

ETUDE RELATIVE AUX PICOCYANOBACTÉRIES

ABOUT PICOCYANOBACTERIA

CAMPAGNE 2023

PAR

Stéphan JACQUET

UNIVERSITÉ SAVOIE MONT BLANC, INRAE, CARTEL, 75 BIS AVENUE DE CORZENT, THONON-LES-BAINS, FRANCE

RÉSUMÉ

Les picocyanobactéries sont une composante ubiquiste du phytoplancton, pris en considération depuis 2014 dans le cadre de ce suivi. Longtemps négligées en raison de leur petite taille (<2-3 µm), la distribution et la dynamique de cette communauté est proposée à partir de l'analyse de leur abondance par cytométrie en flux. L'étude portant sur les dix dernières années, de 2014 à 2023 inclus, révèle des abondances pouvant dépasser 10⁵ cellules·mL⁻¹ en période estivale. Des valeurs élevées sont enregistrées en 2023, sur toute la période estivale (de fin juin à fin septembre). La biomasse moyenne relative de cette communauté, représentative majoritaire du picophytoplancton, reste encore modeste comparativement à celle du nano- et du microphytoplancton, mais elle dépasse 10%, en 2023. A certaines périodes de l'année (en plein été), la biomasse des picocyanobactéries a largement pu dépasser celle des formes nanoplanctoniques plus grosses. Il est attendu que la proportion de ces petites formes phytoplanctoniques, dont le rôle fonctionnel est important, augmente régulièrement avec la ré-oligotrophisation de l'écosystème et le réchauffement de ses eaux.

ABSTRACT

Picocyanobacteria are a ubiquitous component of the phytoplankton having been neglected until recently because of their small size (< 2-3 µm). Distribution and dynamics of this community is proposed based on the analysis of their abundance using flow cytometry. The study on the last 10 years, from 2014 to 2023, reveals abundances of this community exceeding regularly 10⁵ cells·mL⁻¹, especially during the summer. In 2023, such relatively high concentrations were observed from the end of June to the end of September. The relative mean biomass of this major representative community of the picoplankton remains modest compared to the nano - and microphytoplankton, but it reached more than 10% in 2023. However, at certain times of the year (e.g. in the middle of the summer) the picocyanobacterial biomass could significantly exceed that of the larger nanoplanktonic forms. It is expected, along with the re-oligotrophication of Lake Geneva and warming of surface waters, which the proportion of these representative small cells will increase in the future.

1. INTRODUCTION

Prendre en compte la structure en taille des communautés phytoplanctoniques (pico-, nano-, micro-phytoplancton) dans la compréhension du fonctionnement écologique des milieux aquatiques est particulièrement pertinente (Beatty & Parker 1996, Reikik *et al.* 2015, Pomati *et al.* 2019). Les dénombrements phytoplanctoniques effectués en microscopie dans le cadre du suivi écologique des lacs ne permettent pas d'identifier et quantifier précisément la part des espèces de très petite taille (appartenant au picoplancton) qui incluent notamment et majoritairement les picocyanobactéries dans les grands lacs péri-alpins (Personnic *et al.* 2009).

Les picocyanobactéries sont des espèces unicellulaires (surtout) de cyanobactéries de taille <2-3 μm , à priori non toxiques, qui possèdent des avantages compétitifs sur les plus grosses cellules (vis-à-vis de l'utilisation des ressources nutritives et de la lumière, typiquement). En effet, une petite taille et un rapport surface/volume supérieur aux autres formes planctoniques (plus grandes, plus larges) confèrent aux cellules picophytoplanctoniques une acquisition plus efficace des éléments nutritifs et une meilleure absorption de la lumière incidente (Stockner *et al.* 2000). Cela permet l'entretien minimal du métabolisme cellulaire et *in fine* de dominer dans certains environnements (oligotrophes à ultra-oligotrophes typiquement).

Les picocyanobactéries sont prédominantes au sein du picophytoplancton et particulièrement bien représentées dans les grands lacs péri-alpins (Personnic *et al.* 2009, Domaizon *et al.* 2013, Zhong *et al.* 2013, Jacquet *et al.* 2016) ou d'autres écosystèmes (Stockner *et al.* 2000, Takasu *et al.* 2015) avec des proportions en termes de biomasse relative pouvant varier entre 10 et 70%. D'autres formes picoplanctoniques, appartenant aux eucaryotes (e.g. *Chlorella* spp), sont également présentes et souvent dénombrées comme un tout et incluses dans le nanophytoplancton. Dans la suite de ce rapport, seules les picocyanobactéries sont prises en compte, en raison de leur diversité, abondance, ubiquité, ainsi que de leur potentiel bio-indicateur d'état et de fonctionnement écologique (Ezzedine & Jacquet non publié).

Dans les écosystèmes pauvres à moyennement riches en nutriments (oligo- à faiblement eutrophe), les picocyanobactéries sont toujours observées et susceptibles de participer significativement, au moins à certains moments de l'année et en zone épilimnique, à la biomasse et production primaire totales, et donc au soutien de la production secondaire zooplanctonique (Ammi *et al.* 2014, Jacquet *et al.* 2016). Pour donner un ordre d'idée, les données acquises par S. Jacquet (INRAE CARTELE) sur la période s'étalant de 2003 à 2021, montrent que la proportion des picocyanobactéries (en termes de biomasse) fluctue entre 3 et 45 % de la biomasse phytoplanctonique totale dans le lac d'Annecy (oligotrophe depuis longtemps) mais n'excède pas encore 20 % au lac du Bourget (pourtant oligo-mésotrophe depuis une dizaine d'année). La proportion de ce groupe peut occasionnellement être équivalente, voire dépasser celle des formes nano- et microphytoplanctoniques, en particulier au début du printemps et au milieu de l'été. Les picocyanobactéries sont, par ailleurs, susceptibles de réagir positivement au réchauffement de la masse d'eau, y compris en système oligo-mésotrophe, tout comme à certains xénobiotiques comme le glyphosate (Castro Berman *et al.* 2020).

La communauté des picocyanobactéries (représentantes majeures du picophytoplancton) étant susceptibles d'être un indicateur trophique, fonctionnel et/ou en réponse aux changements globaux (e.g. la température), il est proposé au sein de ce chapitre de décrire l'évolution dans le Léman (i) des abondances de la communauté picocyanobactérienne, considérées à six profondeurs différentes (de la proche surface à 50 m de profondeur) et mises en relation avec les principaux facteurs environnementaux pour l'année 2023 ; (ii) des abondances moyennes des picocyanobactéries permettant de révéler leur importance quantitative et leur dynamique depuis 2014 comparativement au phytoplancton total ; et (iii) la proportion en terme de biomasse du pico-, nano- et microphytoplancton pour révéler et comparer l'importance des picocyanobactéries au sein de différents lacs péri-alpins (e.g. Annecy, Bourget, Léman).

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1. CYTOMÉTRIE EN FLUX

Les abondances picocyanobactériennes dans le Léman sont mesurées aux profondeurs suivantes : 2.5, 10, 15, 20, 30 et 50 m, ainsi que sur un prélèvement d'un échantillon d'eau intégré de 0 à 18 m (en lien avec le suivi phytoplanctonique classique - Rimet 2021).

L'analyse de ce compartiment biologique est rendue possible grâce à la cytométrie en flux, une technique qui permet de compter et d'étudier rapidement de nombreuses caractéristiques d'un grand nombre de cellules ou particules (plusieurs dizaines de milliers) placées en suspension dans un liquide et qui vont être considérées une par une. Empruntée au domaine médical et appliquée à l'Océanographie (dès les années 1985), la cytométrie en flux a notamment permis de découvrir l'organisme (procaryote) photosynthétique le plus petit et le plus abondant de l'océan mondial (e.g. *Prochlorococcus*, Chisholm et al. 1988) et aussi le plus petit eucaryote photosynthétique, *Ostreococcus tauri* (Courties et al. 1994). Depuis cette époque, cette technique est devenue incontournable et constitue un outil d'analyse rapide et fiable particulièrement bien adapté au comptage et à l'étude des petits organismes phytoplanctoniques, bactériens et viraux en milieux marin et d'eau douce. Le principe de fonctionnement est basé sur la mise en suspension des cellules ou particules que l'on veut étudier dans un milieu liquide. Les cellules sont poussées par un fluide liquide, ici de l'eau milliQ, à travers un système de pompe et envoyées une à une (après leur alignement) devant un (ou plusieurs) faisceau(x) laser qui permet(tent), en plus de les compter, de mesurer ou d'évaluer certains paramètres cellulaires : taille, volume, granulométrie, fluorescence, etc. Différents paramètres vont donc être observés : la lumière diffractée, mesurée en face du rayon laser, permet d'évaluer la taille des cellules (FSC) ; la lumière diffractée, mesurée sur le côté à 90° (SSC) donne une mesure de la granularité de la cellule qui correspond à la complexité de la cellule (densité des organites, irrégularités internes ou de surface). Ces deux paramètres (FSC et SSC) sont donc globalement proportionnels à la taille et à la complexité des cellules. Cela permet un premier tri des catégories cellulaires, mais ne suffit pas pour une reconnaissance précise. Pour le phytoplancton, la chlorophylle, la phycocyanine (PC) ou encore la phycoérythrine (PE) sont des pigments qui permettent de discriminer différentes populations et c'est la fluorescence de ce dernier type de pigment (PE), associé à des valeurs relativement faibles pour le FSC ou SSC, qui permettent de reconnaître sans ambiguïté les picocyanobactéries (Figure 1). Les intensités lumineuses mesurées sont très faibles, les détecteurs utilisés sont des photomultiplicateurs. L'appareil est relié à un ordinateur qui enregistre les données et affiche les résultats des mesures. L'analyse finale peut être opérée sur son propre PC à partir de logiciels dédiés.

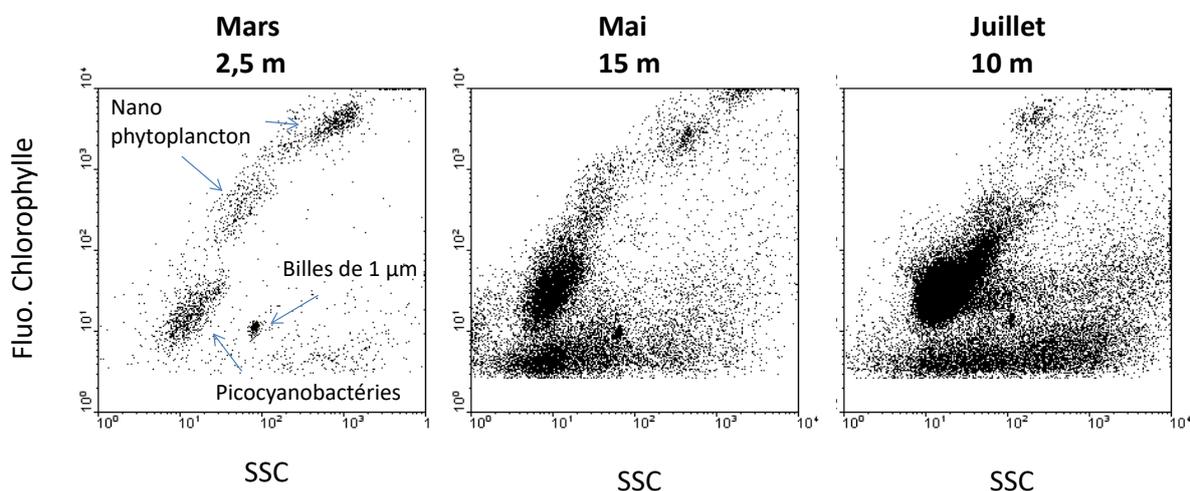


Figure 1. Exemples de cytogrammes (représentations biparamétriques) montrant la communauté des picocyanobactéries à différentes profondeurs et dates dans le Léman. SSC signifie side scatter et correspond à un paramètre relatif à la taille, à la forme et à l'indice de réfraction des cellules.

Figure 1. Examples of cytograms (biparametric representations) showing the picocyanobacterial community for different depths at different periods of the year in Lake Geneva. SSC corresponds to Side Scatter and is a proxy of cell size, shape and refractive index.

3. ANALYSES STATISTIQUES

Une analyse en composantes principales (ACP) est proposée à partir d'un nombre limité de variables prises aux profondeurs suivantes (2.5 m, 10 m, 15 m, 20 m, 30 m et 50 m) afin de déterminer les facteurs principaux associés à la distribution et la dynamique observées de la communauté des picocyanobactéries. Le seuil de significativité des corrélations a été fixé à 99 %.

4. RÉSULTATS POUR L'ANNÉE 2023

4.1. CYTOMÉTRIE EN FLUX

La dynamique de la communauté picocyanobactérienne révèle une saisonnalité marquée avec des concentrations cellulaires augmentant pendant le printemps et l'été, avant de diminuer à la fin de l'automne et en hiver. En 2023, les valeurs maximales, avec plus de 10^5 cellules mL^{-1} , ont été observées tout au long de l'été (de fin juin à fin septembre) alors qu'elles avaient été plus concentrées autour du mois d'août en 2022 (Figure 2). Ces valeurs ont toujours été enregistrées entre la surface et 15 m de profondeur. La concentration cellulaire des picocyanobactéries reste bien visible et marquée toute l'année sur la tranche d'eau 0-50 m. Il y a toujours à minima plusieurs centaines de cellules par mL détectées.

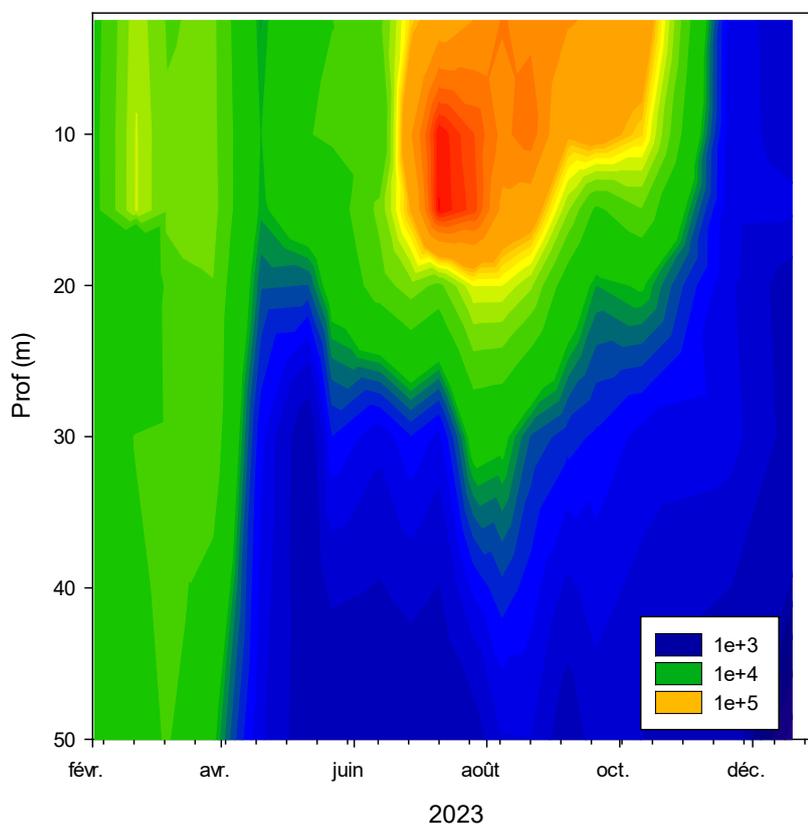


Figure 2. Distribution et dynamique des picocyanobactéries (en cellules par mL) en 2023 entre la surface et 50 m de profondeur dans le Léman à la station SHL2. L'échelle proposée est la suivante : $1e+3= 1000$; $1e+4= 10000$; $1e+5= 100000$.

Figure 2. Vertical and temporal distribution of picocyanobacteria (in cells per mL) in 2023 between the surface and the depth of 50 m in Lake Geneva at SHL2. The scale for the numbers is as follows: $1e+3= 1000$; $1e+4= 10000$; $1e+5= 100000$.

En considérant la valeur de l'échantillon d'eau intégré de 0 à 18 m afin de pouvoir la comparer à l'ensemble du phytoplancton, la proportion des picocyanobactéries en termes de biomasse phytoplanctonique totale a été de 10.2 % en 2023, soit la valeur la plus haute de la série historique, près de 40% supérieure à celle de 2022 (6.5%) et plus du triple de la valeur de 2021 (3.1 %). Comparativement, les proportions relatives du nano- et microphytoplancton ont été approximativement de 38.1 % et de 51.7 % en 2023 (contre respectivement 23.9% et 69.6% en 2022). A titre comparatif, les proportions picocyanobactériennes en 2023 ont été de 10.7 % et 14.1 % aux lacs du Bourget et d'Annecy, respectivement.

Dans le détail, les picocyanobactéries ont représenté entre 14.5 à 39.5 % de la biomasse phytoplanctonique totale intégrée sur la couche d'eau 0-18 m, au cours des mois de juillet à septembre, des valeurs significativement supérieures aux années précédentes (Jacquet 2022, 2023).

4.2. ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES

Une analyse en composantes principales a été proposée pour l'année 2023 (n=108 ; Figure 3) afin de déterminer les liens existants entre certains facteurs environnementaux et la dynamique, ainsi que la distribution de cette communauté (notée « picocyanos » ci-dessous). La variance totale expliquée à partir des deux principaux axes est relativement élevée, soit 65.2 %, une valeur comparable aux années précédentes. La température (notée Temp) reste un facteur clef ($r=0.82$; $p<0.01$; comme les années précédentes), ce que des expériences au laboratoire avec des cultures de picocyanobactéries isolées des grands lacs péri-alpins ont également confirmé avec un optimum de croissance entre 20 et 25°C (Reymann & Jacquet 2015). La variable « profondeur », notée « prof », peut être notamment considérée comme un indicateur de la lumière et une relation négative existe entre les picocyanobactéries et la profondeur ($r=-0.79$; $p<0.01$). Comme les années précédentes, il n'existe pas de relations marquées entre les nutriments phosphorés et les picocyanobactéries. Une relation négative est donnée avec la conductivité ($r=-0.75$; $p<0.01$) et surtout les nitrates ($r=-0.83$; $p<0.01$), cette dernière relation ayant aussi été marquée en 2020, 2021 et 2022. Ce dernier résultat ne pouvant pas être interprété sans une expérience au laboratoire, une étude a été menée en 2019 et 2021 consistant à enrichir des échantillons naturels prélevés dans différents lacs, dont le Léman, avec différentes concentrations en nitrates. Il s'est avéré que la croissance des picocyanobactéries était fortement stimulée par l'ajout de NO_3 (Guilmot & Jacquet 2020, Peloux 2021), suggérant le caractère limitant de cette ressource à certaines périodes de l'année. Parmi les facteurs clefs, ici non pris en compte dans l'ACP car non mesurés, une hypothèse serait celle de l'importance des interactions biotiques (filtration et/ou broutage par les moules quagga, le mézozooplancton, les organismes unicellulaires flagellés et ciliés, et aussi l'impact de la lyse virale) qu'il serait intéressant de prendre en compte à l'avenir.

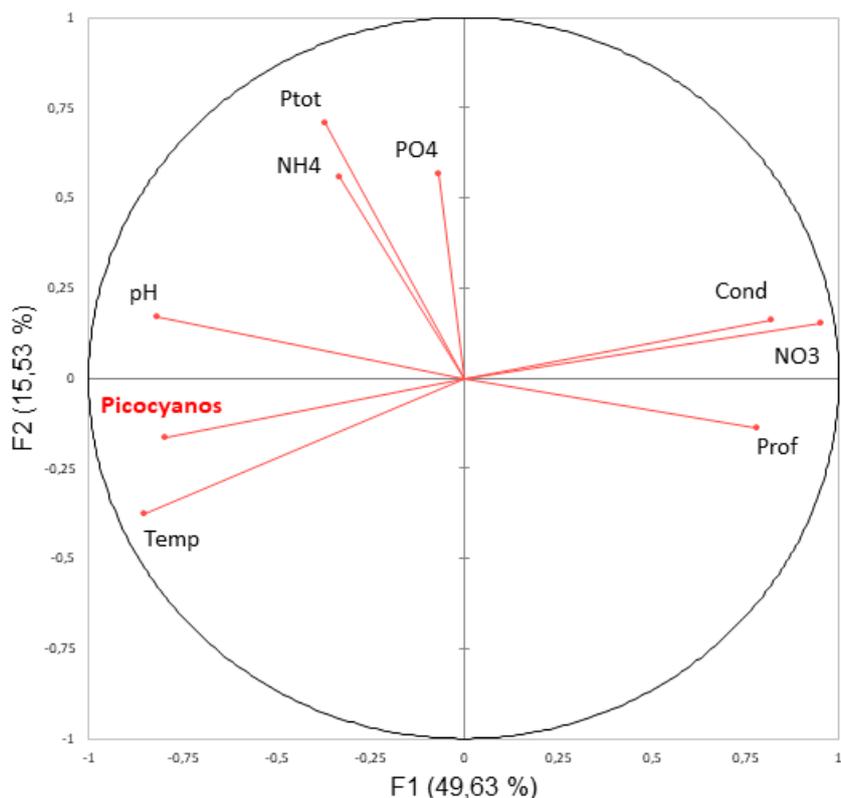


Figure 3. Analyse en composantes principales (ACP) effectuée avec quelques paramètres sur l'ensemble de l'année 2023, dans le Léman, à la station SHL2. La variance totale expliquée est de 65.2%.

Figure 3. Principal Component Analysis with a selection of parameters in 2023 at SHL2. The total variance is about 65.2%.

5. EVOLUTION DEPUIS 2014

Les concentrations annuelles moyennes des picocyanobactéries sur la zone 2.5-20 m ou 0-18 m dépassent régulièrement les 10^5 cellules·mL⁻¹. Ces fortes valeurs comparativement aux autres groupes phytoplanctoniques en général, sont surtout observées autour de la période estivale, les concentrations maximales étant observées de juillet à octobre (Figure 4). Depuis 2019, une baisse assez marquée des abondances des picocyanobactéries avait été observée sur la zone 0-18 m, à relier peut-être à (i) un échantillonnage trop espacé et n'ayant pas permis d'obtenir le pic de concentration estivale et/ou (ii) à une météorologie défavorable (cas très probable en 2021) ayant freiné le développement de cette communauté. En 2022, cette tendance à la baisse s'était infléchie et des valeurs plus élevées avaient été enregistrées. En 2023, une forte augmentation des concentrations cellulaires est observée sur cette strate de la colonne d'eau.

La distribution des picocyanobactéries révèle sur les dix dernières années que la zone où leur abondance (exprimée en nombre de cellules par mL) est la plus forte reste la zone épilimnique (0-20 m). Ces résultats sont à relier majoritairement à la quantité de lumière et aux températures élevées proches de la surface, des paramètres pour lesquels il est connu que cette communauté montre une sensibilité marquée (Figure 5). Les fortes concentrations enregistrées à 15 m tout au long de l'été se confirment et ne sont pas surprenantes. Cette communauté est composée de populations riches en phycoérythrine, un pigment accessoire majoritaire, ce qui confère aux cellules un avantage compétitif sur la majorité des autres espèces phytoplanctoniques. Ce pigment permet d'utiliser les longueurs d'onde vertes de la lumière, c'est-à-dire le spectre de lumière majoritaire voire unique en profondeur. Au lac du Bourget, ce phénomène est déjà bien en place et a été décrit plusieurs fois (Jacquet et al. 2022).

Sur la période de 2014 à 2023, la proportion annuelle (en termes de biomasse) des picocyanobactéries fluctue entre 3.1 (en 2021) et 10.2 % (en 2023) révélant des disparités entre les années (Figure 6). 2021 était apparu comme l'année où la biomasse relative était la plus basse sur la chronique après des valeurs assez constantes variant entre 5.5 et 7 % sur la période 2017-2022. Le suivi à long terme de cette communauté doit se poursuivre pour permettre de confirmer (i) que la proportion pico(phyto)planctonique augmentera majoritairement avec la ré-oligotrophisation du lac mais aussi possiblement avec le réchauffement de ses eaux (une hypothèse qui mériterait d'être testée en parallèle en conditions contrôlées de laboratoire) et (ii) que ce groupe indiquera une évolution du niveau trophique et de qualité des eaux du lac associées à un changement de son fonctionnement écologique.

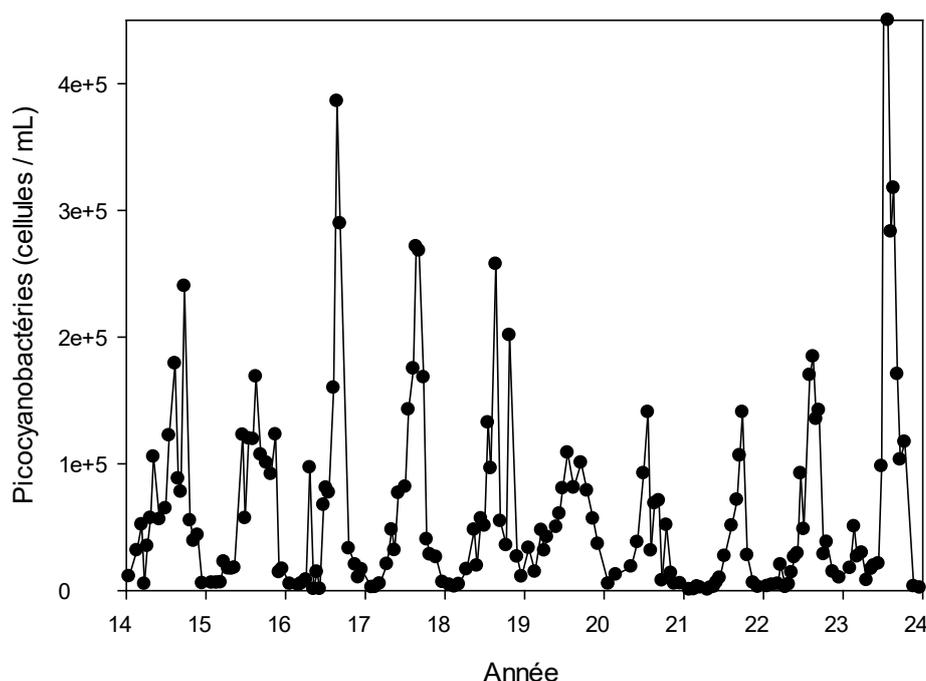


Figure 4. Évolution des concentrations moyennes de picocyanobactéries (en cellules/mL) entre 2.5 et 20 m de 2014 à 2023 inclus, dans le Léman, à la station SHL2.

Figure 4. Mean values of picocyanobacterial concentrations (in cells/mL) between 2.5 and 20 m depth from 2014 to 2023, at SHL2.

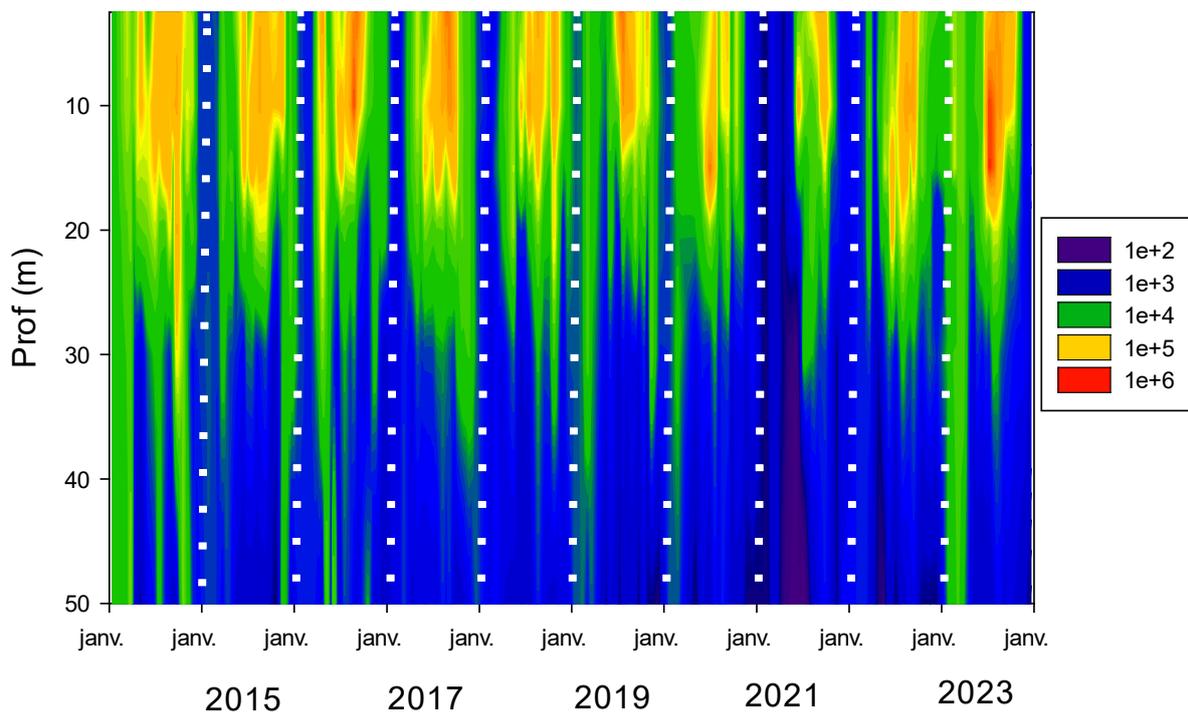


Figure 5. Evolution des concentrations de picocyanobactéries entre 2.5 et 50 m, de 2014 à 2023 inclus, dans le Léman à la station SHL2.

Figure 5. Pico-cyanobacterial concentrations between 2.5 and 50 m depth from 2014 to 2023, at SHL2.

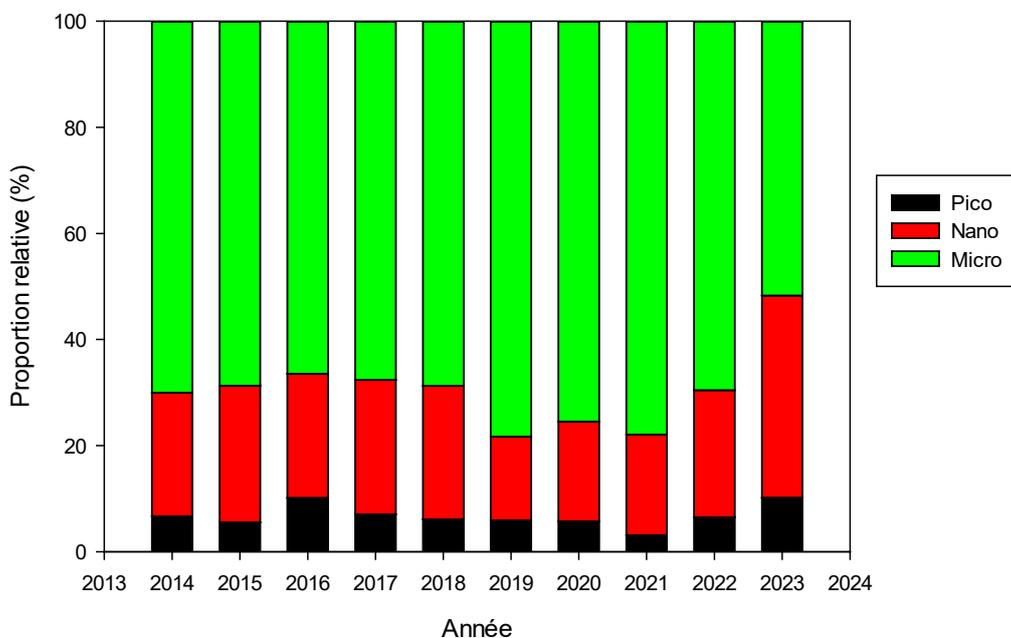


Figure 6. Evolution de la proportion (en %) de biomasse des compartiments pico-, nano- et microphytoplanctoniques dans le Léman à la station SHL2 pour la période 2014-2023 entre 0 et 18 m.

Figure 6. Evolution of the average proportion (in %) of the pico-, nano- and microphytoplankton biomass in Lake Geneva at SHL2 for the period 2014-2023.

La comparaison avec les deux autres lacs permet de constater, sur la période 2014-2023, le caractère bioindicateur de ce compartiment en lien avec le statut trophique de l'écosystème. Ainsi, la proportion la plus forte est trouvée au lac d'Annecy qui est oligotrophe depuis longtemps, et la proportion la plus faible est celle du Léman, toujours mésotrophe et en voie de ré-oligotrophisation. Comparativement, le lac du Bourget (longtemps oligo-mésotrophe et depuis peu oligotrophe) se situe entre les deux (Figure 7) mais on peut constater que la différence s'estompe entre ce dernier et le Léman (avec des valeurs de proportion picoplanctonique de 19.2% pour Annecy, 11.1% pour le Bourget et 8.9% pour le Léman).

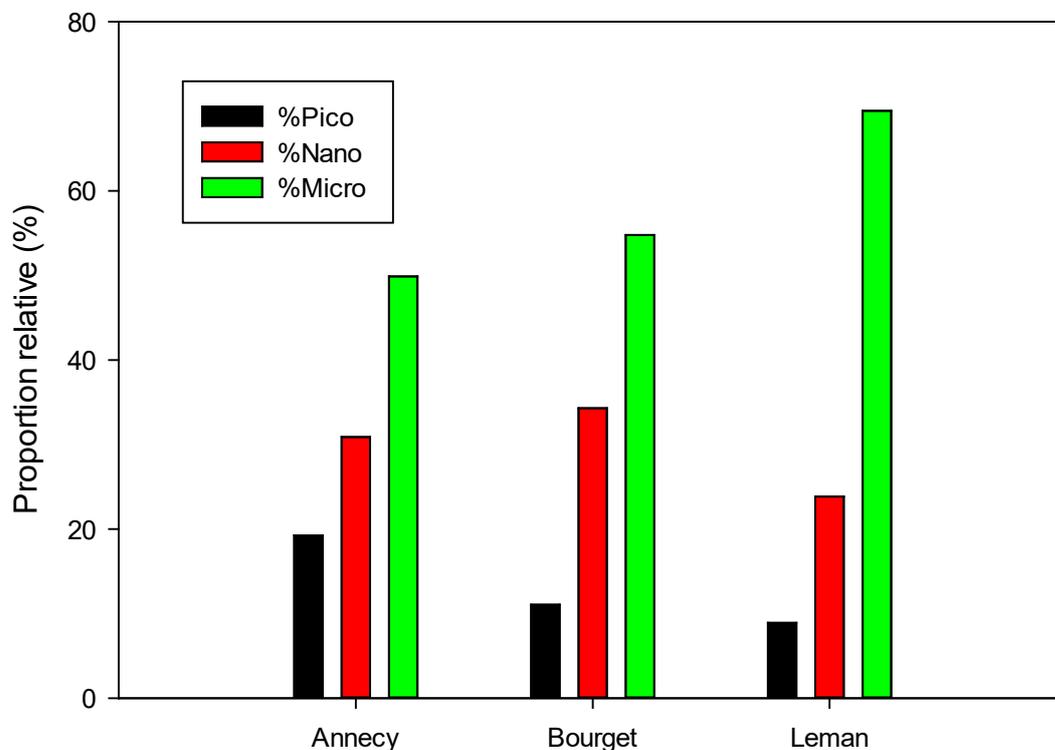


Figure 7. Evolution de la proportion (en %) de biomasse des compartiments pico-, nano- et microphytoplanctoniques dans les lacs Léman, d'Annecy et du Bourget pour la période 2014-2023.

Figure 7. Evolution of the average proportion (in %) of the pico-, nano- and microphytoplankton biomass in Lakes Annecy, Bourget and Geneva for the period 2014-2023.

6. CONCLUSION

Le picophytoplancton, majoritairement représenté par les picocyanobactéries, est une composante majeure du phytoplancton présente dans le Léman toute l'année et à toutes les profondeurs examinées jusqu'à 50 m. En plus de son rôle fonctionnel dans la production primaire globale ou en tant que communauté proie potentielle pour le zooplancton uni- et pluricellulaire, ce compartiment biologique est susceptible d'être un marqueur important de l'état de santé de l'écosystème. Ainsi, le suivi détaillé de ce compartiment sur le long-terme devrait permettre de confirmer que ce groupe est un indicateur clef de l'évolution du statut trophique de l'écosystème mais aussi de sa réponse corrélée au réchauffement climatique, c'est-à-dire à l'augmentation des températures des eaux de surface.

BIBLIOGRAPHIE

- Ammini, P., Zhong, X., Angia Sriram, P.R., Jacquet, S. (2014). Dynamics of auto- and heterotrophic picoplankton and associated viruses in Lake Geneva. *Hydrology and Earth System Sciences Discussion* 18, 1073-1084.
- Beatty, M.H., Parker, B.C. (1996). Relative importance of pico-, nano-, and microplankton to the productivity of Mountain Lake, Virginia. *Hydrobiologia* 331, 121–129.
- Castro Berman, M., Llamas, M.E., Minotti, P., Fermani, P., Quiroga, M.V., Ferraro, M.A., Metz, S., Zagarese, H.E. (2020). Field evidence supports former experimental claims on the stimulatory effect of glyphosate on picocyanobacteria communities. *Science of the Total Environment* 701, 134601.
- Chisholm, S.W., Olson, R.J., Zettler, E.R., Goericke, R., Waterbury, J.B., Welschmeyer, N.A. (1988). A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature* 334, 340-343.
- Courties, C., Vaquer, A., Trousselier, M., Lautier, J., Chrétiennot-Dinet, M.J., Neveux, J., Machado, C., Claustre, H. (1994). Smallest eukaryotic organism. *Nature* 370, 255.
- Domaizon, I., Savichtcheva, O., Debroas, D., Arnaud, F., Villar, C., Pignol, C., Alric, B., Perga, M.E. (2013). DNA from lake sediments reveals the long-term dynamics and diversity of *Synechococcus* assemblages. *Biogeosciences* 10, 3817-3838.
- Ezzedine, J., Jacquet, S. (soumis). Picocyanobacteria in lakes: a multi-proxy functional indicator?
- Guilmot, S., Jacquet, S. (2020). Le picoplancton: Vers un nouveau bio-indicateur global lacustre (PICOMIL). Rapport du pôle ECLA. Xxx pp.
- Jacquet, S., Barbet, D., Barbier, C., Cachera, S., Colon, M., Espinat, L., Girel, C., Guillard, J., Hamelet, V., Hustache, J.C., Lacroix, D., Laine, L., Leberre, B., Neasat, J., Paolini, G., Perga, M.E., Perney, P., Rimet, F. (2016). Suivi environnemental des eaux du lac du Bourget pour l'année 2015. Rapport INRA-CISALB-CALB, 205 pp.
- Jacquet, S., Cachera, S., Crépin, L., Goulon, C., Guillard, J., Hamelet, V., Hustache, J.C., Laine, L., Perney, P., Quéting, Ph., Raphy, J., Rasconi, S., Rautureau, C., Rimet, F., Tran-Khac, V. (2022). Suivi environnemental des eaux du lac du Bourget pour l'année 2021. Rapport INRAE-CISALB, 179 pp.
- Jacquet, S. (2022). Etude relative aux picocyanobactéries. Rapport de la CIPEL pour l'année 2021.
- Jacquet, S. (2023). Etude relative aux picocyanobactéries. Rapport de la CIPEL pour l'année 2022.
- Peloux, A. 2021. Les picocyanobactéries lacustres peuvent-elles être considérées comme un bio-indicateur fonctionnel ? Rapport de stage M2, Université de Lorraine, 46 pp.
- Personnic, S., Domaizon, I., Dorigo, U., Berdjeb, L., Jacquet, S. (2009). Seasonal and spatial variability of virio, bacterio- and picophytoplanktonic abundances in three peri-alpine lakes. *Hydrobiologia* 627, 99-111.
- Pomati, F., Shurin, J.B., Andersen, K.H., Tellenbach, C., Barton, A.D. (2019). Interacting temperature, nutrients and zooplankton grazing control phytoplankton size-abundance relationships in eight Swiss Lakes. *Frontiers in Microbiology* 10, 3155, 17 p.
- Rekik, A., Denis, M., Maalej, S., Ayadi, H. (2015). Spatial and seasonal variability of pico-, nano- and microphytoplankton at the bottom seawater in the north coast of Sfax, Eastern Mediterranean Sea. *Environmental science and pollution research international*. 22. 10.1007/s11356-015-4811-1. Xxx pp.
- Reymann, Q., Jacquet, S. (2015). Importance des facteurs environnementaux sur la croissance, la dynamique et la distribution des picocyanobactéries lacustres. Master 2 Biologie des micro-organismes spécialité micro-organismes, Université de Strasbourg. Xxx pp.
- Rimet, F. (2021). Le phytoplancton du Léman. Rapport CIPEL pour l'année 2020.
- Stockner, J., Callieri, C., Cronberg, G. (2000). Picoplankton and other non-bloom-forming cyanobacteria in lakes. Dans *The Ecology of Cyanobacteria*. p. 195-231.
- Takasu, H., Ushio, M., LeClair, J.E., Nakano, S. (2015). High contribution of *Synechococcus* to phytoplankton biomass in the aphotic hypolimnion in a deep freshwater lake (Lake Biwa, Japan). *Aquatic Microbial Ecology* 75, 69–79.
- Zhong, X., Berdjeb, L., Jacquet, S. (2013). Temporal dynamics and structure of picocyanobacteria and cyanomyoviruses in two large and deep peri-alpine lakes. *FEMS Microbiology Ecology* 86, 312-326.