Ségrégation spatiale diurne du zooplancton dans le Léman

Spatial daytime segregation of zooplankton in Lake Geneva

Gérard Balvay

INRA, Institut de Limnologie, B.P. 511, 75, Avenue de Corzent, 74203 Thonon-les-Bains Cedex, France.

Résumé. – La distribution du zooplancton au cours de la période diurne montre une forte ségrégation spatiale. Les divers stades de développement d'une même espèce occupent des strates différentes, les formes juvéniles étant généralement localisées dans les couches supérieures tandis que les stades âgés colonisent principalement les zones profondes. Si la coexistence d'espèces à régime alimentaire différent est possible dans une même strate (*Eudiaptomus gracilis* et *Cyclops vicinus*), il existe une très nette ségrégation spatiale entre *Cyclops prealpinus* et *C. vicinus*, la première espèce ayant toujours une localisation plus profonde durant la journée. Il en est de même pour les nauplii de cyclopides et de calanides. La répartition diurne des daphnies selon l'axe vertical montre une augmentation de la taille moyenne avec la profondeur, les juvéniles (ainsi que *D. galeata*, espèce de petite taille) occupant les couches de surface alors que les adultes peuplent préférentiellement les couches profondes où ils peuvent ainsi échapper à la prédation par les poissons planctophages chassant à vue.

Mots clés. – Zooplancton, ségrégation spatiale diurne, lac Léman.

Abstract. – Zooplankton are found to be highly stratified during the daytime. The various stages of development of a single species inhabit different strata, juveniles generally being in the upper layers while the oldest individuals are located in deeper zones. While two species with different diets (*Eudiaptomus gracilis* and *Cyclops vicinus*) can coexist at the same depth, when food requirements are similar (*Cyclops prealpinus* and *C. vicinus*), spatial segregation occurs with *C. prealpinus* located deeper than *C. vicinus* during the daytime. The same separation appears between calanoid and cyclopoid nauplii. The daytime stratification of *Daphnia* displays a marked increase in mean size with depth, juveniles occupying the surface layers while adults, especially ovigerous females, are predominantly located in the deeper waters where they can escape predation by visual predators.

Key words. – Zooplankton, Lake Geneva, diurnal spatial segregation.

1 INTRODUCTION

Les migrations du zooplancton ont été très souvent étudiées, mais moins nombreuses sont les données relatives à la ségrégation spatiale entre les différentes espèces et au sein d'une même espèce entre les différents stades de développement, sauf lors de l'étude des migrations nycthérales concernant en général un nombre limité d'espèces (Tande, 1988; Williams, 1988).

En 1991, plusieurs campagnes de prélèvements ont été effectuées afin d'aborder la distribution verticale du zooplancton dans le Léman. Bien que les récoltes diurnes de zooplancton aient été effectuées à des heures différentes à diverses périodes au cours de la phase de stratification thermique, cette étude ne constitue pas une étude de la migration nycthérale des organismes dans le Léman.

2 MÉTHODES

Une sonde multiparamètres ECO (Meerestechnik Elektronik GmbH) a été utilisée pour les mesures de température, d'oxygène dissous et de chlorophylle *a*. Les prélèvements de zooplancton ont été effectués à l'aide d'un filet biconique fermant (toile de 200 μ m, diamètre d'ouverture 35 cm) permettant d'échantillonner successivement les couches 0-10 m, 10-20 m, 20-30 m, 30-40 m et 40-50 m.

Les échantillons fixés au formol ont été analysés tant du point de vue qua-

litatif que quantitatif. Les copépodes ont été dénombrés au niveau de l'espèce, des stades de développement et du sexe pour les plus âgés d'entre eux (copépodites 5 et adultes). Les daphnies ont été identifiées au niveau de l'espèce; la longueur totale de chaque individu (épine caudale exclue) a été mesurée à l'aide d'un micromètre oculaire. Les abondances sont exprimées en nombre total d'individus/m³.

Bien que l'échantillonnage des rotifères soit fortement biaisé en raison de la dimension des mailles du filet, l'abondance de ces organismes a toutefois été calculée à titre indicatif.

Les espèces échantillonnées sont identiques à celles observées au cours du suivi annuel régulier du Léman (Balvay, 1992a). Cependant quelques espèces peu abondantes dans les prélèvements n'ont pas fait l'objet d'études détaillées (*Bosmina longispina*, *Mesocyclops leuckarti*, *Acanthocyclops robustus* et *Megacyclops gigas*).

3 RÉSULTATS

La campagne du 3 octobre 1991 (12 h à 12 h 30) a été réalisée à une période durant laquelle la circulation automnale des eaux a entraîné l'homogénéisation de l'épilimnion à 17,2 °C jusqu'à 17 m de profondeur. La teneur en oxygène dissous est relativement constante dans la strate 0-20 m (9 mg O₂/l), de même que la concentration en chlorophylle *a* (2 μ g/l) (fig. 1).

Fig. 1. – Distribution de la température, de l'oxygène dissous, de la chlorophylle *a* et du zooplancton en fonction de la profondeur.

Fig. 1. – Depth profiles of temperature, oxygen content, chlorophyll *a*, and vertical distribution of zooplankton.

La colonisation de la colonne d'eau par les entomostracés est hétérogène, tant quantitativement que qualitativement (fig. 1). Les deux strates supérieures sont intensément colonisées, avec une très forte participation des calanides, pratiquement absents dans l'hypolimnion. L'abondance des crustacés décroît dans les deux strates suivantes (20-30 m et surtout 30-40 m). La dernière strate échantillonnée (40-50 m) est à nouveau riche en zooplancton, avec dominance des cyclopides. Les cladocères se répartissent dans toute la colonne d'eau, avec toutefois une population un peu plus abondante en profondeur (40-50 m) et en surface (0-10 m). Les rotifères et les larves véligères de *Dreissena polymorpha* occupent préférentiellement les deux couches supérieures (fig. 2).

Une ségrégation importante se manifeste au niveau de la répartition verticale des nauplii, les calanides étant confinés dans la strate 0-10 m alors que les cyclopides sont localisés plus profondément (10-20 m et 20-30 m).

Eudiaptomus gracilis peuple principalement l'épilimnion et le métalimnion et déserte les deux strates profondes (fig. 3). L'abondance des stades copépoditiques juvéniles (C1-C3) diminue avec la profondeur alors que les copépodites plus âgés (C4-C5) et les adultes colonisent surtout la base de l'épilimnion (10-20 m) et dans une moindre mesure le métalimnion.

Les cladocères prédateurs, peu abondants en octobre, occupent toute la tranche d'eau avec *Bythotrephes*

longimanus en profondeur et une concentration des stades juvéniles de *Leptodora kindtii* (< 6 mm) dans la couche 0-10 m (fig. 3).

Une très importante ségrégation spatiale existe entre les deux cyclopides; *Cyclops prealpinus*, espèce sténotherme d'eau froide colonise toujours des strates plus profondes que *Cyclops vicinus*, espèce eurytherme et peu abondante en octobre (fig. 4). Il en est de même en ce qui concerne la répartition de leurs divers stades de développement. La présence de nombreux copépodites de *C. vicinus* dans la zone 40-50 m est à relier à la descente progressive des C4 en direction du sédiment à l'approche de leur diapause.

Les daphnies occupent toute la colonne d'eau explorée, mais avec des modalités différentes selon l'âge et la taille des individus. Les juvéniles de *Daphnia hyalina*, espèce dominante, résident surtout dans la couche supérieure alors que l'abondance des individus plus âgés augmente avec la profondeur, les très grands adultes se réfugiant dans la zone profonde (fig. 5). *Daphnia longispina*, espèce peu abondante, présente une distribution similaire à celle de *D. hyalina*, ces deux espèces ayant des tailles pratiquement identiques. *Daphnia galeata*, espèce de plus petite taille, se concentre essentiellement dans la strate supérieure.

La répartition des daphnies selon l'axe vertical durant la période diurne montre une très nette augmentation de la taille moyenne des individus en fonction de la profondeur (fig. 6) : les juvéniles occupant les couches de

Fig. 2. - Distribution verticale des larves véligères de *Dreissena polymorpha*, des rotifères et des nauplii de copépodes.

Fig. 2. - Vertical distribution of *Dreissena polymorpha* (veliger larvae), Rotifera and nauplii of Co-
pepods.

Fig. 3. – Distribution verticale des cladocères prédateurs (*Leptodora* et *Bythotrephes*) et des calanides (*Eudiaptomus gracilis*).

Fig. 3. – Vertical distribution of predatory Cladocera (*Leptodora* and *Bythotrephes*), and Calanoids (*Eudiaptomus gracilis*).

Fig. 4. – Distribution verticale de *Cyclops vicinus* et *C. prealpinus*.Fig. 4. – Vertical distribution of *Cyclops vicinus* and *C. prealpinus*.

Fig. 5. - Distribution verticale de *Daphnia* spp.Fig. 5. - Vertical distribution of *Daphnia* spp.

surface alors que les adultes et surtout les femelles ovigères ($> 1,25$ mm) peuplent préférentiellement les couches profondes où elles peuvent ainsi échapper à la prédation par les organismes planctophages chassant à vue.

4 CONCLUSION

La distribution des organismes résulte de la combinaison de mouvements verticaux (migrations nyctémérales) et de déplacements horizontaux (Berzins, 1958), cette

Fig. 6. — Structure et taille moyenne (flèche) de la population de *Daphnia hyalina* en fonction de la profondeur.

Fig. 6. — Size classes and mean size (arrow) of *Daphnia hyalina* vs. depth.

répartition spatiale étant plus ou moins fortement perturbée par les phénomènes de turbulence au sein de la masse des eaux. Le positionnement spatial des organismes dépend de leurs réactions vis-à-vis de facteurs abiotiques (lumière, température, oxygène dissous) et biotiques (localisation des ressources alimentaires, compétition, prédation).

Les données de cette campagne confirment les observations effectuées à d'autres époques durant la période de stratification thermique des eaux (Balvay, 1992b). Il existe toujours une très nette ségrégation spatiale des organismes du zooplancton lors des différentes campagnes effectuées à divers moments de la période diurne, tant entre les différentes espèces qu'au sein d'une même espèce en fonction de l'âge (et de la taille) des individus.

Les divers stades de développement d'une même espèce occupent des strates différentes, les stades juvéniles étant généralement localisés dans les couches supérieures alors que les stades âgés colonisent principalement les zones profondes. Une même hétérogénéité verticale a été observée chez le calanide marin *Calanus finmarchicus* (Tande, 1988). Les rotifères et les entomostracés juvéniles sont essentiellement concentrés dans les deux couches supérieures, les rotifères étant toujours plus abondants dans la strate 0-10 m alors que les jeunes entomostracés et les petites espèces de Cladocères peuplent plus densément la colonne d'eau 0-20 m.

Les grands entomostracés, proies de choix pour les poissons planctophages, trouvent refuge dans les zones obscures profondes où ils échappent à la prédation par les poissons chassant à vue. La faible taille du zooplancton juvénile, liée à des exigences nutritives importantes, permet à ces petits organismes de demeurer dans les couches supérieures riches en phytoplancton.

La coexistence de plusieurs espèces est possible dans une même couche lorsqu'elles n'ont pas le même régime alimentaire (*E. gracilis* et *C. vicinus*). Mais deux espèces de taille voisine peuvent entrer en compétition lorsqu'elles recherchent la même nourriture (Hutchinson, 1951) alors que la concurrence interspécifique sera limitée lorsque les espèces sont de taille ou d'exigences différentes. L'importante ségrégation spatiale observée entre *C. vicinus* et *C. prealpinus* permet à ces deux compétiteurs de coexister dans le même milieu en occupant des niches nettement différenciées.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été effectuée dans le cadre de la Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman (CIPEL).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Balvay G., 1992a. Evolution du zooplancton du Léman. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 1991. CIPEL (Ed.), Lausanne : 99-113.

- Balvay G., 1992b. Distribution verticale du zooplancton dans le Léman en 1991. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 1991. CIPEL (Ed.), Lausanne : 115-125.
- Berzins B., 1958. Ein Planktologisches Querprofil. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 39 : 5-22.
- Hutchinson G.E., 1951. Copepodology for the ornithologist. *Ecology* 32 (3) : 571-577.
- Tande K.S., 1988. An evaluation of factors affecting vertical distribution among recruits of *Calanus finmarchicus* in three adjacent high-latitude localities. *Hydrobiologia* 167/168 : 115-126.
- Williams R., 1988. Spatial heterogeneity and niche differentiation in oceanic zooplankton. *Hydrobiologia* 167/168 : 151-159.