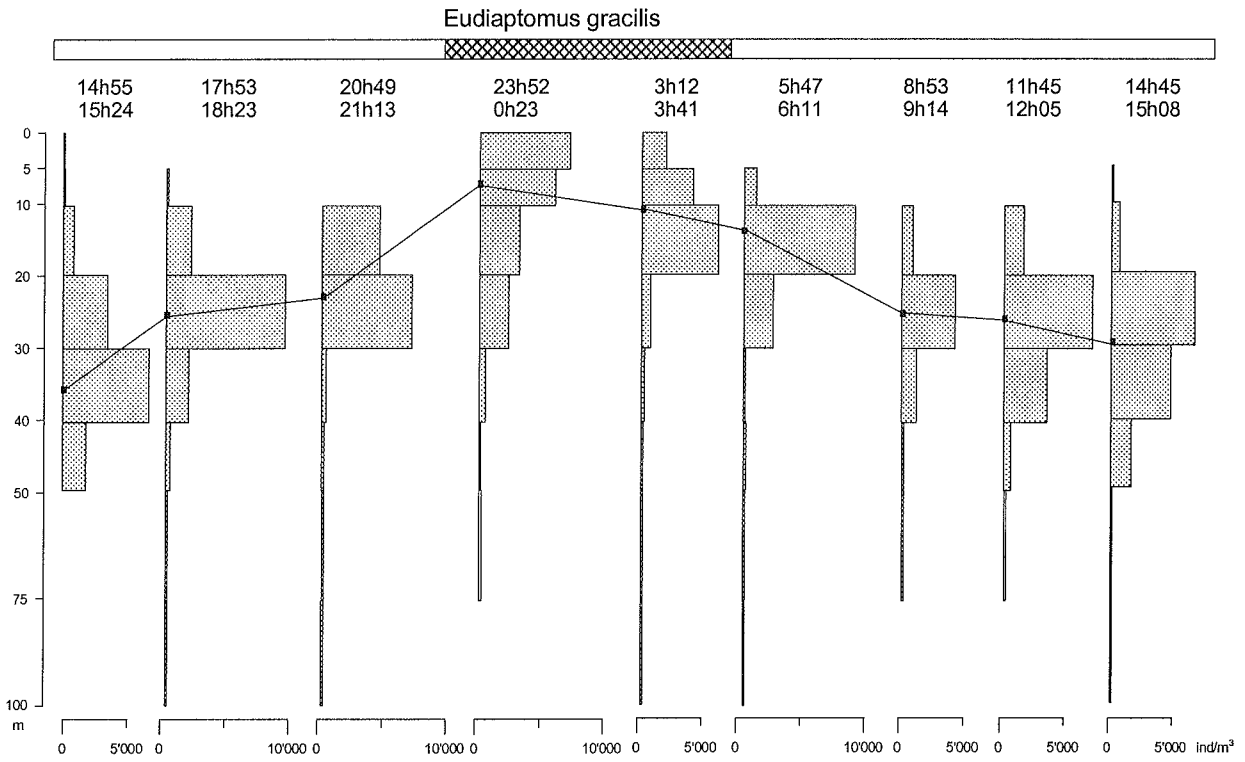


Figure 6 : Abondance d'*Eudiaptomus gracilis* (ind/m³) en fonction de la profondeur au cours du cycle nyctéméral les 30.06.1999 et 01.07.1999

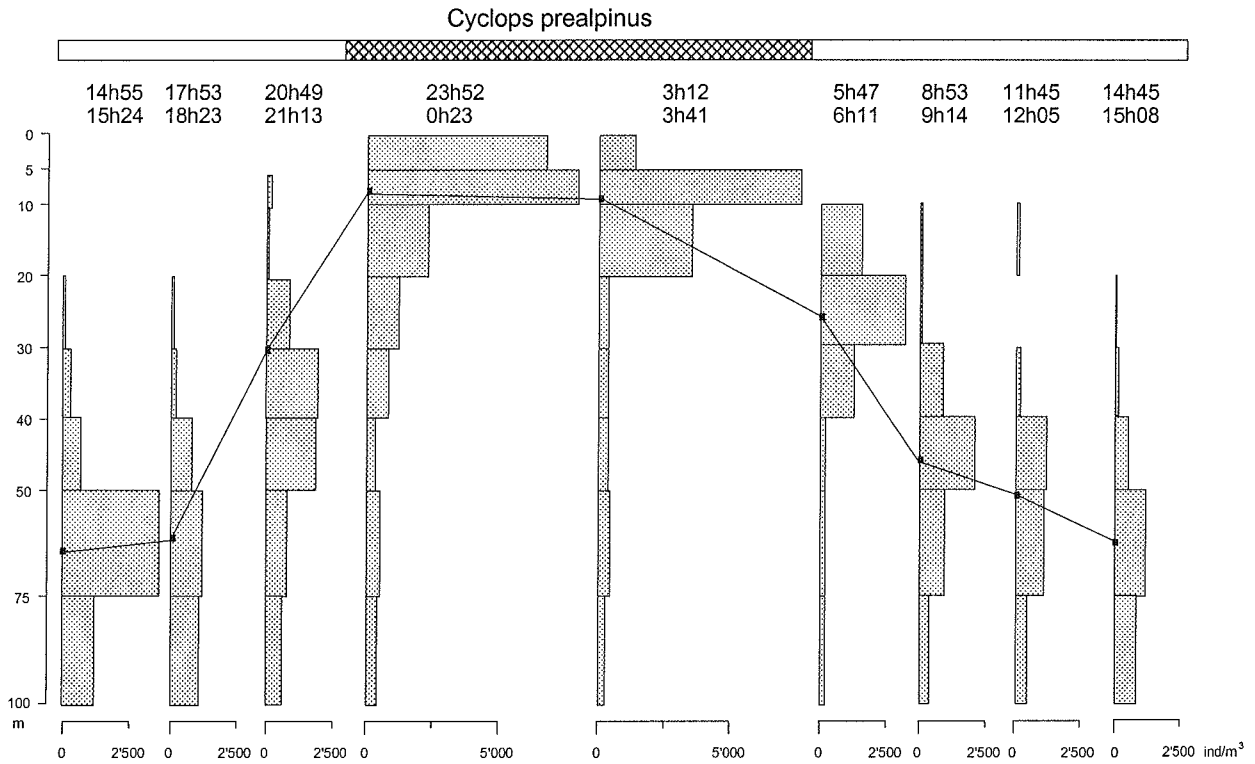


Figure 7 : Abondance de *Cyclops prealpinus* (ind/m³) en fonction de la profondeur au cours du cycle nyctéméral les 30.06.1999 et 01.07.1999

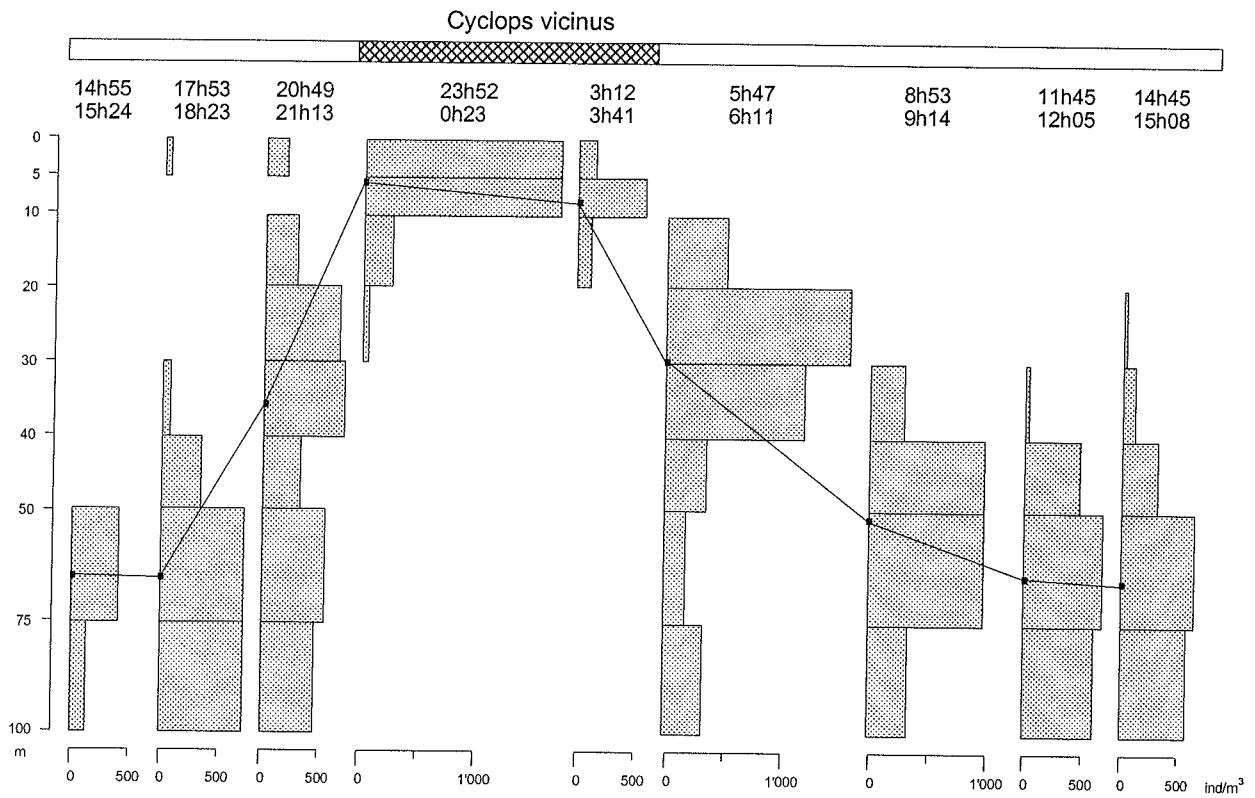


Figure 8 : Abondance de *Cyclops vicinus* (ind/m³) en fonction de la profondeur au cours du cycle nyctéméral les 30.06.1999 et 01.07.1999

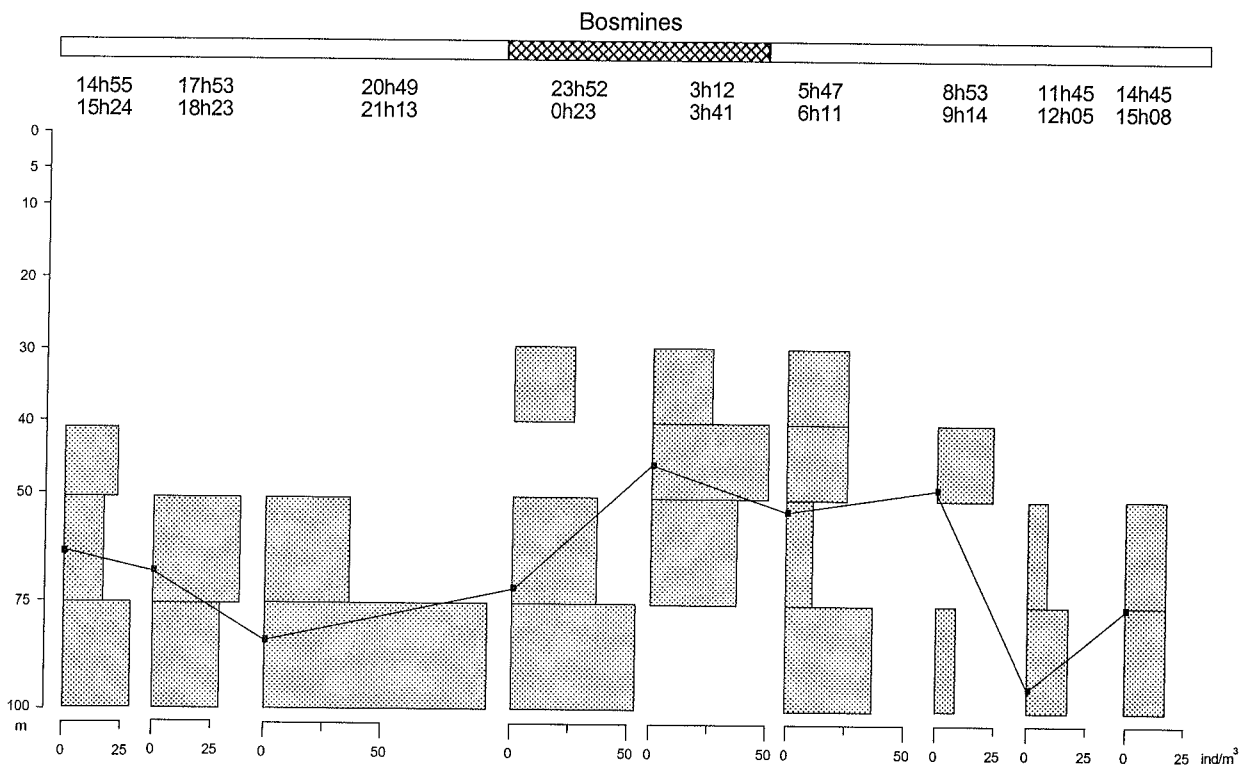


Figure 9 : Abondance des Bosmines (ind/m³) en fonction de la profondeur au cours du cycle nyctéméral les 30.06.1999 et 01.07.1999

4. INFLUENCE DE L'ÉCLIPSE SOLAIRE DU 11 AOÛT SUR LA MIGRATION DE QUELQUES CRUSTACÉS PLANCTONIQUES

4.1 Matériel et méthodes

Les échantillonnages ont eu lieu le 11 août 1999, lors de l'éclipse partielle sur le Léman, à la station SHL1 à 3 km des rives de Thonon-les-Bains (MONOD, 1984). Quatre séries de prélèvements ont été réalisées en fonction des caractéristiques locales de ce phénomène : une après le début, deux séries au maximum et enfin la dernière avant la fin de l'éclipse (GIROUD et BALVAY, 1999).

Le zooplancton est récolté lors de traits verticaux ascendants échantillonnant des strates de 5 ou 10 m de hauteur jusqu'à 50 m de profondeur. Le zooplancton crustacéen colonise également le Léman en dessous de 50 m, les organismes migrant entre cette zone profonde et la couche 0-50 m (GIROUD, 1999). Cependant, il a été choisi volontairement de n'échantillonner que jusqu'à 50 m afin d'adapter la durée des prélèvements aux caractéristiques locales de l'éclipse (GIROUD et BALVAY, 1999).

Les procédures de comptage et la répartition par classe de taille sont effectuées selon les méthodes précédemment décrites (BALVAY, 1999).

L'énergie lumineuse incidente et la température de l'air ont été enregistrées par la station météorologique de l'INRA à Thonon-les-Bains. Les valeurs de l'énergie lumineuse concernent le cumul durant l'heure précédente alors que la température est relevée à chaque heure (GIROUD et BALVAY, 1999).

Les données recueillies lors de l'éclipse du 11 août ont été comparées à celles obtenues lors de la campagne de 24 h des 30 juin et 1er juillet 1999, et en particulier aux séries effectuées durant la période diurne (de 9 h à 15 h) lorsque les organismes ne présentent pas de déplacement ascendant.

4.2 Résultats

Au cours de la campagne du 1er juillet, *E. gracilis*, *C. prealpinus* et *D. hyalina* occupent des strates différentes de la colonne d'eau et ne présentent pas de mouvement vertical au cours de la période diurne concernée, alors que la ségrégation spatiale de ces espèces durant l'éclipse n'est pas comparable à celle observée au cours du nyctémère.

Les résultats obtenus lors de l'éclipse présentent une nette ségrégation spatiale des organismes au début de ce phénomène avec les juvéniles (nauplii, copépodites C1 et C2) d'*E. gracilis* et de *C. prealpinus* dans la couche de surface (0-20 m), au-dessus et au niveau de la thermocline. Les copépodites C3, C4, C5 et les adultes d'*E. gracilis* et de *C. prealpinus* se localisent dans la couche 20-50 m alors que *D. hyalina* colonise l'ensemble de la colonne d'eau étudiée.

Cyclops prealpinus

Lors de la campagne du nyctémère (figure 7), les copépodites C3 à C5 et les adultes de *C. prealpinus* sont localisés principalement dans la zone profonde (40-50 m) où ils demeurent durant le jour, les couches supérieures (0-20 m) étant colonisées par quelques juvéniles (nauplii, C1 et C2).

La première série de la campagne de l'éclipse (figure 10), effectuée alors que le disque solaire commençait à être masqué par la lune, montre une colonisation de la couche 10-30 m par les copépodites C3 à C5 et les adultes, la strate 40-50 m étant toujours densément peuplée. Au moment de l'extinction maximale, *C. prealpinus* s'étale dans la colonne d'eau 10-40 m et gagne même les deux strates superficielles. Après la phase d'obscurcissement, *C. prealpinus* réagit à l'augmentation de l'intensité lumineuse, déserte les strates de surface et redescend dans les couches profondes.

Daphnia hyalina

D. Hyalina, lors du cycle nyctéméral, colonise toute la colonne d'eau, les juvéniles se localisant surtout dans la couche 0-5 m alors que les individus de grande taille occupent l'ensemble de la colonne d'eau. Les adultes localisés dans les couches supérieures descendent en profondeur au moment du midi solaire (14 h 45-15 h 08) afin d'échapper à la prédation par les poissons chassant à vue et à la forte intensité lumineuse (figure 5).

Lors de l'éclipse solaire, les adultes de *D. hyalina* présentent un mouvement ascendant vers la strate 10-20 m, avant de se répartir de façon plus homogène dans les couches profondes à la fin de l'éclipse les juvéniles étant peu abondants à cette période de l'année (figure 11).

Eudiaptomus gracilis

Le 1er juillet, les copépodites C3 à C5 et les adultes d'*E. gracilis* occupent une position intermédiaire entre *D. hyalina* dans les couches de surface et *C. prealpinus* dans les couches profondes, colonisant principalement la strate 20-30 m (figure 6).

Juste après le maximum de l'éclipse, les copépodites C3 à C5 et les adultes d'*E. gracilis* présentent une abondance accrue dans la strate 10-20 m que cette espèce abandonne progressivement pour regagner la strate 20-30 m où elle semble trouver des conditions de milieu optimales (figure 12).

La répartition des individus par classe de taille de *C. prealpinus*, de *D. hyalina* et d'*E. gracilis* en fonction de la profondeur permet de confirmer les migrations ascendantes des copépodites C3 à C5 et des adultes de ces espèces lors de l'éclipse solaire. En effet, on remarque que la classe 0.25-0.5 mm, constituée par les juvéniles peu abondants (nauplii, C1 et C2) de *C. prealpinus* et d'*E. gracilis* ne migre pas lors de ce phénomène en restant localisée dans la couche 10-30 m de profondeur (figure 13a). La classe 0.5-1 mm (copépodites C3 à C5 de *C. prealpinus*, d'*E. gracilis* et juvéniles de *D. hyalina*) et la classe 1-2 mm (adultes de ces trois espèces) présentent des variations d'abondance au cours de l'éclipse. Au début de cette dernière, la classe 0.5-1 mm est localisée dans la couche 10-30 m alors que celle de 1-2 mm se répartit plus en profondeur de 20 à 50 m. Au moment de l'extinction maximale, ces deux classes présentent une abondance accrue dans la couche 10-30 m et plus particulièrement la strate 10-20 m et la strate 20-30 m respectivement pour la classe 0.5-1 mm et 1-2 mm (figures 13b, 13c). A la fin de l'éclipse, la ségrégation spatiale des classes est identique à celle observée au début du phénomène (figures 13b, 13c).

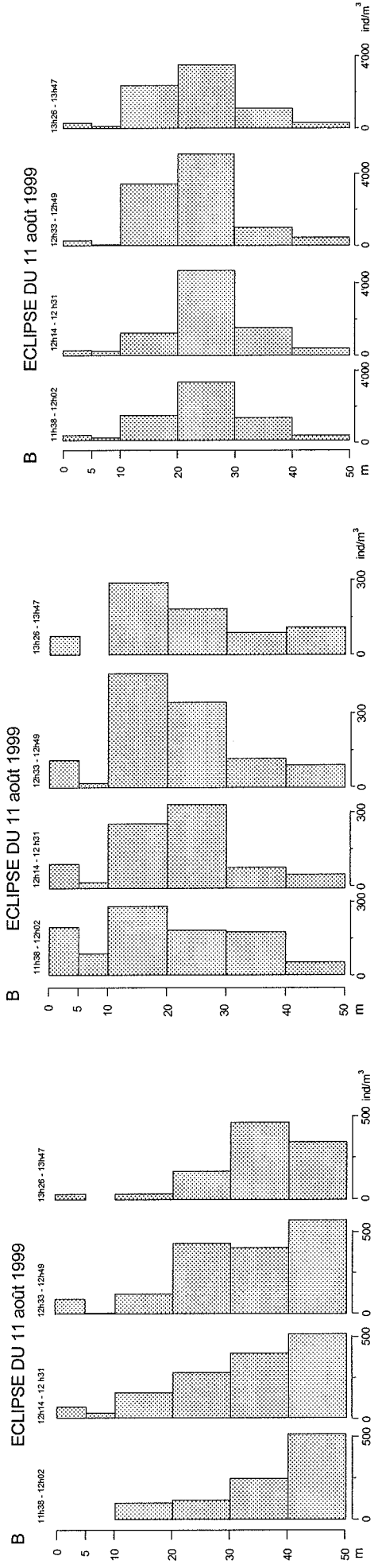
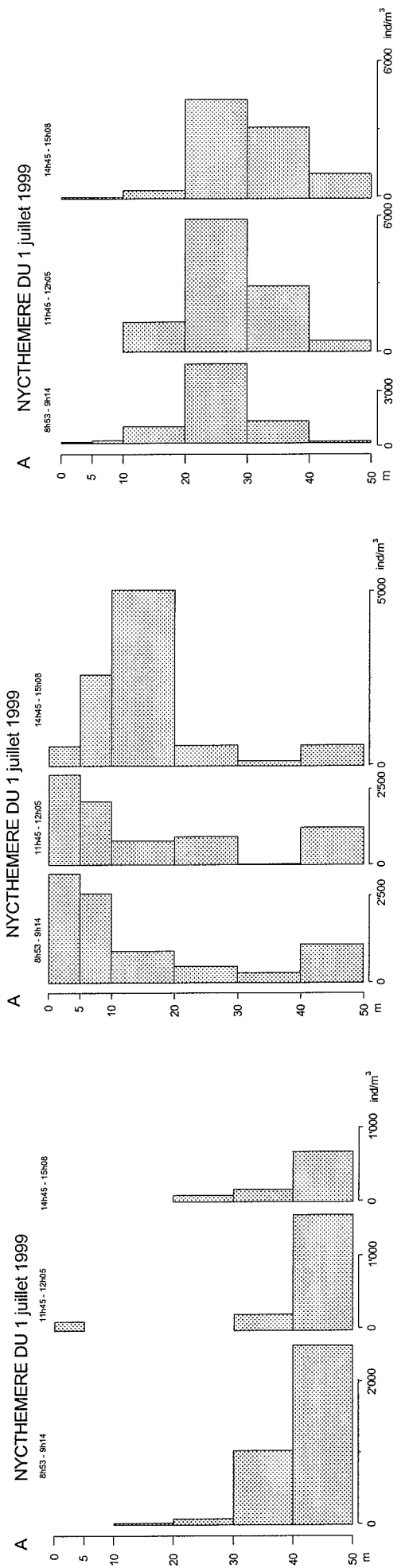


Figure 10

Figure 11

Figure 12

Figures 10 - 11 - 12 : Abondance de *Cyclops prealpinus* (figure 10), de *Daphnia hyalina* (figure 11) et d'*Eudiaptomus gracilis* (figure 12) en fonction de la profondeur lors du nycthemère du 1 juillet 1999 (A) et de l'éclipse du 11 août 1999 (B).

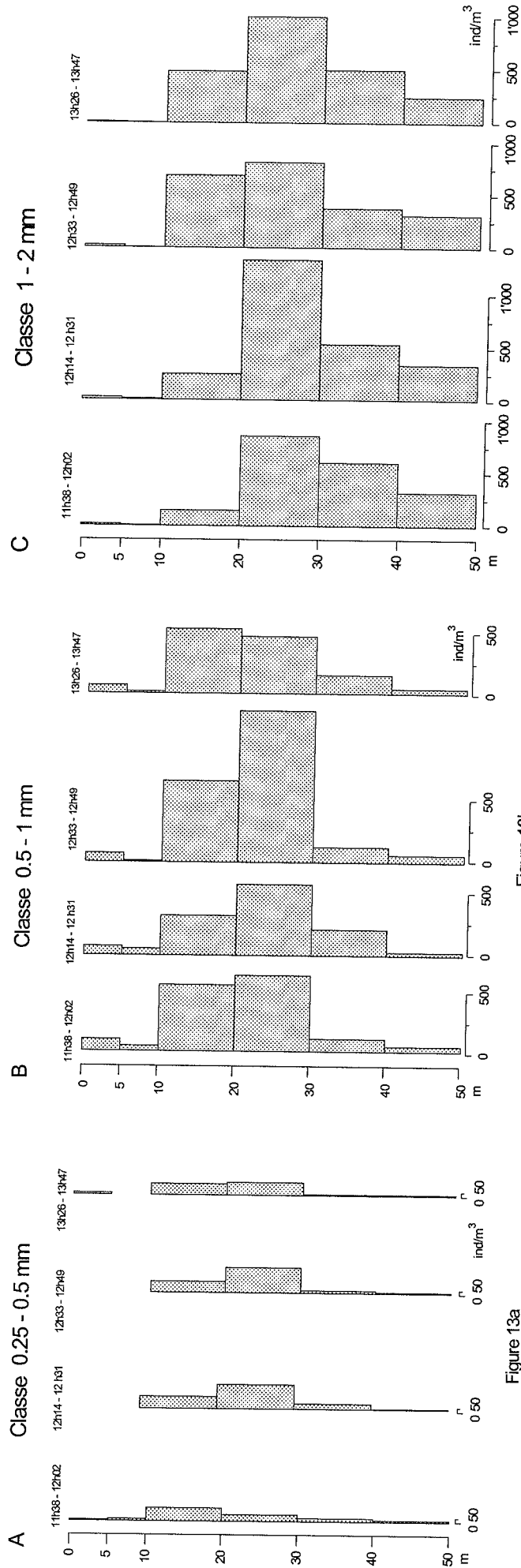


Figure 13c

Figure 13b

Figure 13a

Figures 13a - 13b - 13c : Variations de la classe de taille 0.25-0.5 mm (A), de la classe 0.5-1 mm (B) et de la classe 1-2 mm (C) en fonction de la profondeur au début, au maximum et à la fin de l'éclipse (11 août 1999)

5. CONCLUSIONS

De nombreuses espèces zooplanctoniques effectuent des migrations verticales circadiennes conduisant à un évitement diurne de l'épilimnion et à une concentration nocturne près de la surface. Parmi les diverses hypothèses avancées sur le déterminisme des migrations nyctémérales, l'une repose sur le concept d'évitement de la prédation. Cette réponse génotypique, nécessitant un certain délai, semble intégrer des mécanismes plus rapides (message chimique émis par le prédateur).

La lumière est également un facteur primordial influençant la répartition spatiale du zooplancton crustacéen dans le Léman en période de stratification thermique. Elle agit par de nombreuses modalités sur la direction et la vitesse de déplacement du zooplancton et joue un rôle complexe mais majeur dans ce phénomène. La baisse de l'intensité lumineuse lors de l'éclipse solaire a engendré un début de migration verticale chez *C. prealpinus* et *D. hyalina* qui amorcent un mouvement ascendant au début de l'éclipse qui se poursuit jusqu'au maximum de cette dernière puis redescendent en profondeur avant la fin du phénomène. Ceci confirme le rôle primordial des variations d'intensité lumineuse dans le déclenchement de ces migrations car le phénomène de l'éclipse, bien que très court dans le temps, crée les mêmes conditions lumineuses que celles de l'alternance jour/nuit. Le mouvement ascendant de ces deux espèces est inhabituel étant donné les caractéristiques locales de cette éclipse partielle (taux d'extinction et durée). Par rapport aux observations du 1er juillet, on peut supposer que ces deux espèces sont capables de détecter de faibles variations d'intensité lumineuse et de réagir face à ces changements minimes comme dans le cas de notre étude (RINGELBERG, 1987). Par contre, *E. gracilis* présente une faible migration ascendante lors du maximum de l'éclipse; les adultes amorçant une remontée plus lente et plus limitée que pour *C. prealpinus* et *D. hyalina*. Cette espèce pourrait réagir aux changements de lumière à partir d'un seuil plus élevé de variations lumineuses.

Il faut rester prudent dans l'interprétation des résultats de la campagne du 11 août lors de l'éclipse solaire. En effet, cette dernière n'a été que partielle sur le Léman et bien qu'elle ait créé, dans une moindre mesure, des conditions lumineuses proches de celles d'un cycle nyctéméral, ce phénomène a été très court dans le temps et en intensité. Lors de cette éclipse, la lumière a influencé le mouvement ascendant de *C. prealpinus* et *D. hyalina* et dans une moindre mesure celui d'*E. gracilis* mais d'autres facteurs abiotiques et biotiques ont pu intervenir dans la ségrégation spatiale et la migration verticale de ces espèces. Malgré ces incertitudes, on peut admettre l'hypothèse que les changements d'intensité lumineuse lors de cette éclipse ont provoqué un début de migration ascendante de la part de ces espèces. Cette réponse comportementale aux variations de la lumière est en accord avec les résultats de GIROUD (1999). L'influence de la lumière dans le déclenchement de la migration verticale du zooplancton aurait été probablement plus importante si l'éclipse avait été totale.

La communauté zooplanctonique présente des modalités d'agrégation hiérarchisées. Cette hétérogénéité des distributions et le comportement migratoire, observables sur un vaste continuum d'échelles tant spatiales que temporelles, sont le produit d'interactions entre de nombreux processus physiques et biologiques dont la nature et l'importance dépendent des échelles considérées et de l'écosystème.

Ces interactions s'effectuent entre les facteurs abiotiques ou biotiques d'autres combinaisons existent comme celles entre facteurs abiotiques et biotiques. Ces interactions agissent à différents niveaux, sur le phénomène lui-même par rapport à son amplitude ou à son déclenchement. Les facteurs endogènes contrôlant la répartition verticale des communautés zooplanctoniques sont la vitesse de déplacement, les réactions photo- et géotropiques, le stade de développement et les migrations, alors que les facteurs exogènes prépondérants sont la répartition de la nourriture, les clines, l'abondance et la nature des prédateurs.

REMERCIEMENTS

Cette étude, sujet d'un DEA d'Ecologie des Systèmes Aquatiques Continentaux, a été soutenue financièrement par une bourse INRA. Elle a bénéficié de la logistique de la CIPEL et des résultats physico-chimiques enregistrés par l'INRA lors des diverses campagnes.

Nous tenions à remercier Geneviève CHAPUIS, Jean-Christophe HUSTACHE et Pascal CHIFFLET pour leur collaboration.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGELI, N., PINEL-ALLOUL, B., BALVAY, G. et MENARD, I. (1995) : Diel patterns of feeding and vertical migration in daphnids and diptomids during the clear water phase in Lake Geneva (France). *Hydrobiologia* 300/301 : 163-184.
- BALVAY, G. (1992) : Distribution verticale du zooplancton dans le Léman en 1991. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 1991, 115-125.
- BALVAY, G. (1994) : Evolution du zooplancton du Léman. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 1993, 107-122.
- BALVAY, G. (1996) : Ségrégation spatiale diurne du zooplancton dans le Léman. Hydroécol. appl. 8 (1-2), 143-153.
- BALVAY, G. (1999) : Evolution du zooplancton rotatorien du Léman. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 1998, 79-85.
- BOHRER, R.N. (1980) : Experimental studies on diel vertical migration. In : Kerfoot W.C. (ed.). Evolution and Ecology of zooplankton communities. Univ. Press New England, Hanover (N.H.), London, 111-121.
- DINI, M.L. et CARPENTER, S.R. (1992) : Fish predators, food availability and diel vertical migration in *Daphnia*. J. Plankton Res., 14, 359-377.
- DUSSART, B. et DEFAYE, D. (1995) : Copepoda. Introduction to the copepoda. In : Dumont H.J.F. (ed.). Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. SPB Academic Publishing, Amsterdam 7, 277 p.
- GELLER, W. (1986) : Diurnal vertical migration of zooplankton in a temperate great lake (Lake Constance) : a starvation avoidance mechanism ? Arch. Hydrobiol., Suppl. 74 (1), 1-60.
- GEORGE, D.G. (1983) : Interrelation between the vertical distribution of *Daphnia* and chlorophyll *a* in two large limnetic enclosures. J. Plankton Res., 457-475.
- GERRISTEN, J. (1992) : Behavioral response of *Daphnia* to rate of temperature change : possible enhancement of vertical migration. Limnol. Oceanogr., 27, 245-261.
- GIROUD, C. (1999) : Etude de la migration verticale et de la ségrégation spatiale du zooplancton crustacéen dans le Léman. Rapport INRA-Thonon ST 3-99, 35p.
- GIROUD, C. et BALVAY, G. (1999) : L'éclipse solaire du 11 août 1999 et la migration de quelques crustacés planctoniques dans le Léman. Arch. Sci. Genève, 52 (3), 199-208.
- HANEY J.F., GRAGGY, A., KIMBALL, K. et WEEKS, F. (1990) : Light control of evening vertical migrations by *Chaoborus punctipennis* larvae. Limnol. Oceanogr., 35, 1068-1078.
- LAMPERT, W. (1992) : Zooplankton vertical migrations : Implications for phytoplankton-zooplankton interactions. Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol., 35, 69-78.
- MONOD, R. (1984) : Evolution de l'état du Léman. Introduction. In : CIPEL (éd.). Le Léman, synthèse 1957-1982, 67-73.
- PONT, D. (1995) : Le zooplancton herbivore dans les chaînes alimentaires pélagiques. In : Pourriot R. et Meybeck M., Limnologie générale. Masson Paris. Coll. Ecol., 25, 515-540.
- RINGELBERG, J. (1987) : Light induced behaviour in *Daphnia*. Mem. Ist. ital. Idrobiol., 45, 285-322.
- SWIFT, M.C. et FORWARD, J.R. (1988) : Absolute light intensity UV rate of relative change in light intensity : the role of light in the vertical migration of *Chaoborus punctipennis* larvae. Bull. Mar. Sci., 43, 23-29.
- VIJVERBERG, J. (1980) : Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepoda from Tjeukemeer, the Netherlands. Freshwater Biol., 10, 317-340.
- WAGNER-DOBLER, I. (1988) : Vertical migration of *Chaoborus flavicans* : the control of day and night depth by environmental parameters. Arch. Hydrobiol., 111, 251-274.

WEIDER, L.J. (1984) : Spatial heterogeneity of *Daphnia* genotypes : vertical migration and habitat partitioning. *Limnol. Oceanogr.*, 225-235.

WRIGHT, D., O'BRIEN, W.J. et VINYARD, G.L. (1980) : Adaptive value of vertical migration : A simulation model argument for the predation hypothesis. In : Kerfoot W.C. (ed.). *Evolution and Ecology of zooplankton communities*. Univ. Press New England, Hanover (N.H.), London, 138-147.