

Dynamique du peuplement des diatomées pélagiques du Léman de 1974 à 2007

Jean-Claude DRUART¹ et Frédéric RIMET¹

Ms. reçu le 8 janvier 2008, accepté le 25 février 2008

Abstract

Dynamics of pelagic diatoms in Lake Geneva from 1974 to 2007. – Phytoplankton in Lake Geneva was sampled each month from 1974 to 1980 and two times a month from 1981 to 2007. Water samples were collected in the upper layer (0-10 m until end of 2001, and 0-20 m after 2001) using an integral sampler (Pelletier et Orand, 1978). After lugol fixation and sedimentation in Utermöhl chambers, the organisms were identified and counted using an inverted ZEISS microscope. Relative abundance of diatoms in phytoplankton showed large variations (from 0.1% to 91% of phytoplankton biomass) depending on the season and the year. Most abundant taxa were *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* and *Ulnaria ulna f. angustissima* found respectively in 88%, 83% and 66% of the samples. *Stephanodiscus minutulus*, with 62% presence was very abundant from 1974 to 1980, and decreased after. *Diatoma tenuis* was the diatom which showed the highest biomass (11,6 mg/L⁻¹, august 9, 2001) along the entire studied period. Compared to the other algal classes, *Mougeotia gracillima* (colonial Zygothyceae) reached 39,0 mg/L⁻¹ on July 25 2007. Nine diatom taxa reached a biomass over 1 mg/L⁻¹. 124 diatom taxa were identified during the studied period, compared to 538 diatom taxa already recorded in the lake from 1852 to nowadays (Druart and Balvay, 2007). Dynamic of the most abundant taxa are compared. An artificial neural networks analysis was used; an emergent self organizing map was computed. 8 diatom communities (groups of sampling sites) were identified with this analysis. Some of these communities are characteristic of cold seasons, other of warm seasons. Inter-annual dynamics of the communities can be related to the re-oligotrophication of the lake.

Keywords: Lake Geneva, diatoms, phytoplankton, dynamic, seasonal variations, artificial neural networks, self-organizing maps.

Résumé

Le phytoplancton du Léman a été prélevé chaque mois de 1974 à 1980 et deux fois par mois de 1981 à 2007 inclus. Les échantillons d'eau ont été collectés dans la couche supérieure (0-10 m jusqu'en 2001 et 0-20 m ensuite) par un appareil intégrateur (Pelletier et Orand, 1978). Après fixation au lugol et sédimentation dans des chambres d'Utermöhl, les organismes ont été identifiés et dénombrés à l'aide d'un microscope inversé ZEISS. L'importance relative des diatomées dans le phytoplancton a présenté de fortes variations (de moins de 0,1% à 91% de la biomasse) selon les saisons et les années. Les espèces les plus fréquentes ont été *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* et *Ulnaria ulna f. angustissima* trouvées respectivement dans 88%, 83% et 66% des échantillons. *Stephanodiscus minutulus*, avec 62% de fréquence, a été très abondante entre 1974 et 1990, puis a sensiblement régressé par la suite. *Diatoma tenuis* a été la diatomée qui a montré la plus forte biomasse (11,6 mg/L⁻¹ le 9 août 2001) sur toute la période étudiée. En comparaison, c'est la zygothécée coloniale *Mougeotia gracillima* qui a exprimé la plus forte biomasse algale, 39,0 mg.L⁻¹ le 25 juillet 2007. Neuf espèces de diatomées ont atteint occasionnellement une biomasse supérieure à 1 mg/L⁻¹. Cent vingt quatre taxons diatomiques ont été rencontrés durant la période d'étude sur 538 taxons diatomiques qui ont été recensés dans le Léman de 1852 à nos jours (Druart et Balvay, 2007). Les dynamiques des espèces les plus fréquentes sont comparées. Une analyse par réseau de neurones artificiels a été utilisée; une carte auto-organisante émergente a été calculée. Cette analyse a permis d'identifier 8 communautés de diatomées (groupes d'échantillons). Certaines de ces communautés sont caractéristiques de conditions saisonnières fraîches et au contraire d'autres caractérisent les saisons chaudes. L'apparition et la disparition au cours des années de certaines communautés sont à mettre en relation avec la réoligotrophisation du Léman.

Mots clefs: Lac Léman, diatomées, phytoplancton, dynamique, variations saisonnières, réseaux de neurones artificiels, carte auto-organisante.

¹ UMR CARRTEL, INFRA-Université de Savoie, Station d'Hydrologie Lacustre, BP 511, 75, av. de Lorzent, 74203 Thonon Cedex, France.

Introduction

Dans le cadre du suivi de l'état du Léman par la CIPEL (Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman contre la pollution), le phytoplancton a été régulièrement prélevé et analysé depuis 1965 jusqu'à nos jours. Dans cette étude, nous utiliserons des données obtenues depuis 1974 selon des méthodes standardisées (Utermöhl 1958; Druart et Balvay 2007). En effet entre 1965 et 1974, les méthodes de prélèvement étaient différentes (utilisation de filet à maille de 64 μm) et donc pas comparables avec les méthodes actuelles. Un travail de synthèse (CIPEL 1984), une thèse (Anneville 2001) et un ouvrage (Druart et Balvay 2007) retracent l'évolution du lac jusqu'en 2007 et présentent notamment les successions saisonnières et l'évolution à long terme du phytoplancton en relation avec les conditions du milieu.

Des recherches plus approfondies ont porté sur certains aspects de l'écologie du phytoplancton et des diatomées, tels que l'inventaire des espèces (Druart et al. 1983; Balvay et al. 1985, 1990a; Anneville 2001; Druart et Balvay 2007), la taxonomie des *Stephanodiscus* (Druart et al. 1987), les successions saisonnières (Gawler et al. 1987, 1988; Anneville, 2001) et plus particulièrement le déterminisme de la clarification estivales des eaux (Balvay et al. 1990b). Bien que fragmentaires par rapport au compartiment global du phytoplancton dans le lac, ces recherches font ressortir l'importance du rôle des diatomées dans son fonctionnement.

La présente étude précise la comparaison et la dynamique du peuplement de diatomées à partir de 633 prélèvements de la série chronologique 1974-2007. Une technique de réseaux de neurones artificiels a été utilisée afin de mettre en évidence des groupes d'échantillons caractérisés par des compositions de communautés de diatomées proches; une carte auto-organisante émergente (CAO-e) a ainsi été calculée. Les communautés ainsi identifiées ont été caractérisées et ont été mises en relation avec la réoligotrophisation du Léman.

Prélèvements et méthodes

Prélèvements

Les échantillons d'eau destinés aux analyses physico-chimiques et biologiques ont été prélevés à la station de référence de la CIPEL (SHL 2), située au centre du lac, à environ 7 km des côtes, entre Evian et Lausanne, à l'aplomb de la plus grande profondeur (309 m). La fréquence mensuelle de prélèvements adoptée jusqu'en 1980 est devenue bimensuelle par la suite, sauf

de décembre à février, période de faible activité biologique pendant laquelle un seul prélèvement mensuel a été effectué.

L'étude du phytoplancton a été réalisée sur des échantillons d'eau brute représentatifs de la couche 0-10 m jusqu'en 2002, puis 0-20 m les années suivantes, prélevés à l'aide d'un appareil intégrateur et fixés au lugol sur le terrain.

Dénombrement des espèces et évaluation de la biomasse

Après un séjour de 24 heures dans une chambre de sédimentation, les organismes ont été observés au microscope inversé ZEISS 135 selon la méthode d'Utermöhl (1958). Les dénombrements ont été effectués sur deux diamètres perpendiculaires de la chambre de comptage. Dès 1981, les espèces rares non rencontrées dans le champ de comptage, mais néanmoins observées dans d'autres parties de la chambre, ont été signalées par un nombre inférieur à l'unité (0,2), considéré comme un indice de présence.

La biomasse totale de chaque espèce de diatomée a été estimée par son biovolume total obtenu en multipliant le nombre de cellules dénombrées par le volume cellulaire individuel. Celui-ci a été calculé à partir des dimensions moyennes des cellules, en utilisant le volume de la forme géométrique la plus approchée. La biomasse, exprimée en poids de matière fraîche par unité de volume, est obtenue par transposition du biovolume, sans correction de densité ni déduction du frustule. Les erreurs introduites par la simplification du mode de calcul restent néanmoins négligeables par rapport à l'amplitude des variations de la biomasse.

Etude des facteurs du milieu

Le phosphore total, les orthophosphates, les formes de l'azote minéral, ainsi que le calcium, la silice dissoute, le magnésium, le potassium, les chlorures, les sulfates, le carbone organique total, l'oxygène dissous, le pH, le titre alcalimétrique complet et la conductivité, ont été analysés selon les méthodes retenues par la CIPEL (1984). Les échantillons ayant été prélevés à la bouteille Van Dorn en 3 ou 5 profondeurs de la surface jusqu'à 10 m, puis 20 m, la valeur représentant la couche 0-10 m puis 0-20 m est la moyenne pondérée des valeurs ponctuelles, à la fois pour les nutriments et la température.

Analyse par carte auto-organisante émergente

Les réseaux de neurones artificiels sont des modèles qui ont été développés et utilisés pour leurs propriétés d'apprentissage; ils sont considérés comme des mé-

thodes alternatives pour l'exploration de données en écologie (Lek & Guegan 2000). Les cartes auto-organisantes font partie des méthodes utilisant des réseaux de neurones artificiels (Kohonen 1982), ces algorithmes sont capables de réduire dimensionnellement les données sur un espace à deux dimensions et sont appliqués aux données écologiques depuis plusieurs années (Park et al. 2003). Les cartes auto-organisantes ont déjà été appliquées à l'analyse des peuplements des microalgues benthiques (ex. Gevrey et al. 2004; Rimet et al. 2005; Tison et al. 2007), à la limnologie et en particulier à l'analyse du phytoplancton (Joo & Jeong 2005; Oh et al. 2007). Hormis cette propriété de réduction d'un espace multidimensionnel -caractérisé par une liste de taxons en écologie- en un espace à deux dimensions, une autre propriété est celle de grouper les données. De cette manière les cartes auto-organisantes ont les propriétés des analyses d'ordination (Analyses en Composantes Principales, Analyses Factorielles des Correspondances, etc.) et des analyses de groupement (Twinspan, K-means, etc.). Une autre information importante des cartes auto-organisantes est contenue dans la U-matrix; cette matrice donne les valeurs d'un nœud particulier avec les neurones voisins les plus proches, elle peut être représentée graphiquement.

Habituellement, les cartes auto-organisantes utilisent un nombre de neurones nettement moins important que le nombre de données utilisées dans l'apprentissage. L'utilisation de cartes auto-organisantes avec un nombre de neurones nettement supérieur au nombre de données apporte l'avantage d'avoir une U-matrix nettement plus lisible et peut faire émerger des structures non visibles avec des cartes auto-organisantes de taille plus réduite. C'est pour cette raison que ces cartes sont nommées cartes auto-organisantes émergentes (CAO-e). La U-matrix peut alors être utilisée directement pour effectuer des groupements (Ultsch & Morchen 2005).

Une CAO-e a été calculée en utilisant le logiciel mis à disposition par l'Université de Marburg (<http://databionicsom.sourceforge.net/index.html>). Les dénombrements de diatomées de 1974 à 2007, exprimés en biovolumes, ont été utilisés pour l'apprentissage de la CAO-e. Une carte comportant 50 x 82 lignes (ou neurones) a été calculée avec un total de 30 boucles d'apprentissage. Les distances euclidiennes ont été utilisées pour l'espace des données, ce type de distance a déjà donné de bons résultats en écologie et pour le phytoplancton en particulier (Joo & Jeong 2005). La U-matrix a été utilisée pour définir des groupes de prélèvements ayant des communautés de diatomées proches.

Ces groupes ont été ensuite caractérisés au moyen de mesures physico-chimiques réalisées au moment du prélèvement de phytoplancton. La

moyenne des mesures réalisées entre 0-10 m (de 1974 à 2001) ou entre 0-20 m (de 2002 à 2007) a été calculée pour chaque prélèvement. Les espèces indicatrices de chacun de ces groupes ont été identifiées à l'aide de l'analyse des espèces indicatrices (Dufrêne & Legendre 1997). Cette analyse identifie les taxons indicateurs de chaque groupe sur la base de leur abondance et de leur fidélité dans chaque groupe.

■ Résultats et discussion

Composition du peuplement

Au cours des 33 années de la série chronologique étudiée, 124 taxons de diatomées ont été rencontrés en zone pélagique, identifiés jusqu'à l'espèce, voire jusqu'à la sous-espèce ou la variété pour la plupart. La liste détaillée de ces différents taxons est explicitée par ailleurs (Druart et Balvay 2007). Parmi les taxons déterminés au moins jusqu'à l'espèce, 12 seulement peuvent être considérés comme strictement pélagiques, 17 sont aussi bien littoraux que pélagiques, et 96, soit la majorité, sont des espèces littorales (Gasse 1980; Germain 1981; Krammer & Lange-Bertalot 1986, 1988, 1991; Straub 1990).

Bien que située à plus de 7 km des rives et sur un fond de plus de 309 m, la station de prélèvements est donc influencée par la zone côtière. Les espèces d'origine littorale, même si elles sont la majorité parmi les diatomées, restent cependant occasionnelles, leur fréquence étant pour la plupart inférieure à 1%.

Les espèces les plus communes sont *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* et *Ulmaria ulna* f. *angustissima* dont les fréquences atteignent respectivement 88%, 83% et 66%. Quatre autres taxons sont présents dans plus de la moitié des échantillons: *Stephanodiscus minutulus*, *Aulacoseira islandica* subsp. *helvetica*, *Stephanodiscus neoastraea* et *Diatoma tenuis* qui est le taxon qui présente la plus forte biomasse relative sur cette période (30%) mais n'atteint que 49% en fréquence relative.

D'après Forel (1904), *Asterionella formosa* et *Fragilaria crotonensis* étaient déjà abondantes et très communes dans le phytoplancton pélagique du Léman au début du siècle dernier. Si le genre *Stephanodiscus* était alors peu représenté, les *Cyclotella* en revanche étaient très communes. Il est à remarquer la régression importante de *Stephanodiscus minutulus*, qui avait une fréquence de 87% sur la période 1974-1989, alors qu'elle n'atteint plus que 62% sur la période 1974-2007.

Tableau 1: liste des espèces principales rencontrées dans le Léman entre 1974 et 2007, leurs fréquences et leurs biomasses relatives relevées durant cette période.

Taxons	Statut	Fréquence en %	Biomasse en %	Biomasse maximale observée en mg/L ⁻¹ (date)
<i>Asterionella formosa</i>	Planctonique	88%	10%	2.3 (1981)
<i>Fragilaria crotonensis</i>	Planctonique	83%	18%	2.7 (1999)
<i>Ulnaria ulna</i> f. <i>angustissima</i> ¹	Planctonique	66%	4%	1.0 (1994)
<i>Stephanodiscus minutulus</i>	Planctonique	62%	8%	1.6 (1981)
<i>Aulacoseira islandica</i> subsp. <i>helvetica</i>	Planctonique	56%	6%	2.0 (1985)
<i>Stephanodiscus neoastraea</i>	Planctonique	56%	4%	0.6 (2007)
<i>Diatoma tenuis</i> ²	Planctonique	49%	30%	11.6 (2001)
<i>Stephanodiscus alpinus</i>	Planctonique	34%	3%	1.1 (1983)
<i>Puncticulata radiosa</i> ³	Planctonique	33%	2%	1.5 (1993)
<i>Cyclotella costei</i> ⁴	Planctonique	29%	4%	0.6 (1995)
<i>Tabellaria flocculosa</i>	Planctonique	14%	3%	2.1 (2000)
<i>Stephanodiscus binderanus</i>	Planctonique	16%	2%	0.6 (1981)

¹ *Ulnaria ulna* f. *angustissima* anciennement dénommé *Fragilaria ulna* f. *angustissima*

² *Diatoma tenuis* anciennement dénommé *Diatoma elongatum*

³ *Puncticulata radiosa* anciennement dénommé *Cyclotella radiosa*

⁴ *Cyclotella costei* est une espèce qui a été décrite par Druart et Straub (1988) au lac de Paladru, dans la même aire géographique que le Léman. Ce taxon semble être très proche de *Cyclotella cyclopuncta*, décrit en Croatie sur un tronc d'arbre par Hakansson et Carter en 1990. Cependant des travaux récents (Hakansson 2002) montrent qu'il s'agirait de taxons différents. De ce fait nous considérons que la dénomination de *Cyclotella cyclopuncta* utilisée jusqu'à aujourd'hui pour désigner cette forme de *Cyclotella* rencontrée dans différents lacs français, doit être remplacée par celle de *Cyclotella costei* Druart et Straub.

Variations de la biomasse globale des diatomées

La biomasse moyenne des diatomées, calculée pour la période 1974-2007, est de 0,42 mg/L⁻¹, soit 21% de la biomasse moyenne du phytoplancton. Cette moyenne arithmétique n'a qu'une valeur indicative théorique car la biomasse des diatomées présente des fluctuations de grande amplitude, parfois très rapides, allant de moins de 0,11 mg/L⁻¹ en 1978 à plus de 1,55 mg/L⁻¹ en 2001 (Figure 1). Considérées en valeurs relatives, ces variations s'étalent de 3% en 2007 à plus de 45% en 1999 de la biomasse phytoplanctonique (Fig. 1).

Les variations saisonnières sont bien marquées. On observe un développement important au printemps, culminant généralement en avril-mai (Druart et Balvay 2007). La forte contribution des diatomées à cette époque est mise en évidence par les variations de leur biomasse relative (Fig. 2).

A cette époque dominent le plus souvent des petites centriques, associées à des cryptophycées. En juin, le phytoplancton se raréfie et la transparence augmente de façon spectaculaire: c'est la phase estivale des eaux claires, résultant pour une large part du broutage des algues nanoplanktoniques par le zooplancton herbivore, les daphnies essentiellement (Balvay et al.

1990b; Druart et Balvay 2007). Les facteurs trophiques jouent également un rôle important, particulièrement dans le cas des diatomées: des carences en silice (Si/P <10) induisent un déséquilibre physiologique qui bloque leur multiplication et accélère leur sédimentation (Blanc et al. 1987). Les diatomées se développent à nouveau plus ou moins en été et en automne. Elles peuvent encore atteindre une biomasse considérable (maximum: 11,6 mg/L⁻¹ en août 2001). Il s'agit alors le plus souvent d'espèces de grande taille, pour la plupart coloniales, donc difficilement ingérables par le zooplancton. Ce schéma général est conforme dans ses grandes lignes au modèle du PEG (Plankton Ecology Group de la Société Internationale de Limnologie) (Gawler et al. 1988). Ce schéma est confirmé par l'analyse de la dynamique interannuelle des communautés faite avec la CAO-e.

Dynamique des espèces

Les variations temporelles de la biomasse des espèces rencontrées dans au moins 20% des échantillons, soit 13 espèces, sont présentées successivement pour les centriques (Fig. 3) et les pennées (Figs. 4 et 5). Dans chacun de ces groupes, la distinction est faite entre les formes coloniales difficilement consommées par le zooplancton et les formes représentées par des cellules isolées.

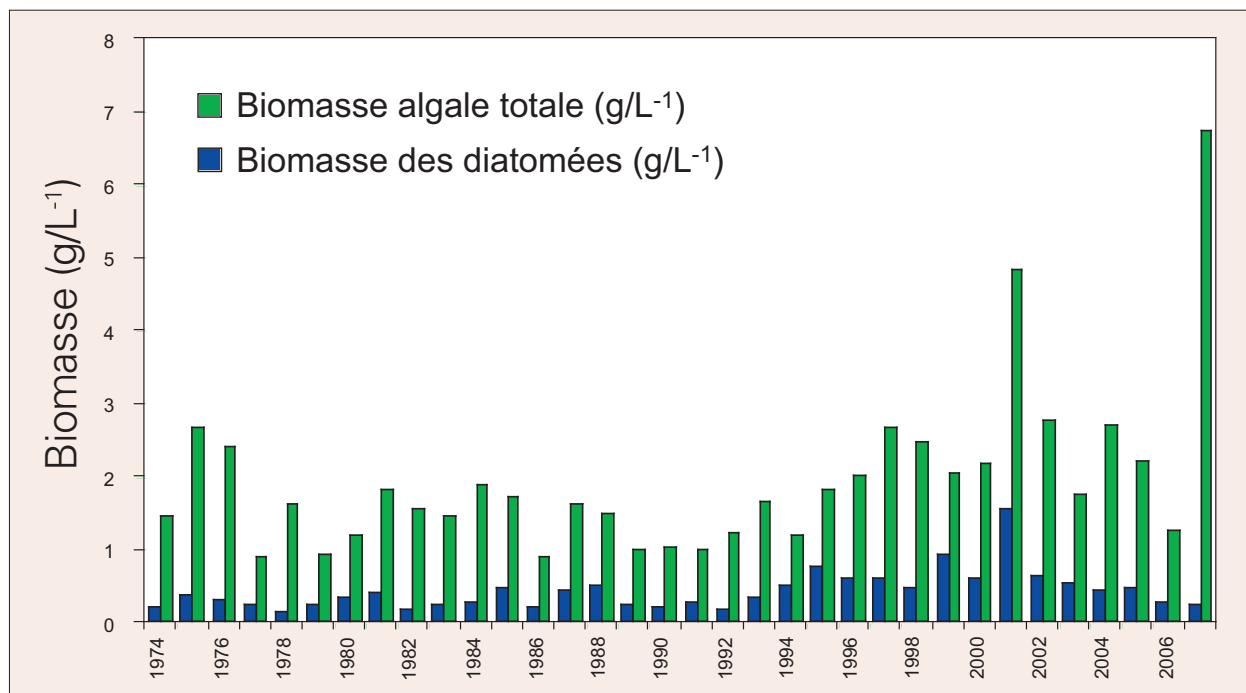


Fig. 1. Variations annuelles de la biomasse pélagique du phytoplancton et des diatomées du Léman de 1974 à 2007, exprimée en poids de matière fraîche.

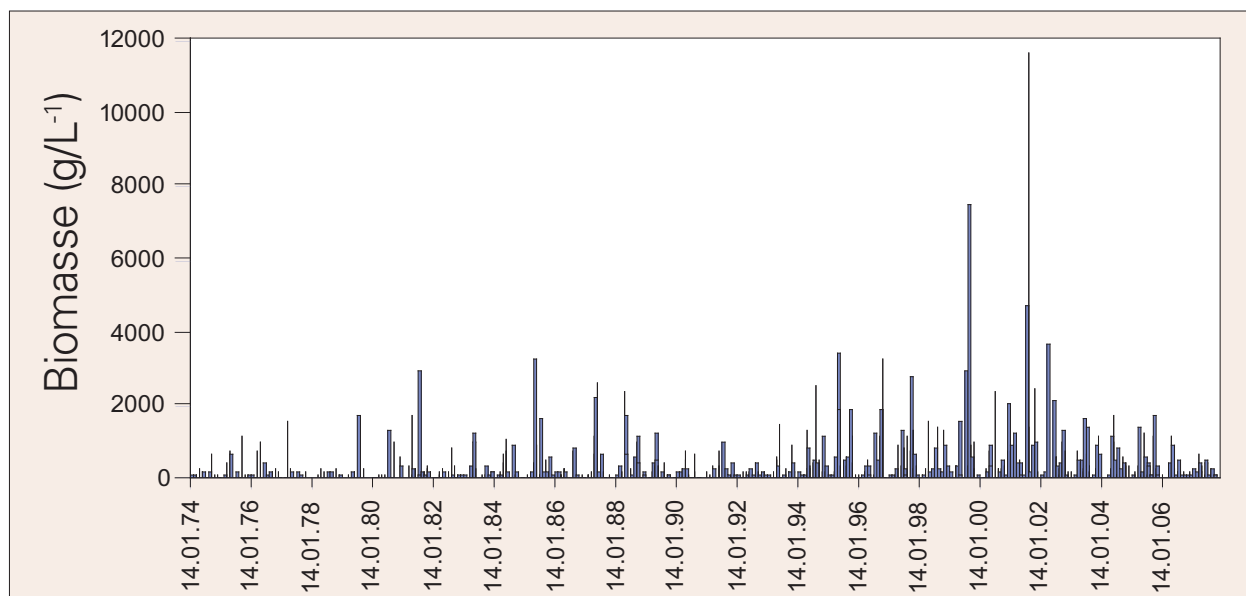


Fig. 2. Variations mensuelles de la biomasse pélagique des diatomées du Léman de 1974 à 2007, exprimée en poids de matière fraîche.

1) Diatomées centriques

Seuls les genres *Aulacoseira*, *Cyclotella* et *Stephanodiscus* sont bien représentés.

Les formes coloniales comprennent les genres *Aulacoseira* mais aussi l'espèce *Stephanodiscus binderanus* disparue à la fin des années 1987 (Fig. 3). *Aulacoseira islandica* subsp. *helvetica* est la plus abondante et se développe surtout en hiver et au printemps où sa biomasse dépasse parfois 1 mg/L⁻¹.

En revanche, *Aulacoseira granulata* var. *augustissima*, moins fréquente et moins abondante, se rencontre en été et surtout en automne; cependant elle n'apparaît pas certaines années (1974, 1998, 2004 et 2005). *Stephanodiscus binderanus* est également une espèce d'automne, bien qu'observée parfois en été et plus rarement au printemps. Signalée pour la première fois dans le plancton du Léman en 1971 (Druart et al. 1983), cette espèce est particulièrement abondante en 1981, année au début de laquelle

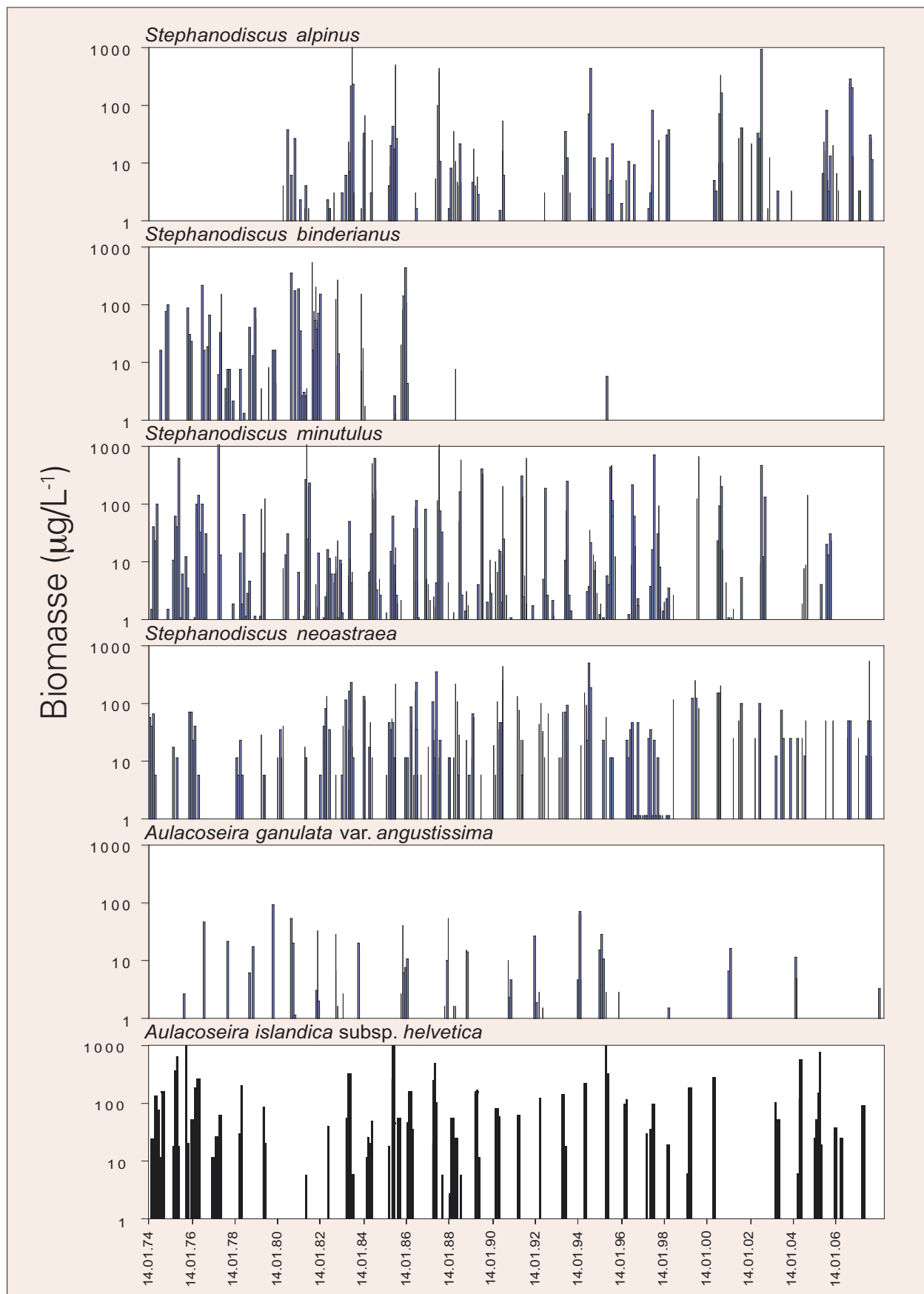


Fig. 3: Variations de la biomasse (poids frais) des espèces majeures de diatomées centriques non coloniales (*Stephanodiscus alpinus*, *S. minutulus* et *S. neoastraea*) et coloniales (*Aulacoseira granulata var. angustissima* et *A. islandica subsp. helvetica*).

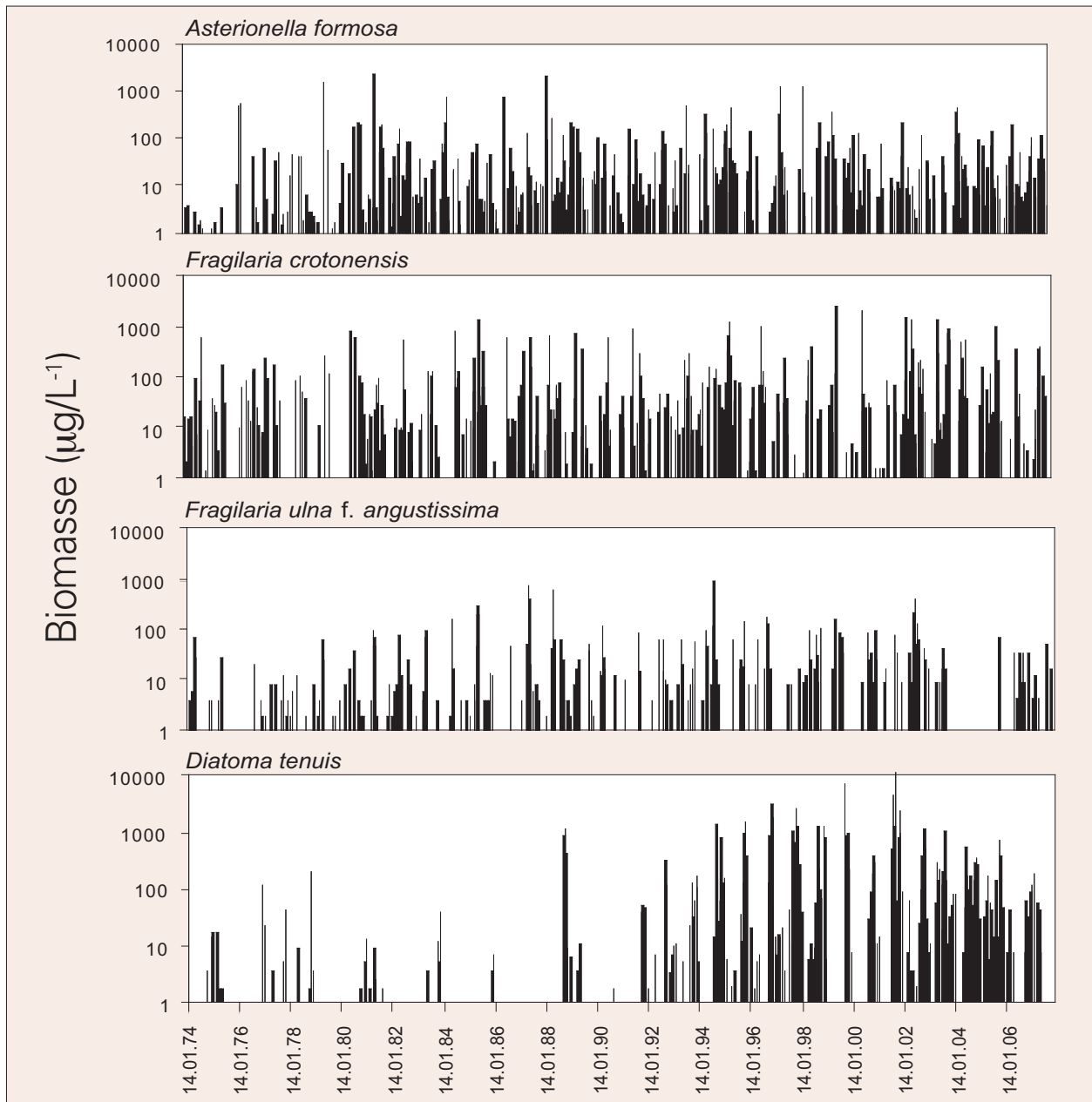


Fig. 4. Variations de la biomasse (poids frais) des espèces majeures de diatomées pennées coloniales (*Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*, *Ulnaria ulna f. angustissima* et *Diatoma tenuis*).

la concentration en phosphates a atteint son maximum. Elle se raréfie depuis 1986, en même temps que la diminution des phosphates se confirme. Elle disparaît définitivement en 1995. Cette espèce paraît donc liée à l'état trophique du Léman.

■ Parmi les diatomées centriques non coloniales (Fig. 4), *Stephanodiscus minutulus* est l'espèce la plus fréquente. On la rencontre en toutes saisons, mais les développements les plus importants ont lieu au printemps où la biomasse dépasse parfois $1,6 \text{ mg/L}^{-1}$. Cette espèce nanoplanctonique de $5 \mu\text{m}$ de diamètre en moyenne est souvent dominante dans le peuplement phytoplanctonique de printemps. De-

puis 1995, cette espèce régresse régulièrement et ne se rencontre plus qu'au cours de la période printanière où elle cohabite avec d'autres espèces de *Stephanodiscus* ou *Cyclotella*. *S. neoastraea*, espèce de grande taille (diamètre moyen = $28 \mu\text{m}$), se développe en fin d'automne, en hiver et surtout au printemps. Elle est également moins abondante depuis les années 1998. *S. alpinus*, de taille intermédiaire (diamètre moyen de $15 \mu\text{m}$), est moins fréquente et présente un développement printanier plus ou moins important selon les années. Elle n'a pas été observée avant 1980, mais semble plus abondante depuis 2005.

2) Diatomées pennées (Fig. 4)

Les formes coloniales sont représentées dans le Léman principalement par trois taxons très communs, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* et *Ulnaria ulna* f. *angustissima* (anciennement *Fragilaria ulna* f. *angustissima*). Une quatrième espèce, *Diatoma tenuis*, moins fréquente (49%), présente néanmoins la plus forte biomasse relative dans le lac (30% en 2001) ainsi que la plus forte biomasse maximale observée dans le lac (11.6 mg/L⁻¹ en 2001).

Asterionella formosa est la diatomée la plus fréquente dans le Léman (88%). Elle est aussi très commune dans de nombreux autres lacs mésotrophes et eutrophes en climat tempéré, à condition que la concentration en silice soit suffisante. Elle est capable de proliférer en toutes saisons, sauf en hiver, grâce à sa grande efficacité photosynthétique (Reynolds 1984). La biomasse maximale observée en juillet 1981 (2,3 mg/L⁻¹) est la troisième biomasse jamais observée pour un taxon dans le lac.

Fragilaria crotonensis, également très fréquente dans le Léman (83% pour sa fréquence et 2.7 mg/L⁻¹ pour la biomasse maximale observée). Elle se développe parfois au printemps, mais plus souvent en été et en automne où elle cohabite souvent avec *Asterionella formosa*; cette espèce est abondante dans les lacs eutrophes. C'est peut-être le taxon le plus régulier durant cette longue période d'études.

Ulnaria ulna f. *angustissima* est également très présente et se rencontre dans les deux tiers des échantillons (fréquence de 66%). Elle se développe

au printemps et dans une moindre mesure en automne, après un déclin très prononcé au milieu de l'été. Elle ne montre cependant qu'une biomasse maximale de 1,0 mg/L⁻¹ en 1994. C'est une espèce qui semble avoir un développement assez irrégulier, puisqu'elle était absente des prélèvements en 2004 et 2007. Cette variété est signalée pour la première fois dans le Léman en 1966 (Druart et al. 1983) et son développement pourrait être lié à l'eutrophisation. La variété *radians*, déjà signalée par Dussart (1948), n'est pas observée de 1974 à 1979, mais se développe brusquement au printemps 1980 pour se raréfier ensuite et se manifester à nouveau par des pics importants en 1988 et 1989.

Dans quelle mesure la disparition ou le développement récents de certaines espèces dans le Léman sont-ils une conséquence de l'évolution de l'état trophique du lac ? La réponse à cette question pourra être donnée avec plus de certitude lorsqu'on disposera d'une meilleure connaissance de l'écophysiologie des espèces et de suffisamment d'exemples d'une évolution analogue des peuplements dans d'autres lacs en cours d'évolution. Des éléments de réponse peuvent cependant être apportés par l'analyse des communautés en relation avec les facteurs physico-chimiques mesurés dans le lac.

■ Evolution des communautés de diatomées en relation avec les conditions environnementales

Les caractéristiques physico-chimiques de la couche où ont été réalisés les prélèvements phytoplanctoniques (0-10 m jusqu'en 2000 et 0-20 m ensuite) sont résumées dans le tableau 2.

Tableau 2: Paramètres physico-chimiques (Léman, station SHL2, couche 0-10 m jusqu'en 2000 et 0-20 m ensuite) pour la période 1974-2007.

	Minimum	Moyenne (1)	Maximum
Azote ammoniacal (mg N/L ⁻¹)	0,000	0,014	0,115
Azote nitreux (mg N/L ⁻¹)	0,000	0,006	0,031
Azote nitrique (mg N/L ⁻¹)	0,01	0,35	0,66
Azote total (mg N/L ⁻¹)	0,000	0,553	0,881
Calcium (mg/L ⁻¹)	33,83	42,00	48,42
Chlorures (mg/L ⁻¹)	0,0	6,2	47,9
Conductivité µS/cm ⁻¹	234	280	344
Magnésium (mg/L ⁻¹)	5,33	6,02	6,62
Oxygène Dissous (mgO ₂ /L ⁻¹)	7,46	10,70	15,44
pH	5,4	8,2	9,0
Orthophosphate (mg P/L ⁻¹)	0,000	0,016	0,076
Phosphore Total (mg P/L ⁻¹)	0,004	0,030	0,090
Potassium (mg/L ⁻¹)	1,17	1,38	1,65
Silice réactive (mg/L ⁻¹)	0,01	0,85	2,96
Sulfates (mg/L ⁻¹)	0,0	47,3	58,9
Titre alcalimétrique complet (méq/L ⁻¹)	0,84	1,67	24,69
Température (°C)	5,0	12,2	22,2

(1) moyenne arithmétique sur les 624 prélèvements.

Sur un total de 633 prélèvements réalisés entre 1974 et 2007, aucune diatomée n'a été observée pour 9 prélèvements pendant les divers dénombrements. La CAO-e a donc été réalisée sur 624 comptages exprimés en biovolumes. Les taxons autres que les diatomées ont été supprimés de l'analyse. La Fig. 5 présente la U-matrix de la CAO-e. Les distances entre les prélèvements sont représentées par des niveaux de gris (blanc: distances entre les prélèvements faibles, noir: distances importantes), les endroits de la carte présentant des niveaux de gris foncé correspondent aux zones de discontinuité. Sur la base de cette U-matrix, 8 groupes de prélèvements caractérisés par des

communautés de diatomées homogènes ont été identifiées (Fig. 5) et deux prélèvements présentait des peuplements de diatomées très différents et sont isolés des autres. L'un de ces prélèvements (24 avril 1995) est caractérisé par *Gyrosigma acuminatum*, grande espèce benthique qui domine la biomasse des diatomées. L'autre prélèvement est caractérisé par un peuplement diatomique dominé en biomasse par *Cyclotella bodanica* var. *lemanica*, taxon présent seulement dans cet échantillon.

L'évolution de la fréquence de ces 8 groupes, correspondant à 8 communautés de diatomées homogènes, entre 1974 et 2007 est présentée en Fig. 6. On observe un remplacement de certaines communautés par de nouvelles qui n'étaient pas présentes dans le lac au début de l'étude; certaines communautés sont par contre présentes tout au long de la période d'étude. La fréquence saisonnière des 8 communautés est donnée en Fig. 7. Les caractéristiques physico-chimiques sont représentées en Fig. 8 par

«des boîtes à moustache». Les abondances sur la CAO-e des taxons définis comme indicateurs par l'analyse des espèces indicatrice (Dufrêne & Legendre, 1997) sont représentés en Fig. 9.

Les groupes 9, 10 et 15 correspondent à des communautés caractéristiques de conditions estivales ou automnales, elles sont dominées par des diatomées pennées ou des diatomées coloniales en filament. Chacune de ces communautés indique des conditions environnementales du lac bien particulières.

Par exemple, le groupe 15 est présent principalement de 1974 à 1994. Il est caractérisé par des concentrations en orthophosphate relativement élevées par rapport aux groupes des saisons chaudes (Fig. 8). Les taxons indicateurs de ce groupes sont *Aulacoseira granulata* var. *angustissima* et *Stephanodiscus binderanus* (cf. Fig. 9). Cette communauté est une bonne indicatrice de la période eutrophe du Léman.

Fig. 5a

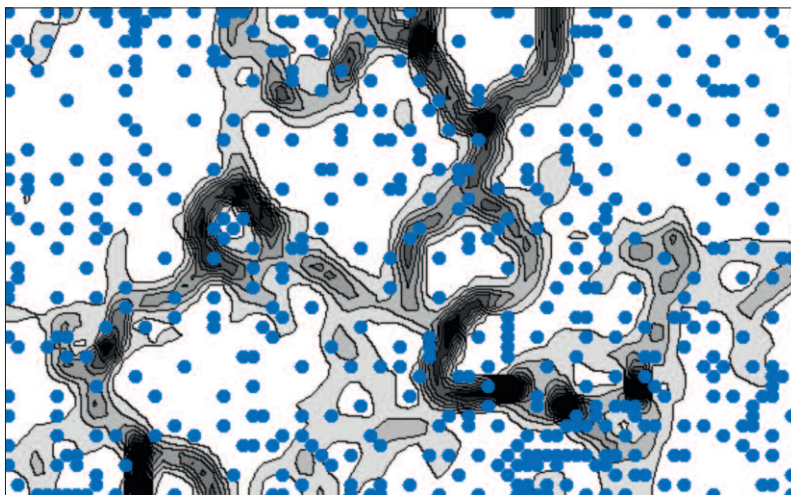
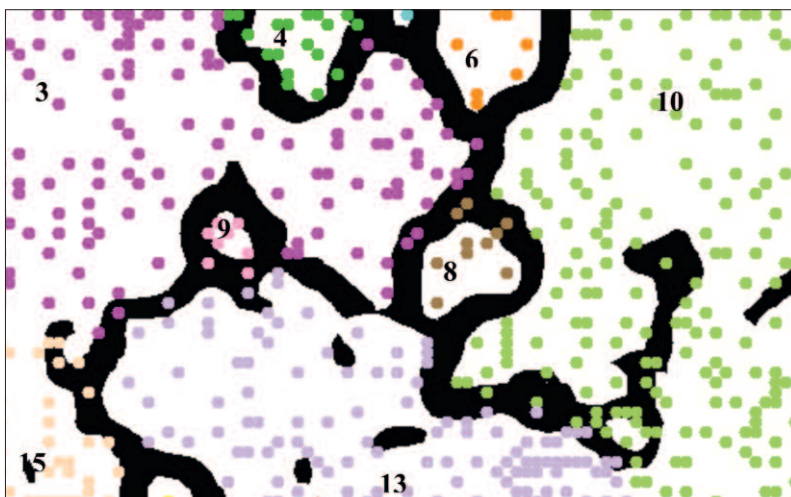


Fig. 5b



Une autre communauté, indicatrice de conditions environnementales assez particulières dans le Léman, est celle du groupe 9. Cette communauté n'est apparue qu'épisodiquement en été en 1980 et de 1988 à 1992. Elle peut être probablement liée à un stress en nutriment dans l'épilimnion. En effet cette communauté est présente dans des eaux de relativement faibles conductivités, et dont les concentrations en nutriments (Si, Ca, phosphore total, azote total) sont parmi les plus faibles (Fig. 8). Cette communauté est dominée par des diatomées pennées (*Fragilaria capucina* var. *radians*, *Ulnaria ulna* f. *angustissima*) et présente des biomasses de diatomées faibles (cf. Fig. 10). *Fragilaria capucina* var. *radians* caractérise cette communauté (Fig. 9).

Fig. 5. U-matrix de la CAO-e. a: les prélèvements correspondent aux points bleu, les distances entre prélèvements sont représentés par des niveaux croissants de gris (blanc: faibles distances, noir: distances importantes). b: les prélèvements sont rassemblés en 8 groupes représentés par des couleurs différentes et numérotés de 3 à 15, les lignes noires correspondent aux distances les plus fortes entre les prélèvements.

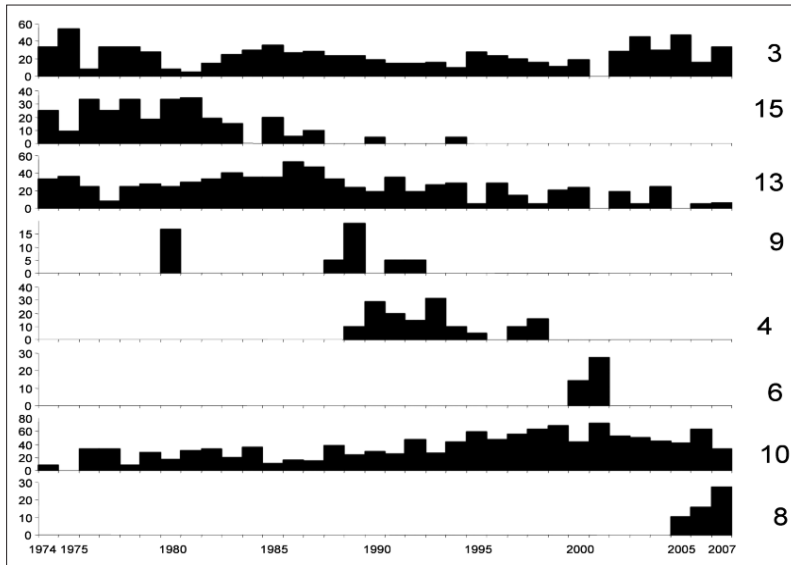


Fig. 6. Evolution de la fréquence (exprimée en pourcentage d'échantillons pour une année) de chacun des 8 groupes entre 1974 et 2007.

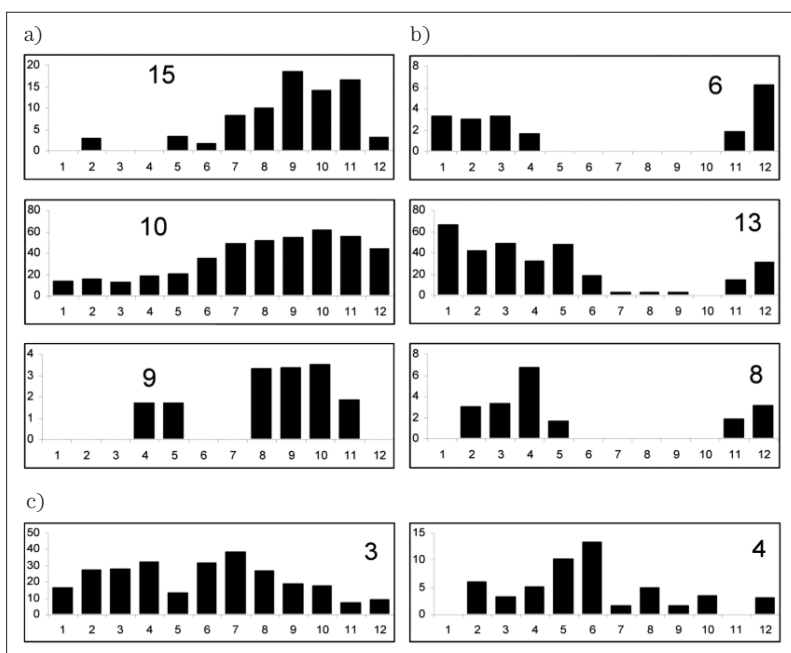
La communauté du groupe 10 présente la particularité de devenir de plus en plus fréquente de 1974 à 2007. Cette communauté est dominée par des diatomées pennées (*Diatoma tenuis*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*, *Ulnaria ulna* f. *angustissima*) et par *Cyclotella costei* une petite centrique très commune dans le Léman durant cette période. Ce groupe est lié à la ré-oligotrophisation du lac; il indique des concentrations en phosphore faibles (Fig. 10). Le taxon indicateur de cette communauté est *Diatoma tenuis* (Fig. 9).

Les groupes 6, 13 et 8 correspondent à des communautés caractéristiques de conditions hivernales.

Chacune de ces trois communautés caractérise des conditions environnementales bien précises. Elles sont principalement dominées par des diatomées centriques.

La communauté du groupe 13 est assez fréquente dans le Léman de 1974 à 1986, mais se raréfie progressivement à partir de 1987 jusqu'à nos jours. Cette communauté est dominée par des diatomées centriques *Stephanodiscus minutulus*, *S. neoastraea*, *S. alpinus* et présente des biomasses relativement faibles. Ce même groupe 13 est caractérisé par des eaux plus froides et des concentrations en orthophosphate plus élevées que tous les autres groupes. On remarque également que les concentrations en azote nitrique, sulfate, calcium et magnésium sont plus élevées. Cette communauté est indicatrice de la période d'eutrophisation du Léman.

A contrario, la communauté du groupe 8 caractérise la période récente, celle où les concentrations en phosphore sont les plus faibles. En effet, les concentrations en ortho-phosphate (Fig. 8) de ce groupe sont les plus faibles des groupes hivernaux; par contre les concentrations en silice et potassium sont les plus fortes de tous les groupes. Les taxons dominants sont essentiellement des petites centriques (*Cyclotella costei* et *Stephanodiscus minutulus*) et une centrique de taille moyenne (*S. alpinus*) qui est d'ailleurs le taxon indicateur de ce groupe.



La communauté du groupe 6 apparaît sur une échelle de temps très courte (de novembre 2000 à avril 2001), avec des biomasses diatomiques très importantes. *Tabellaria flocculosa*, diatomée filamenteuse, est le taxon dominant et indicateur de ce groupe qui va représenter 92% de la biomasse de cette communauté. Ce groupe est caractérisé par un pH faible par rapport aux autres groupes; il est à souligner que *T.*

Fig. 7. Pourcentage d'échantillons par mois pour chacun des 8 groupes sur la période 1974 à 2007. a: groupes présents pendant les saisons chaudes, b: groupes présents pendant les saisons froides, c: groupes présents toutes l'année.

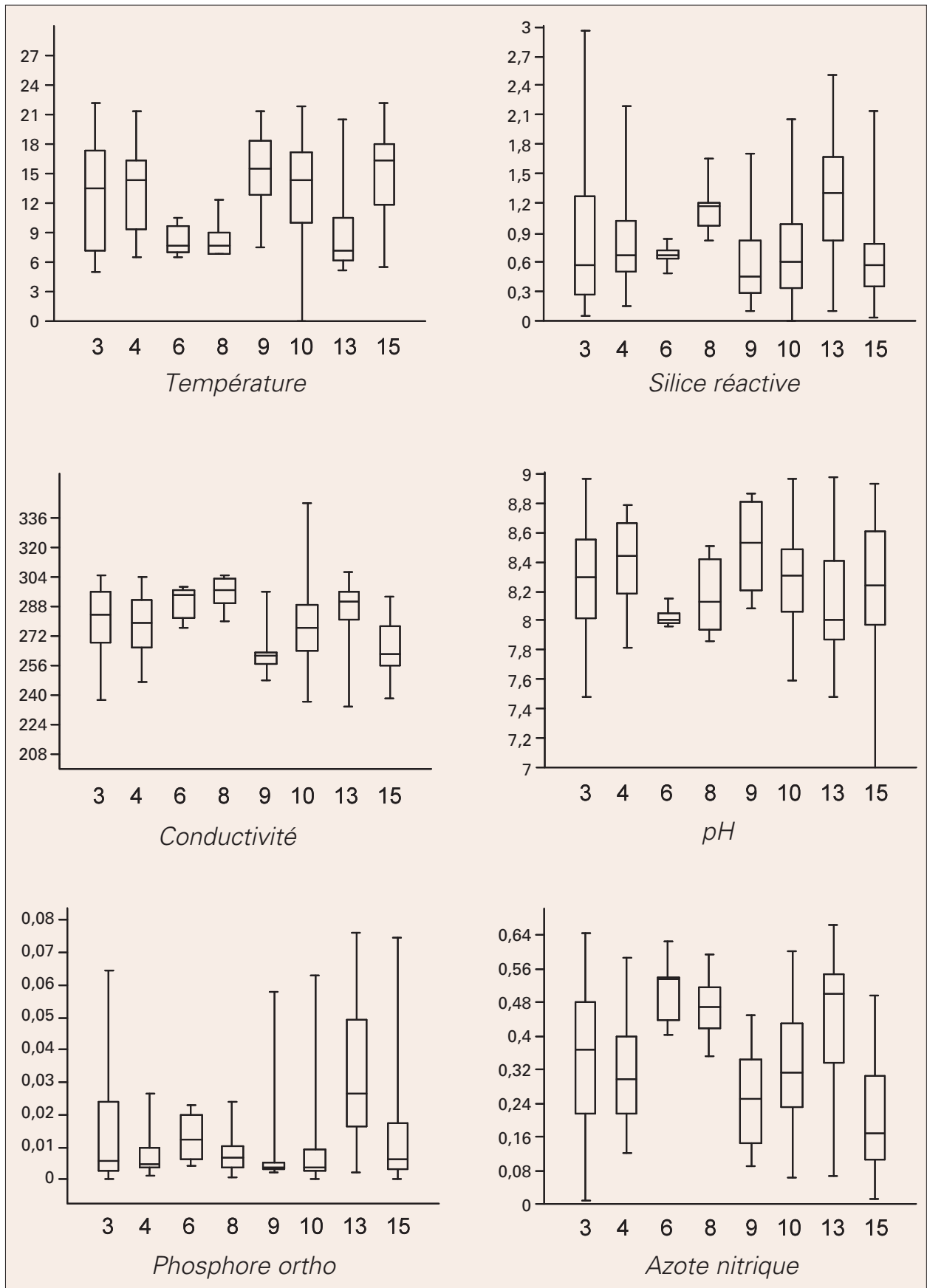


Fig. 8. Principales caractéristiques physico-chimiques des 8 groupes. La ligne au milieu de la boîte représente la médiane, les extrémités de la boîte les 1^{er} et 3^e quartiles, les valeurs minimales et maximales sont données par les extrémités de la moustache.

flocculosa est un taxon considéré comme acidophile (Van Dam et al. 1994), ce qui ne correspond pas au niveau de pH enregistré dans le Léman à ce moment là (médiane 8.1). La forme de vie de ce taxon (forme de vie coloniale filamenteuse) ne correspond pas au type de diatomées que l'on attend à cette époque de l'année.

Deux autres groupes semblent moins bien caractérisés d'un point de vue saisonnier. Le groupe 4 a une signature interannuelle assez précise puisqu'il ne se rencontre qu'entre 1989 et 1998. Il ne semble pas présenter une saisonnalité marquée, même si c'est en début d'année et lors des mois de mai et juin qu'il est le plus fréquent. Il est largement dominé en termes de biomasse par *Puncticulata radiosa* qui est d'ailleurs son taxon indicateur. Ce peuplement correspond à des niveaux de phosphore intermédiaires à ceux des groupes 13 (caractéristique de la phase eutrophe) et 10 (caractéristique de la phase de ré-oligotrophisation).

Le peuplement du groupe 3 se rencontre principalement en début d'année et en été, il est plus rare en novembre et décembre. Ce peuplement est dominé

par *Fragilaria crotonensis* et *Aulacoseira islandica* subsp. *helvetica* (taxons indicateurs); il apparaît tout au long de la période d'étude et ne semble pas caractériser un niveau trophique particulier pour le Léman.

Conclusion

L'étude de la dynamique des diatomées pélagiques du Léman entre 1974 et 2007 fait suite à de nombreux travaux scientifiques effectués sur ce lac depuis la fin du siècle dernier. Mais le changement de méthodes de prélèvements dans le temps n'a pas permis de prendre en compte toutes les analyses effectuées depuis 1965 à l'INRA de Thonon. Malgré cela, plus de 124 taxons de diatomées ont été recensés durant cette période dont 96 taxons, soit la majorité, sont des espèces littorales avec une fréquence pour la plupart inférieure à 1%. Trois espèces dominent ce peuplement (*Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* et *Ulnaria ulna* f. *angustissima*) avec respectivement 88%, 83% et 66%. Les études montrent la régression importante de *Stephanodiscus minutulus* à partir de 1989, espèce fréquente dans les an-

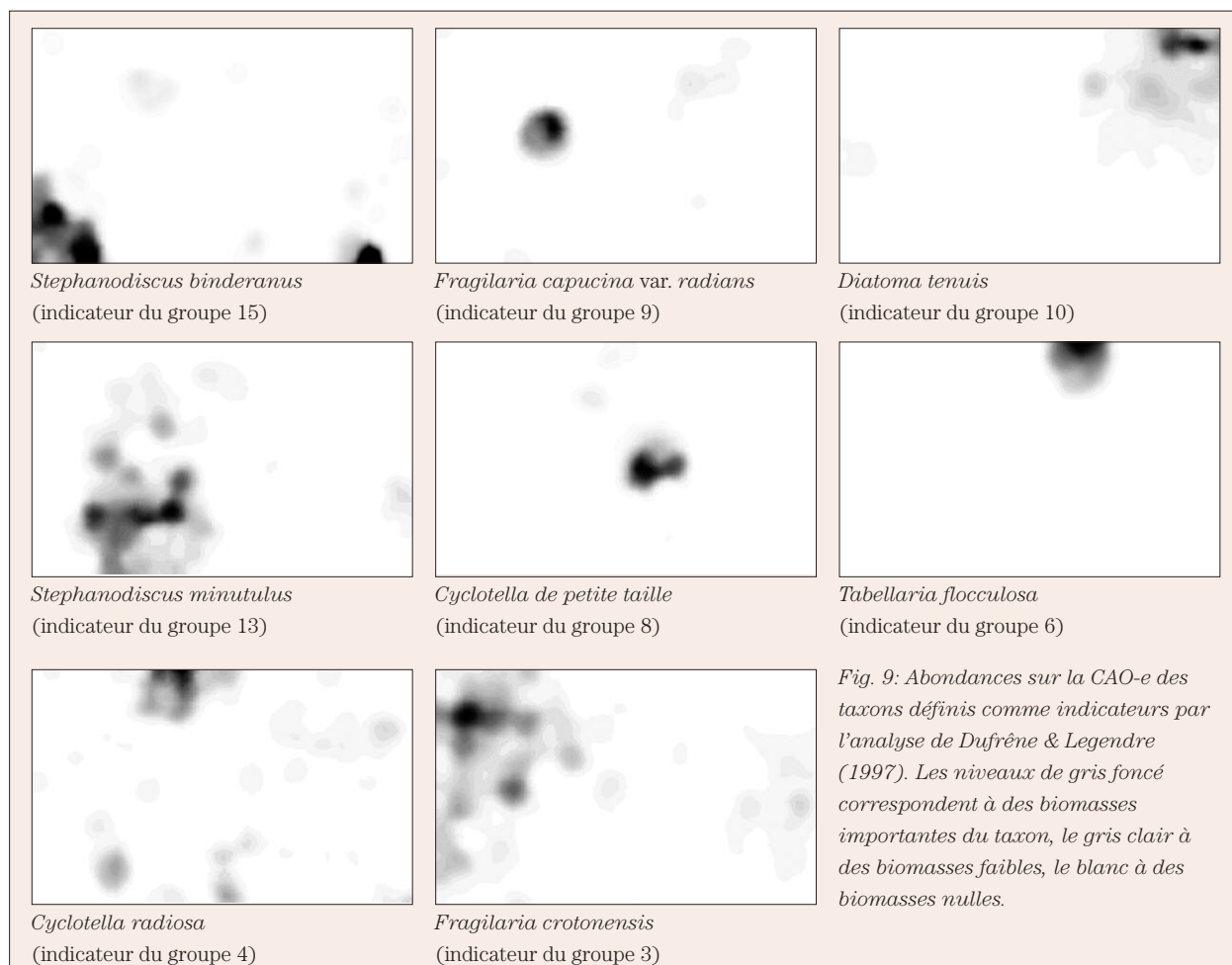


Fig. 9: Abondances sur la CAO-e des taxons définis comme indicateurs par l'analyse de Dufrêne & Legendre (1997). Les niveaux de gris foncé correspondent à des biomasses importantes du taxon, le gris clair à des biomasses faibles, le blanc à des biomasses nulles.

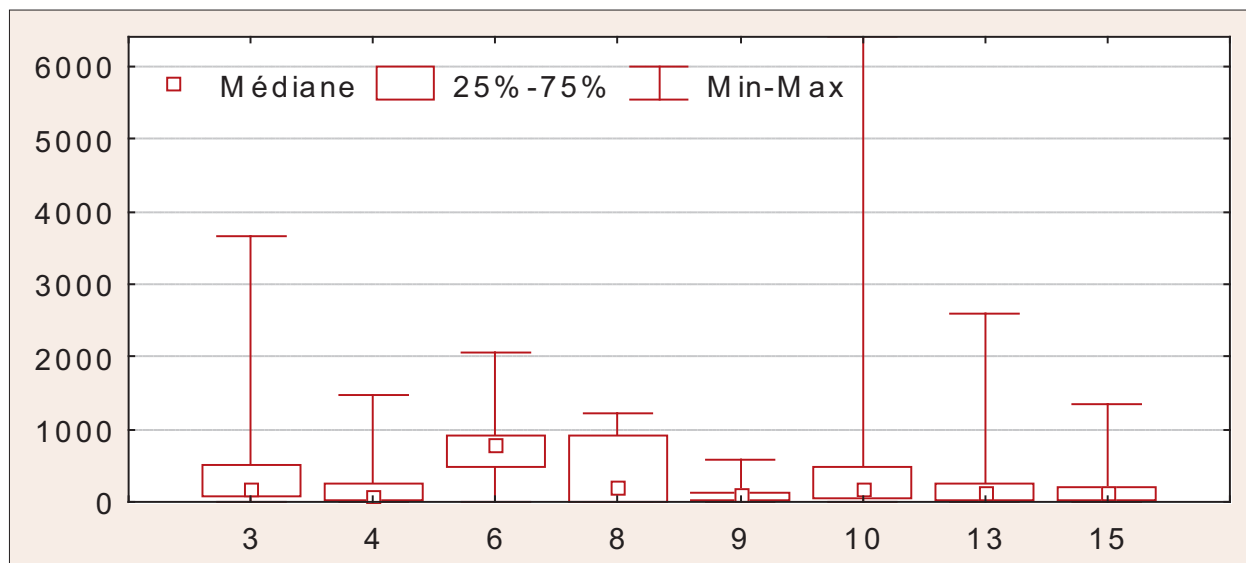


Fig. 10. Biomasses des 8 groupes, exprimées en mg.L-1.

nées 1974-1989 (87 %), période d'eutrophisation importante du lac. Elle n'atteint plus que 62% sur la période 1974-2007. Ce taxon est maintenant remplacé par d'autres petites diatomées centriques dont *Cyclotella costei*.

Les analyses par réseau de neurones artificiels ont permis d'identifier 8 communautés de diatomées entre 1974 et 2007. On observe aussi un remplacement de certaines communautés par de nouvelles qui n'étaient pas présentes dans le lac au début de l'étude; certaines communautés le sont par contre tout au long de la période d'étude ou à des saisons bien précises. Chacune de ces communautés indique des conditions environ-

nementales du lac bien particulières et conforte les observations réalisées sur les dynamiques interannuelles des espèces. Ces différentes analyses biologiques sont en concordance avec les analyses physico-chimiques qui montrent une amélioration régulière de la qualité des eaux du Léman.

Remerciements

Nous remercions Jean Pierre Pelletier d'avoir initié ce travail ainsi que Paul Blanc et Jérôme Lazzarotto qui nous ont transmis les données physico-chimiques et facilité leur exploitation.

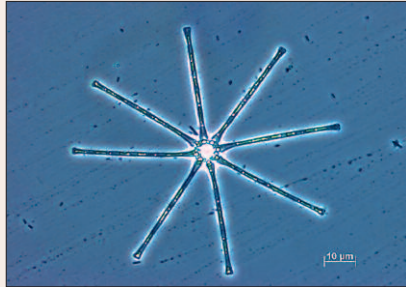
Bibliographie

- ANNEVILLE O. 2001. Diagnostic sur l'évolution de l'état de santé écologique du Léman par l'analyse des séries chronologiques du phytoplancton. Thèse présentée devant l'Université Claude Bernard-Lyon 1, 305p.
- BALVAY G, DRUART JC, LAURENT M. 1985. Premier complément à l'inventaire de la biocénose planctonique du lac Léman. Schweiz. Z. Hydrol. 47: 76-80.
- BALVAY G, DRUART JC, LAURENT M. 1990a. Deuxième complément à l'inventaire du plancton du Léman. Arch. Sci. Genève 40: 157-226.
- BALVAY G, GAWLER M, PELLETIER JP. 1990b. Lake trophic status and the development of the clear-water phase in Lake Geneva. In: TILZER M. M. & SERRUYA C. (Eds), Large lakes, ecological structure and function. Brock, Springer Series in Contemporary Bioscience. Springer-Verlag, Berlin. pp. 580-591.
- BLANC P, DRUART JC, GAWLER M, PELLETIER JP. 1987. Dynamique de quelques populations majeures du phytoplancton printanier du lac Léman en relation avec le broutage et les sels nutritifs. Colloque Nat. CNRS «Biologie des populations»: 412-419.
- CIPEL. 1984. Le Léman. Synthèse des travaux de la Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman contre la pollution. 1957-1982. Secrétariat de la Commission internationale (Ed.), Lausanne. 650 p.
- DRUART JC, STRAUB F. 1988. Description de deux nouvelles cyclotelles (Bacillariophyceae) de milieux alcalins et eutrophes: *Cyclotella costei* nov. sp. et *Cyclotella wuethrichiana* nov. sp. Schweiz. Z. Hydrol. 50: 182-188.
- DRUART JC, BALVAY G. 2007. Le Léman et sa vie microscopique. Eds QUAE, 179 p.
- DRUART JC, PONGRATZ E, REVAELIER R. 1983. Les algues phytoplanctoniques du Léman: historiques et inventaire. Schweiz. Z. Hydrol. 45: 430-457.

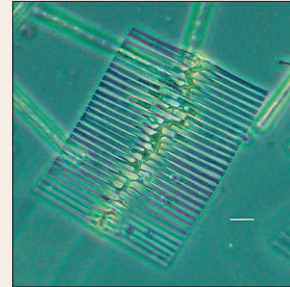
- **DRUART JC, REYMOND O, PELLETIER JP, GASSE F.** 1987. Les *Stephanodiscus* (diatomées) du lac Léman: description d'une nouvelle espèce, *Stephanodiscus irregularis*; mise au point taxonomique et distributions saisonnières. *Hydrobiologia* 148: 79-86.
- **DUFRENE M, LEGENDRE P.** 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- **DUSSART B.** 1948. Sur le plancton du lac Léman. *Arch. Sei. Genève* 1: 417.
- **FOREL FA.** 1904. Le Léman: monographie limnologique. Tome 3. F. Rouge et Cie, Lausanne. 715 p.
- **GASSE F.** 1980. Les diatomées lacustres Plio-Pleistocènes du Gadeb (Ethiopie). Systématique, Paléoécologie, Biostratigraphie. *Rev. Algol., Mém. hors-sér.* 3: 1-249.
- **GAWLER M, BALVAY G, BLANC P, DRUART JC, PELLETIER JP.** 1988. Plankton ecology of Lake Geneva: A test of the PEG-rmodel. *Arch. Hydrobiol.* 114: 161-174.
- **GERMAIN H.** 1981. Flore des diatomées, eaux douces et saumâtres. Boubée, Paris, 444 p.
- **GEVREY M, RIMET F, PARK YS, GIRAUDÉL JL, ECTOR L, LEK S.** 2004. Water quality assessment using diatom assemblages and advanced modelling techniques. *Freshwater Biology*, 49: 208-220.
- **HAKANSSON H.** 2002. A compilation and evaluation of species in the general *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family Stephanodiscaceae. *Diatom Research* 17 (1), 1-139.
- **HAKANSSON H, CARTER JR.** 1990. An interpretation of Hustedt's terms "Schattenlinien", "Perlenreihe" and "Höcker" using specimens of the *Cyclotella radiososa*-complex, *C. distinguenda* Hust., and *C. cyclopuncta* nov. sp. *Journal of the Iowa Academy of Sciences*, 97 (4), 153-156.
- **JOO GJ, JEONG KS.** 2005. Modelling community changes of cyanobacteria in a flow regulated river (the lower Nakdong River, S. Korea) by means of a Self-Organizing Map (SOM). In Lek S., Scardi M., Verdonschot P.F.M., Descy J.-P., Park Y.S. (eds), *Modelling community structure in aquatic ecosystems*. Springer Verlag, 273-287.
- **KOHONEN T.** 1982. Self-organized formation of topologically correct feature maps. *Biological Cybernetics*, 43: 59-69.
- **KRAMMER K, LANGE-BERTALOT H.** 1986. Bacillariophyceae 1: Naviculaceae. *Süßwasser-flora von Mitteleuropa*, Fischer, Stuttgart, 876 p.
- **KRAMMER K, LANGE-BERTALOT H.** 1988. Bacillariaceae 2, Epithemiaceae, Surirellaceae. *Süßwasser-flora von Mitteleuropa*, Fischer, Stuttgart, 596 p.
- **KRAMMER K, LANGE-BERTALOT H.** 1991. Bacillariaceae 3, Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae, Fischer, Stuttgart, 576 p.
- **KRAMMER K, LANGE-BERTALOT H.** 1991. Bacillariaceae 4, Achnantheaceae. *Süßwasser-flora von Mitteleuropa*, Fischer, Stuttgart, 437 p.
- **LEK S, GUEGAN JF.** 2000. *Artificial Neuronal Networks, Application to Ecology and Evolution*. Springer-Verlag, Heidelberg 262 pp.
- **OH HM, AHN CY, LEE JW, CHON TS, CHOI KH, PARK YS.** 2007. Community patterning and identification of predominant factors in algal bloom in Daechung Reservoir (Korea) using artificial neural networks. *Ecological Modelling*, 203: 109-118.
- **PARK YS, CEREGHINO R, COMPIN A, LEK S.** 2003. Applications of artificial neural networks for patterning and predicting aquatic insect species richness in running waters. *Ecological Modelling*, 160: 265-280.
- **PELLETIER JP, ORAND A.** 1978. La cloche intégratrice du plancton, brevet INRA.
- **REYNOLDS CS.** 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*, Cambridge University Press, Cambridge, 384 p.
- **RIMET F, ECTOR L, HOFFMANN L, GEVREY M, GIRAUDÉL JL, PARK YS, LEK S.** 2005. Prediction with artificial neural networks of diatom assemblages in headwater streams of Luxembourg. In Lek S., Scardi M., Verdonschot P.F.M., Descy J.-P., Park Y.S. (eds), *Modelling community structure in aquatic ecosystems*. Springer Verlag, 343-354.
- **STRAUB F.** 1990. Hauterive-Champréveyres: diatomées et reconstitution des environnements préhistoriques. *Archéol. neuchâtel.* 10: 96 p. 24 pl.
- **TISON J, PARK YS, COSTE M, WASSON JG, RIMET F, ECTOR L, DELMAS F.** 2007. Predicting diatom reference communities at the French hydro-system scale: A first step towards the definition of the good ecological status. *Ecological Modelling*, 203: 99-108.
- **ULTSCH A, MORCHEN F.** 2005. ESOM-Maps: tools for clustering, visualization, and classification with Emergent SOM. Technical Report, Department of Mathematics and Computer Science, University of Marburg, Germany, No. 46, 7 pp.
- **UTERMOHL H.** 1958. Zür Vervollkommung der quantitative Phytoplankton Methodik. *Mitt. Internat. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 9: 1-38.
- **VAN DAM H, MERTENS A, SINKELDAM J.** 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 28: 117-133.

Annexe 1:

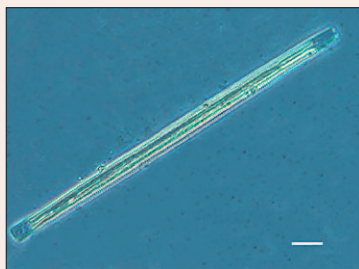
Principaux taxons diatomiques rencontrés dans le Léman entre 1974 et 2007
(les échelles des photos représentent 10 µm).



Asterionella formosa



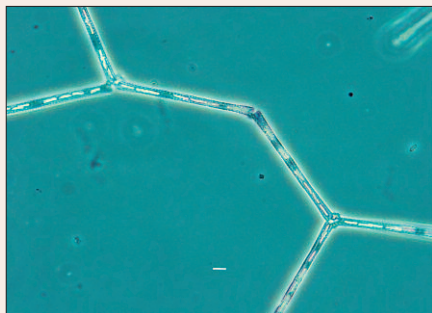
Fragilaria crotonensis



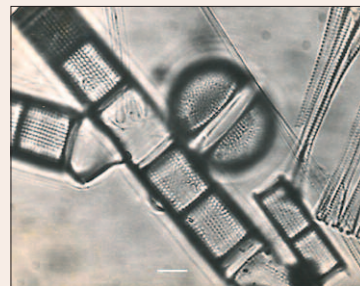
Ulnaria ulna f. angustissima



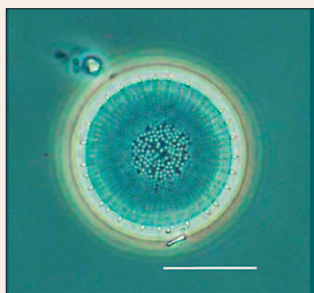
Stephanodiscus minutulus



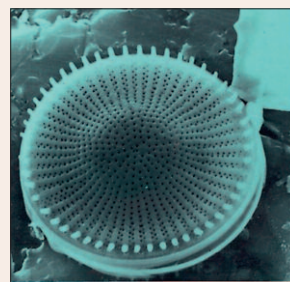
Diatoma tenuis



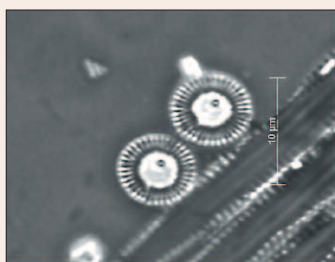
Aulacoseira islandica subsp. helvetica



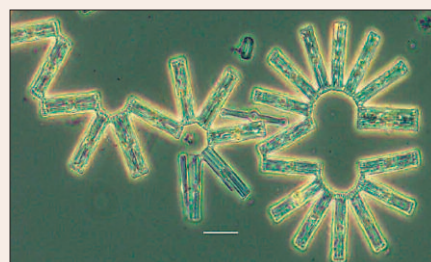
Stephanodiscus neoastraea



Stephanodiscus alpinus



Cyclotella costei



Tabellaria flocculosa