

Evolution de paramètres clés indicateurs de la qualité des eaux et du fonctionnement écologique des grands lacs péri-alpins (Léman, Annecy, Bourget):

Etude comparative de trajectoires de restauration post-eutrophisation

Stéphan JACQUET^{1*}, Orlane ANNEVILLE¹ et Isabelle DOMAIZON¹

Ms. reçu le 16 juin 2012, accepté le 20 août 2012

Abstract

Long-term trend of physico-chemical and biological indicators of water-quality and functioning of large peri-alpine lakes (Lakes Geneva, Annecy and Bourget): A comparative study of ecosystem trajectories during re-oligotrophication. – Large and deep calcareous peri-alpine lakes in France and Western Europe (i.e. Lakes Bourget, Annecy and Geneva) are situated in a same eco-region. However, each of these ecosystems differs by the anthropogenic pressures, their size, morphology, catchment area and management. The comparative approach of these 3 ecosystems is therefore particularly interesting. Studying long-term changes of parameters revealing the water quality and ecological functioning of these lakes is thus very helpful to understand how efforts made by past until today have resulted and been or not an efficient answer to society requirement in terms of management and protection of these ecosystems. In this article, we present some key limnological parameters and important biological variables over at least the past 2 decades. We show that (i) peri-alpine lakes are very good examples of successful management and restoration at a time when a large majority of worldwide aquatic ecosystems suffer from eutrophication, (ii) restoration efforts must be continued in a context of climate change whose impacts on structure and functioning of these lakes remain a key issue without clear and evident answer yet.

Keywords: Lakes, eutrophication, restoration, re-oligotrophication, phosphorus, phytoplankton, zooplankton, fishes, transparency, temperature

Résumé

Les grands lacs carbonatés péri-alpins français et d'Europe occidentale (Annecy, Bourget, Léman) sont des systèmes profonds et situés dans une même écorégion, mais ayant subi des pressions anthropiques d'intensité variables et présentant des tailles, morphologies, bassin versant et pratiques de gestion différentes. Par conséquent l'analyse comparative de ces trois systèmes est particulièrement intéressante et pertinente, notamment pour observer leurs trajectoires en réponse aux

¹ INRA, UMR 42 CARTELE, 75 Avenue de Corzent, 74203 Thonon-les-Bains cedex, France.

* Correspondance: stephan.jacquet@thonon.inra.fr; Tél: +33 4 50 26 78 12; Fax: +33 4 50 26 07 60

mesures de restaurations entreprises. Aujourd'hui, l'évolution de la qualité de leurs eaux et de leur fonctionnement trophique nous renseigne sur les efforts consentis pour préserver ces écosystèmes et répondre à la demande sociétale en termes de gestion de ces milieux. Cet article est l'occasion de présenter quelques paramètres limnologiques clés et variables biologiques importantes rendant compte de cette évolution et révèle combien (i) les lacs péri-alpins constituent des cas exemplaires de restauration dans un monde où l'eutrophisation des écosystèmes dulçaquicoles est grandissante, (ii) l'effort doit perdurer dans un contexte de changement climatique dont les conséquences sur la qualité et le fonctionnement écologique des lacs sont encore difficiles à appréhender.

Mots-clés: Lacs, eutrophisation, restauration, réoligotrophisation, phosphore, phytoplancton, zooplancton, poissons, transparence, température

1. Introduction

L'enrichissement par les nutriments est reconnu comme l'une des pressions les plus menaçantes sur la qualité des eaux (Smith et al. 2006) au premier rang desquels le phosphore joue un rôle déterminant (Schindler et al. 2008). De nombreux lacs péri-alpins ont subit et répondu à un épisode d'eutrophisation au siècle dernier, puis ont connu une phase de restauration. Par conséquent, ils constituent aujourd'hui des cas d'étude privilégiés sur la manière dont des lacs profonds et tempérés, voisins de villes d'importance relativement grandes et assujettis à diverses pollutions avérées ou potentielles, réagissent aux changements de pression sur leur bassin versant.

Au cours des dernières décennies, des efforts importants ont été consentis par les pouvoirs publics pour restaurer les écosystèmes lacustres en proie à l'eutrophisation en agissant très largement sur la source de la pollution et en réduisant les apports en phosphore du bassin versant (via notamment la modernisation et/ou la fabrication de nouvelles stations d'épuration assurant la déphosphatation des eaux usées). Le retour à un état satisfaisant du fonctionnement des écosystèmes, conciliant l'ensemble des usages, n'est toutefois pas immédiat et ne peut se concevoir que sur le long terme (Jeppersen et al. 2005). La prise de conscience du lien entre les usages assurés par ces écosystèmes et leur qualité écologique est aujourd'hui manifeste. Elle se traduit par la mise en place d'une directive cadre sur l'eau pour améliorer et assurer le maintien d'une bonne qualité des plans d'eau à l'échelle de l'Europe.

Les lacs péri-alpins de la région occidentale des Alpes sont depuis des décennies sous auscultation dans le cadre de suivis écologiques financés par des syndicats ou commissions de gestionnaires (CIPEL, SILA, CISALB). Aujourd'hui ces suivis font partie intégrante d'un observatoire appelé SOERE GLACPE (Système d'Observation et d'Expérimentation, sur le long terme, pour la Recherche en Environnement sur les Grands Lacs Péri-alpins) dont l'ambition est d'observer, comprendre et *in fine* modéliser l'évolution de l'état et les fonctionnements écologiques de ces lacs soumis aux modifications des pressions anthropiques locales et aux changements globaux en cours. Ce SOERE s'inscrit dans une stratégie natio-

nale et internationale de démarche «observatoire» visant à consolider les connaissances scientifiques sur la base de la collecte des données à long terme, de la stabilisation/optimisation des indicateurs de qualité, et l'évaluation des services écosystémiques (Maresca et al. 2011). La nécessaire protection et gestion des grands lacs péri-alpins revêt des enjeux portant à la fois sur l'eau potable, la pêche, le tourisme, ou plus récemment la biodiversité. La pérennisation des suivis est d'autant plus critique que les lacs péri-alpins ne sont pas à l'abri de nouvelles menaces qui pèsent sur la qualité de leurs eaux et de leur fonctionnement écologique. Bien que la pollution nutritive soit assez largement endiguée dans ces lacs, les efforts doivent toutefois être poursuivis et la vigilance reste de mise concernant les polluants nutritifs. Mais aujourd'hui les nouveaux défis concernent plus particulièrement la compréhension des effets (i) de polluants (ré-émergeants tels que les micropolluants organiques persistants), les molécules pharmaceutiques, (ii) de la colonisation par des espèces invasives (introduites ou naturellement colonisatrices), (iii) du changement climatique.

Pour ne citer qu'un exemple, l'influence possible du changement climatique (symbolisée ici par la température et la dynamique de stratification de la masse d'eau) a déjà été observée au Léman sur (i) la dynamique et la production du phytoplancton (Anneville et al. 2002; Tadonlélé 2010), (ii) la croissance et la prédation exercée par le zooplancton (Anneville et al. 2009; Anneville et al. 2010) ou encore (iii) le recrutement larvaire et la régulation de certaines populations de poissons (Gillet et Quéting 2006; Anneville et al. 2009) et il n'est pas exclu que le réchauffement des eaux puisse conduire à une détérioration de la qualité des eaux en stimulant la croissance du phytoplancton, notamment d'espèces indésirables comme certaines cyanobactéries (Paerl et Huisman 2008; Shatwell et al. 2008; Gallina et al. 2010).

Dans cet article, nous examinons les évolutions inter-annuelles en période hivernale et/ou estivale ou sur l'ensemble de l'année de variables limnologiques clés et de paramètres biologiques importants pour les 3 grands lacs péri-alpins que sont le Léman, les lacs d'Annecy et du Bourget. En guise de conclusion, quelques hypothèses concernant les tendances évolutives à venir pour ces 3 lacs sont proposées.

2. Matériel et méthodes

2.1. Présentation des lacs et de la stratégie d'échantillonnage

Les caractéristiques principales des lacs Léman, d'Annecy et du Bourget sont résumées dans la table 1. Le suivi environnemental des lacs péri-alpins est effectué à une station de référence, appelée SHL2 (Léman), point B (lac du Bourget) et GL (pour le grand bassin du lac d'Annecy), qui se situe dans la zone la plus profonde des lacs et distante de plusieurs kilomètres des principaux tributaires. Ces stations de prélèvement sont considérées comme étant caractéristiques de la zone pélagique, peu influencée par les apports locaux terrigènes et les perturbations locales liées à certaines activités anthropiques (ex: ports). Elles rendent ainsi relativement bien compte du fonctionnement réel au sein de la masse d'eau et de sa réponse aux perturbations plus globales. Les échantillonnages sont réalisés à un pas de temps mensuel et depuis les années 80, bimensuel au printemps, été et automne. Le suivi standardisé selon des protocoles normalisés a débuté dans les années 1970 pour le Léman et 1990 pour les lacs d'Annecy et du Bourget. Les chroniques ne permettent donc pas une comparaison sur le très long terme mais chacune rend compte de l'effort opéré sur chaque écosystème depuis au moins le milieu des années 1990 jusqu'à 2010 inclus.

Table 1. Caractéristiques majeures des lacs du Bourget, d'Annecy et du Léman.

| | Bourget | Annecy | Léman |
|--|---------|--------|-------|
| Longueur maximale (km) | 18 | 14.6 | 72.3 |
| Largeur maximale (km) | 3.4 | 3.1 | 13.8 |
| Surface, aire (km ²) | 44.5 | 26.5 | 580.1 |
| Altitude (m) | 231.5 | 447 | 372 |
| Profondeur maximale (m) | 147 | 65 | 309 |
| Profondeur moyenne (m) | 80 | 42 | 152.7 |
| Volume total (km ³) | 3.6 | 1.13 | 89 |
| Surface du bassin versant (km ²) | 560 | 278 | 7975 |
| Temps de résidence des eaux (an) | 8.5 | 3.5 | 11.5 |

2.2. Variables présentées

Température. De 1974 à 1991, la température de l'eau était mesurée à différentes profondeurs entre la surface et le fond du Léman. Par la suite, l'utilisation de sondes multiparamètres pour l'ensemble des lacs (Ponselle, ME, Meeresch Technik, Sea & Sun technology GmbH, SeaBird) a permis d'une part la réalisation d'un profil thermique continu et, d'autre part, de renseigner de façon instantanée d'autres

paramètres tels que la conductivité, la concentration en chlorophylle *a* et en oxygène dissous. Pour le Bourget, l'utilisation des sondes a débuté dès 1981. Une inter-calibration est régulièrement opérée entre sondes par le laboratoire INRA de Thonon.

Transparence. Elle est mesurée à l'aide d'un disque blanc de 30 cm de diamètre que l'on plonge dans l'eau. La transparence correspond à la profondeur à laquelle ce disque n'est plus visible par l'opérateur.

Phosphore. Les concentrations en phosphore total (P_{tot}) et phosphore dissous (PO₄) sont dosées sur des échantillons provenant de profondeurs discrètes entre la surface et le fond des lacs. Elles sont dosées à partir d'un sous-échantillonnage d'environ 20 mL. La concentration du phosphore total (P_{tot}) est mesurée après minéralisation de l'échantillon par ajout de persulfate d'ammonium, d'acide sulfurique et autoclavage. L'analyse colorimétrique pour P_{tot} et PO₄ consiste à rajouter un réactif (molybdate d'ammonium, acide sulfurique, acide ascorbique et tartrate de potassium et d'antimoine) et à doser par spectrophotométrie (VARIAN). Ces dosages sont effectués selon un protocole AFNOR standardisé: <http://www.thonon.inra.chimie.net/page/public/analyses.asp>.

Phytoplancton. Des échantillons d'eau brute sont prélevés dans la couche 0-18 m avec un appareil intégrateur breveté développé par Pelletier et Orand (1978). Pour les lacs d'Annecy et du Léman, cette profondeur d'intégration était de 0-10 m avant 2001 et 2002, respectivement. Pour le lac du Bourget, la profondeur d'intégration était de 2,5 fois la transparence du disque blanc jusque 2005 inclus puis 0-20 m après à chaque campagne. Après récolte, les échantillons d'eau sont immédiatement fixés au lugol. Pour chaque échantillon, 25 ml sont versés dans une chambre Utermöhl (cylindre surmontant une lame à chambre de sédimentation; Utermöhl 1931) et laissés à sédimenter pendant au moins 12 heures à l'abri de la lumière et de la chaleur. Le dénombrement est réalisé, en microscopie inversé (Zeiss), afin de procéder à l'examen qualitatif et quantitatif du phytoplancton.

Le comptage des picocyanobactéries est opéré au moyen d'un cytomètre en flux, technologie permettant le dénombrement rapide d'un grand nombre de particules ou cellules (jusqu'à plusieurs milliers par seconde) en suspension dans un liquide et la discrimination de sous-populations homogènes sur des critères de fluorescence et de diffusion de la lumière (en relation avec la «taille», la forme et la structure des particules). Le cytomètre en flux utilisé pour l'analyse des échantillons issus des lacs péri-alpins est le cytomètre de pailleuse FACSCalibur™ (Becton Dickinson).

son), équipé d'une source laser de puissance 15 mW à la longueur d'onde fixe de 488 nm. Les dénombrements de picocyanobactéries sont effectués depuis 2003.

Les abondances ont été converties en biomasses (donnée en $\mu\text{g/L}$) à partir des biovolumes propres à chaque espèce (Druart et Rimet 2008).

Les espèces dont la taille est inférieure à $20 \mu\text{m}$ et dont le biovolume est inférieur à $10\,000 \mu\text{m}^3$ sont rangées dans la classe de taille nanoplanctonique. Celles qui ont une longueur supérieure à $20 \mu\text{m}$ et/ou un biovolume supérieur à $10\,000 \mu\text{m}^3$ sont rangées dans le microphytoplancton.

Plusieurs indices basés sur la composition phytoplanctonique ont été développés par différents auteurs ces dernières années pour évaluer l'état écologique des lacs. Certains indices ont fait l'objet de tests sur les trois grands lacs péri-alpins suivis par l'INRA de Thonon-les-Bains (Kaiblinger et al. 2009), et c'est l'indice de Brettum (1989) qui a présenté les meilleurs résultats (meilleure discrimination du niveau trophique des différents lacs testés) et qui est donc proposé ici. L'indice de Shannon (1948) est également proposé pour apprécier l'évolution de cet indice de diversité. Le calcul de ces indices est précisé dans l'Annexe 1.

Zooplancton. L'échantillonnage est réalisé à l'aide d'un filet de vide de maille de $212 \mu\text{m}$, lors de traits verticaux réalisés depuis 50 mètres jusqu'en surface. Les échantillons sont fixés au formol à 5%. Le dénombrement des micro-crustacés présenté ici a été réalisé au microscope standard (Olympus BX40) sur lame de comptage à partir d'un sous-échantillon. Les abondances sont données en nombre d'individus par m^2 . Aucune donnée n'est disponible pour l'année 2001 pour le Léman en raison du développement d'algues filamenteuses ayant empêché un échantillonnage efficace et l'observation du zooplancton. Pour les mois où certaines données sont manquantes, des moyennes ont été effectuées à partir des valeurs des années n-1 et n-2.

Poissons. Les statistiques de pêche utilisées ici sont issues des déclarations de capture des pêcheurs professionnels. Seuls le corégone (*Coregonus lavaretus*) et la perche (*Perca fluviatilis*), les deux principaux poissons destinés à la vente, sont considérés dans cette étude. Les valeurs ont été ramenées à une unité de poids capturé par hectare. Cette conversion ne permet donc pas de réaliser une comparaison entre écosystèmes ou entre espèces pêchées puisque l'effort de pêche est très différent. En effet, sur le lac du Bourget, on comptait 120 pêcheurs professionnels entre 1970 et 1982, 42 entre 1983 et 1986, entre 20 et 30 (avec la moitié de ce nombre concernant d'anciens pêcheurs professionnels retraités mais toujours en activité) entre

1987 et 1994, et entre 8 et 10 depuis 1995 (source CISALB). Pour le Léman, sur la période analysée, le nombre de licences professionnelles a varié entre 130 et 150 (source CIPEL). Enfin, au lac d'Annecy, s'il y avait entre 35 et 40 licences avant 1971, cette date a marqué une chute drastique du nombre de pêcheurs professionnels (ceci en raison d'une loi obligeant à ce que la pêche devienne l'unique source de revenus de ces professionnels qui avaient souvent plusieurs métiers) qui est passé dès 1972 à moins de 10. Entre 1972 et 1990, le nombre a réduit régulièrement jusque 4. Ce nombre de 4 licences s'est maintenu entre 1990 et 2010 (source SILA). La Figure présentée permettra donc surtout d'observer les grandes tendances de l'évolution des captures.

3. Résultats et discussion

De nombreux paramètres sont mesurés sur les 3 grands lacs péri-alpins et nous en avons sélectionné quelques uns rendant compte de l'évolution de la qualité des eaux et de l'état trophique de ces écosystèmes.

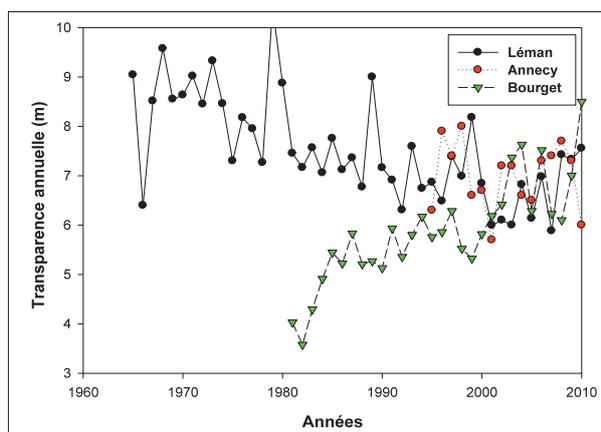


Fig. 1A. Evolution of the annual mean transparency.

Fig. 1A. Evolution of annual mean transparency.

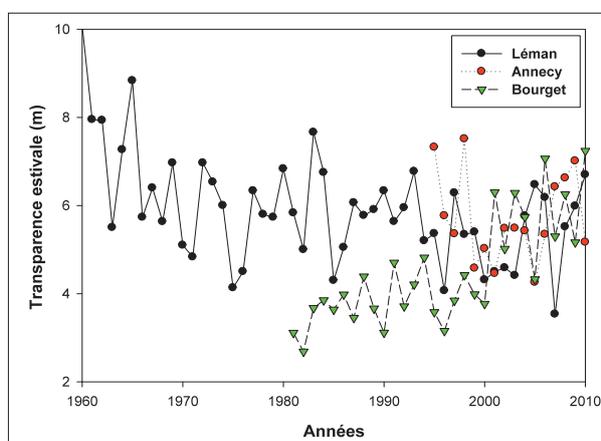


Fig. 1B. Evolution of the mean transparency in summer.

Fig. 1B. Evolution of mean transparency in summer.

3.1. Evolution de la transparence

Au regard des valeurs moyennes annuelles, la transparence du Léman mesurée en zone pélagique ne semble pas s'être améliorée depuis la fin des années 1960 début 1970 passant d'environ 9 m à moins de 8 m en 2010 (Fig. 1A). Comparativement, une nette tendance à l'augmentation de la transparence est enregistrée au lac du Bourget depuis le début des années 1980, passant d'environ 4 m à plus de 7 m aujourd'hui. Sur les 15 dernières années, la transparence au lac d'Annecy oscille entre 6 et 8 m. Sur la période permettant de comparer les 3 écosystèmes, c'est-à-dire depuis 1995 inclus, seule la tendance au Bourget se confirme alors que les fluctuations enregistrées pour les deux autres lacs ne permettent pas de dégager de tendance évidente, que ce soit à partir de moyennes annuelles ou estivales (Fig. 1A, 1B). Les valeurs médianes de transparence pour la période 1995-2010 révèlent que le lac d'Annecy est le plus clair (avec 7,2 m) suivi du Léman (avec 6,9 m) puis du Bourget (6,3 m) mais la disparition de l'efflorescence à *Planktothrix rubescens* sur le lac du Bourget depuis fin 2009 explique la transparence moyenne annuelle (et estivale) la plus élevée au Bourget en 2010. A noter que, selon les critères de classification de l'OCDE (1982), les valeurs précédemment citées conduiraient à classer actuellement les 3 lacs dans un état oligotrophe.

3.2. Evolution du phytoplancton

La transparence est un paramètre simple à mesurer qui rend compte majoritairement, notamment dans la zone pélagique des grands lacs profonds tempérés froids, de l'importance de la biomasse phytoplanctonique. Les Figs. 2 à 5 présentent l'évolution inter-annuelle de la biomasse et des proportions des principales classes phytoplanctoniques, la part relative des formes nano- (<20 µm) vs. micro-planctoniques (>20 µm) ainsi que les valeurs de l'indice de Brettum (mises en lien avec le phosphore total). Pour le lac d'Annecy, les valeurs de biomasse phytoplanctonique (sur la chronique 1995-2010) sont globalement faibles, avec une valeur minimale observée en 2010. Dans ce lac, les diatomées et les chrysophycées sont les classes phytoplanctoniques dominantes. Les taxons mixotrophes (eg. *Dinobryon*), caractéristiques de milieux pauvres en nutriments présentent des biomasses relatives élevées et en constante augmentation depuis 2006. Ces taxons mixotrophes utilisent l'osmotrophie ou la phagotrophie pour obtenir des éléments nutritifs en conditions de ressources limitantes. En système oligotrophe ou en période d'appauvrissement du milieu en phosphore (par exemple dans l'épilimnion lacustre en période de stratification estivale), la mixotrophie offre ainsi un avan-

tage compétitif non négligeable à ces microalgues photosynthétiques ayant une double compétence alimentaire (Stickney et al. 2000; Domaizon et al. 2003). A l'inverse des taxons mixotrophes, les taxons sensibles au broutage, telles que les Chlorophycées disparaissent régulièrement, au même titre que les taxons indicateurs de milieux riches en nutriments (Domaizon et al. 2011). La forte proportion des formes nanoplanctoniques comparativement aux formes de plus grande taille ($69,9 \pm 15,2\%$; valeur moyenne sur la chronique) corrobore le schéma général d'un écosystème oligotrophe. Enfin, l'évolution de l'indice de Brettum (e.g. $IB=4,38 \pm 0,15$; valeur moyenne sur la chronique 1995-2010 et oscillant entre 4,1 et 4,6) indique une très bonne qualité trophique du lac depuis la fin des années 1990. Dans le cas du Lac du Bourget, la biomasse phytoplanctonique a augmenté de 1995 à 2008, mais, les années 2009 et 2010 sont marquées par une nette diminution, avec les plus faibles biomasses mesurées sur toute la chronique (1995-2010). Si l'on compare les années 2006 et 2010 par exemple, les biomasses estimées sont divisées par 4. Cette dynamique s'explique très largement par la disparition de la cyanobactérie *P. rubescens* qui était fortement présente jusqu'à la fin de l'été 2009 et qui a presque entièrement disparu depuis (Jacquet et al. 2011). Parallèlement, les proportions des diatomées et des chrysophycées ont augmenté fortement, rappelant la structure observée au lac d'Annecy. L'indice de Brettum reste toutefois plus faible et relativement stable (e.g. $IB=3,42 \pm 0,42$ en moyenne et oscillant entre 2,8 et 3,9) comparativement au lac d'Annecy révélant que les espèces sont encore très différentes entre ces deux écosystèmes, ce que corrobore la dominance du micro- sur le nano-phytoplancton dans le lac du Bourget (% du nanophytoplancton = $17,7 \pm 9,1\%$ sur l'ensemble de la chronique). Pour le Léman, comme pour les autres lacs, l'année 2010 est celle pour laquelle la biomasse a été la plus faible sur l'ensemble de la chronique. On n'observe toutefois pas, pour ce lac, de tendance nette à la diminution

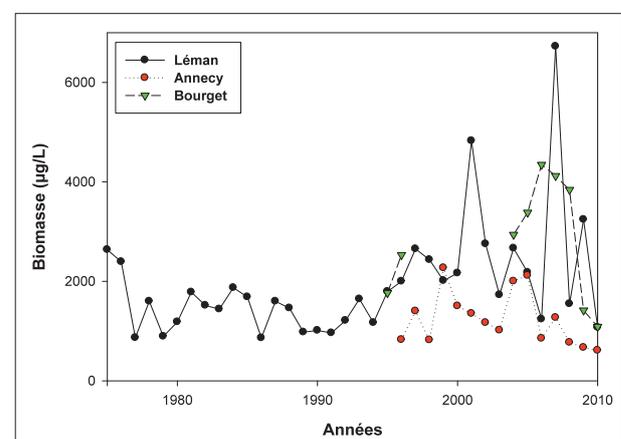


Fig. 2. Evolution de la biomasse phytoplanctonique annuelle.
Fig. 2. Evolution of annual mean phytoplanktonic biomass.

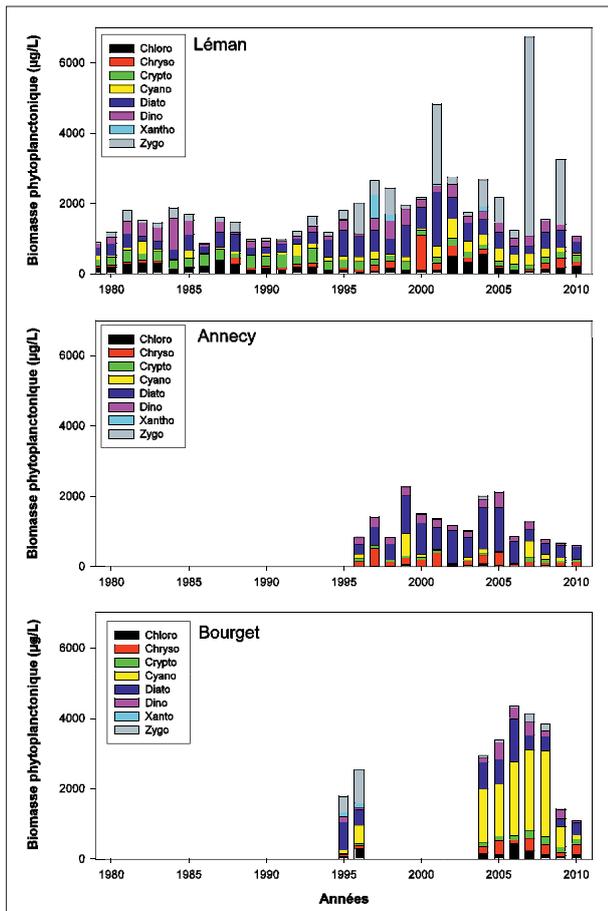


Fig. 3. Evolution (moyennes annuelles) des principales classes phytoplanktoniques.

Fig. 3. Evolution of the annual mean biomass of phytoplanktonic classes. (Chloro=Chlorophyceae, Chryso=Chrysophyceae, Crypto=Cryptophyceae, Cyano=Cyanobacteria, Diato=Diatoms, Dino=Dinophyceae, Xanto=Xanthophyceae, Zygo=Zygophyceae)

même si l'indice de Brettum (plus bas en moyenne que pour les deux autres lacs (e.g. IB=2,95±0,29), mais en augmentation depuis 1974 (étant passé de 2,5 à 3,5)) montre une amélioration de la qualité des eaux révélée par l'augmentation de la proportion des groupes fonctionnels caractéristiques des milieux pauvres en nutriments (CIPEL 2011). La part relative des formes nanoplanctoniques est encore faible dans le cas du Léman et assez comparable à celle du lac du Bourget (18,5±11,2% sur l'ensemble de la chronique). Un compartiment phytoplanktonique, peu considéré dans le cadre du suivi écologique des lacs péri-alpins, mais qu'il serait particulièrement intéressant de détailler dans le contexte de ré-oligotrophisation des lacs, est celui des picocyanobactéries (Fig. 6). De part leur petite taille (<3 µm), et leurs avantages compétitifs sur les plus grosses cellules vis-à-vis des ressources alimentaires mais également de la lumière, il est attendu que les espèces picophyto-

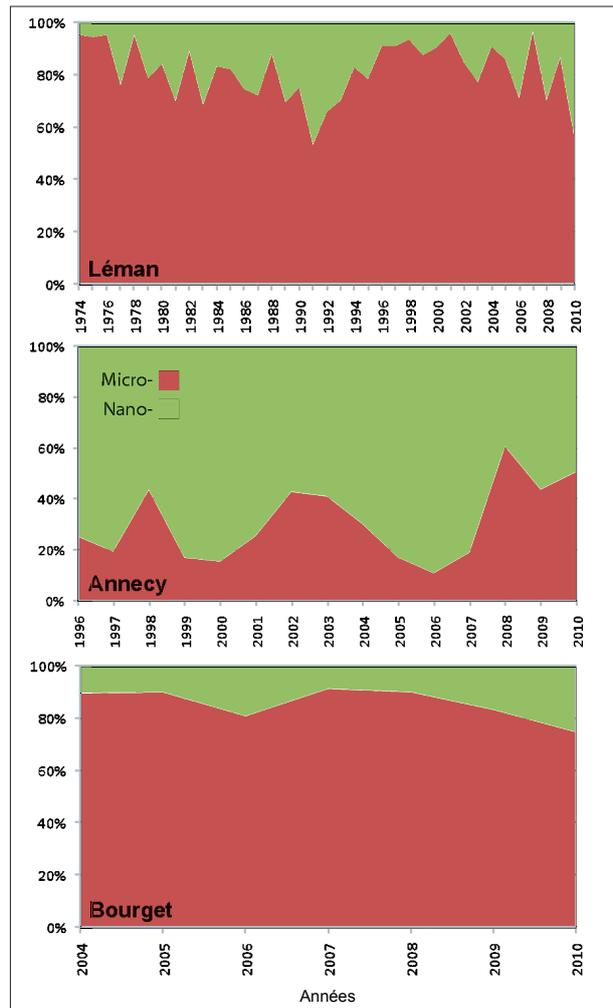


Fig. 4. Evolution de la proportion (moyenne annuelle) entre formes nano- et microphytoplanktoniques (Attention aux différentes échelles dans le temps).

Fig. 4. Evolution of the annual mean relative proportion between the nano- and micro-phytoplankton.

planctoniques, et notamment les picocyanobactéries, deviennent prédominantes dans les écosystèmes pauvres en nutriments. A ce jour, nous ne pouvons comparer les lacs d'Annecy et du Bourget que depuis 2003. Nous savons aujourd'hui que les picocyanobactéries riches en phycoérythrine (e.g. *Synechococcus*) dominent très largement le compartiment picophytoplanktonique qui pourrait à certains moments et profondeurs participer de manière significative à la production primaire totale. Comme attendu, ce compartiment est plus représentatif au lac d'Annecy avec des concentrations sur la chronique 2003-2011 deux fois supérieures en moyenne annuelle, mais, pouvant en périodes hivernales et printanières être 7 à 10 fois supérieures que celles enregistrées au lac du Bourget (Fig. 6). De manière encore plus marquée, ce compartiment picophytoplanktonique est en abondance relative vis-à-vis de l'ensemble du phytoplankton 15 fois supérieur à Annecy comparativement au

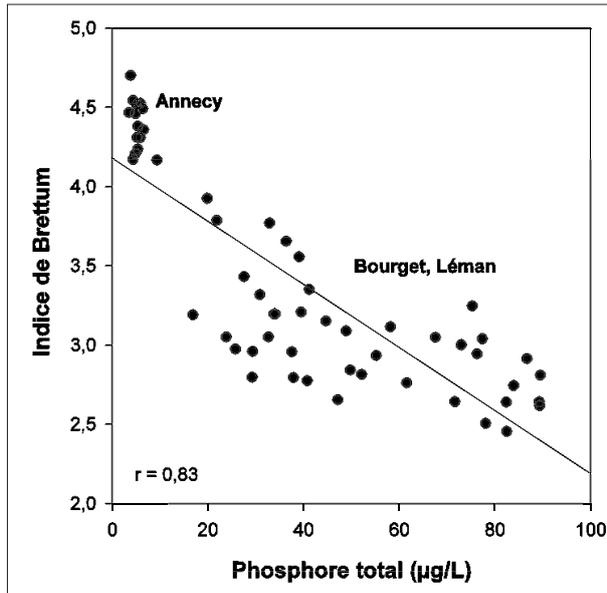


Fig. 5. Relation entre le phosphore total et l'indice de Brettum (valeurs moyennes annuelles).
 Fig. 5. Relationship between total phosphorus and the Brettum index (annual means).

Bourget sur la chronique 2004-2011, mais ce rapport a évolué de manière significative depuis 2010 au Bourget avec la disparition de *P. rubescens*, toutes saisons confondues. Au final, les picocyanobactéries jouent très certainement un rôle écologique de tout premier plan au sein de la boucle microbienne et du transfert de la matière vers les maillons trophiques supérieurs dans les lacs péri-alpins et ce rôle pourrait être renforcé dans les années à venir au Léman et au Bourget (Domaizon et al. 2003, Jacquet et al, 2012). Pour clore ce chapitre portant sur le phytoplancton, l'indice de diversité de Shannon est proposé en Fig. 7 permettant d'observer l'hétérogénéité des valeurs de cet indice de biodiversité phytoplanctonique et son évolution au cours du temps au sein des 3 lacs. Il relate à la fois la richesse et la proportion relative des taxons et apparait comparable au Léman et au Bourget avec des valeurs supérieures à celle d'Annecy. Toutefois, il semble que cette diversité ait baissée au cours de la dernière décennie pour les deux premiers lacs et que depuis 2008 la diversité phytoplanctonique soit désormais comparable dans les 3 écosystèmes. Cette homogénéisation est potentiellement à mettre en lien avec la relative homogénéisation des caractéristiques chimiques (teneurs en P notamment) dans ces 3 lacs.

3.3. Evolution du phosphore

Dans les milieux lacustres, le phosphore est l'élément nutritif essentiel, reconnu comme étant un facteur limitant et de maîtrise de la croissance cellulaire, et,

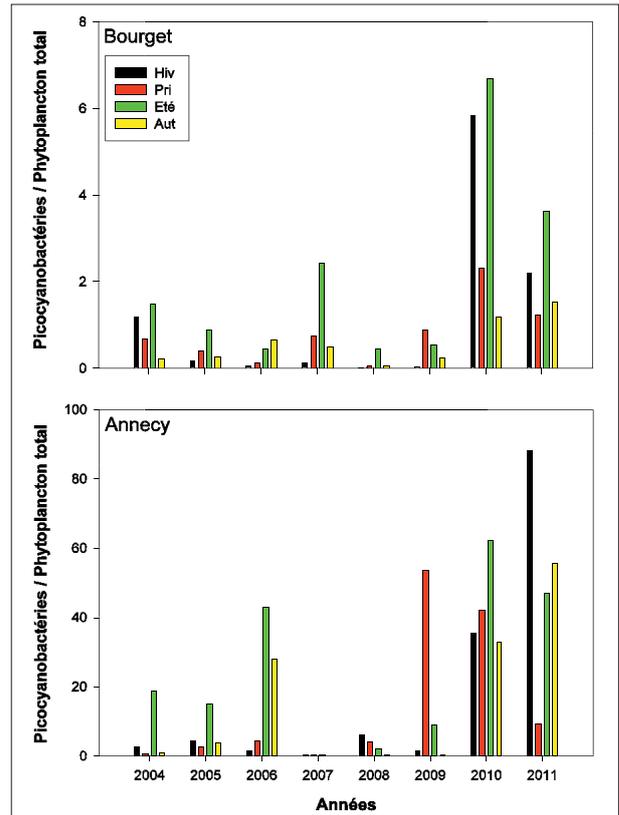


Fig. 6. Evolution de la proportion relative des picocyanobactéries par rapport au phytoplancton total (moyennes saisonnières entre 0 et 20 m). Attention à la différence d'échelle
 Fig. 6. Evolution of the seasonal mean relative proportion of the picocyanobacteria related to the total phytoplankton. Notice the different scales.

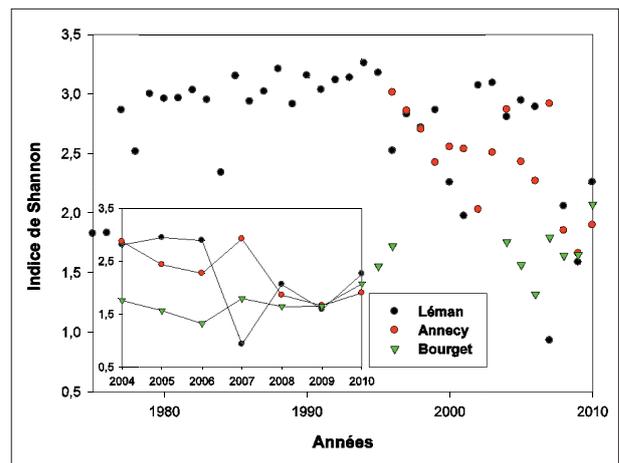


Fig. 7. Evolution de l'indice de Shannon (moyennes annuelles). L'encart est un zoom sur la période 2004-2010.
 Fig. 7. Evolution of the Shannon index (annual means). The insert corresponds to a zoom for the 2004-2010 period.

rendant compte de manière relativement fidèle de la biomasse et du développement phytoplanctonique. Toutefois la relation positive entre teneur en phosphore et biomasse phytoplanctonique est rare-

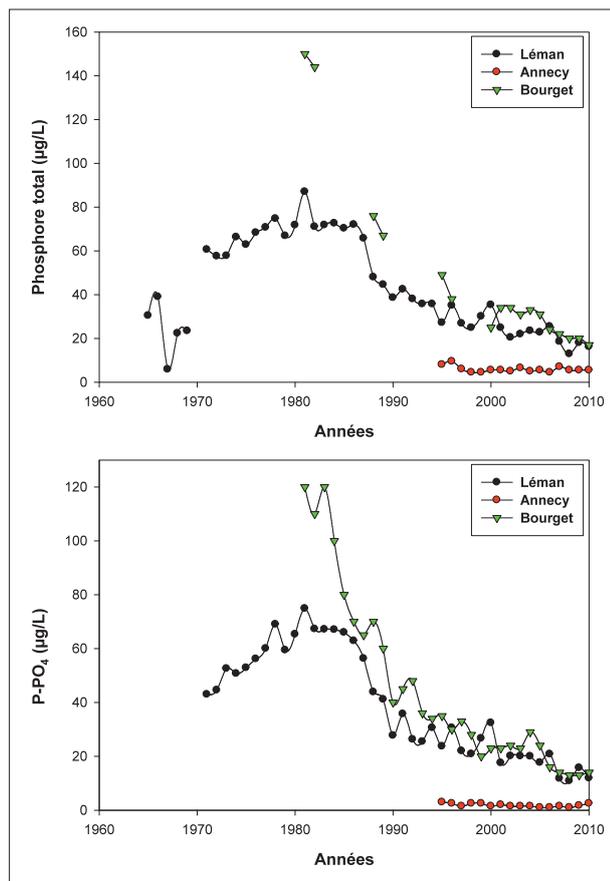


Fig. 8. Evolution des concentrations moyennes hivernales du phosphore total et des phosphates.

Fig. 8. Evolution of total phosphorus and P-PO₄ concentrations in winter.

ment linéaire (Watson et al. 1992). Si une baisse très importante des concentrations en phosphore total et dissout a été clairement obtenue et enregistrée au cours des dernières décennies (Fig. 8), pour le Léman et le lac du Bourget (passant d'environ 100 µg/L à environ 20 µg/L voire moins), l'évolution de la biomasse phytoplanctonique présente une toute autre tendance. En effet, les concentrations en phosphore mesurées dans le Léman semblent encore trop importantes pour agir comme facteur limitant et conduire à une baisse significative de l'abondance du phytoplancton. Sur la base de notre expérience et de la littérature portant sur le sujet, nous pensons que la limitation de la croissance phytoplanctonique par le phosphore ne commencera à s'observer que lorsque les concentrations annuelles descendront en dessous du seuil des 10-15 µg/L. Toutefois, la communauté phytoplanctonique ne reste pas insensible aux baisses des concentrations de phosphore. En effet, on observe une restructuration de la communauté au Léman et au lac du Bourget avec le développement d'espèces plus adaptées aux conditions environnementales (Anneville et al. 2002; Jacquet et al. 2011) et la recrudescence/apparition d'espèces plutôt indi-

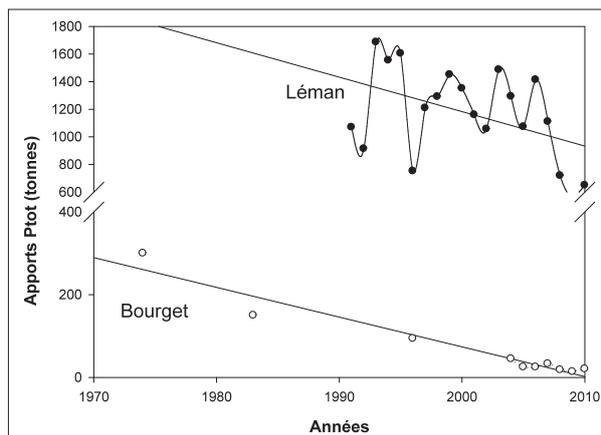


Fig. 9. Evolution des apports (ou charge externe) par les principaux tributaires du Léman et du lac du Bourget.

Fig. 9. Evolution of external loading of total phosphorus (from the watershed) for Lakes Geneva and Bourget.

catrices de milieux mésotrophes-oligotrophes (Anneville et al. 2005; Jacquet et al. 2011), comme l'indique l'indice de Brettum dont les valeurs sont par ailleurs significativement corrélées avec celle du phosphore (Fig. 5). Les concentrations en phosphore au lac d'Annecy ont très peu varié au cours des 15 dernières années, oscillant entre 4,5 et 9,5 µg/L pour le P_{tot} et entre 1 et 3 µg/L pour le PO₄-P, et conférant très largement à ce lac un statut oligotrophe. Comparativement, les lacs Léman et du Bourget présentaient des concentrations en 2010 de 22 et 17 µg/L, leur conférant encore un statut mésotrophe d'après la classification à valeurs limites déterminées de l'OCDE (1982).

Ce phosphore vient initialement du bassin versant et ses origines sont variées (agriculture, industrie, domestique), toutefois les pollutions domestiques (eaux usées) ont été identifiées comme ayant contribué largement aux phénomènes d'eutrophisation observés dans les années 1970-80. L'effort qui a été consenti pour réduire les apports du bassin versant au lac est particulièrement clair sur la Fig. 9 sur laquelle sont résumés les apports issus des principaux tributaires de ces lacs, à savoir la Leysse et le Sierroz pour le lac du Bourget et, le Rhône, La Dranse, l'Aubonne, la Venoge et d'autres rivières secondaires pour le Léman. A notre connaissance, aucune donnée de ce type n'est disponible pour le lac d'Annecy. Cette Figure nous renseigne sur les quantités des apports en P_{tot} et les différences entre ces écosystèmes mais surtout, on constate que la pente de la droite (de régression) symbolisant l'abatement est équivalente entre les lacs Léman et du Bourget. Ceci suggère que les efforts consentis pour gérer les apports en P dans ces deux lacs ont été très similaires, conduisant à une réduction de la charge externe dans des proportions comparables pour ces deux écosystèmes, et ce sur la même période de temps. En

2010, les apports étaient d'environ 20 tonnes au Bourget et 650 tonnes au Léman. Le rapport d'environ 30 de ces apports entre les deux lacs trouve sûrement une explication au regard du rapport entre les volumes d'eau (25) et bassins versant (15) de ces écosystèmes. Il est également intéressant de noter que, pour ces deux lacs, le rapport entre la surface du bassin versant à celle du lac est à peu près similaire (11,5 à 12,5), expliquant sûrement en partie les cinétiques de concentrations en P_{tot} et PO₄-P très similaires entre les deux lacs depuis la fin des années 1980. Il est toutefois important de rappeler ici que le déficit pluviométrique enregistré ces dernières années a considérablement favorisé la baisse des quantités de phosphore arrivant aux lacs et qu'il convient donc de rester vigilant et de continuer à poursuivre les efforts, dans l'expectative d'un retour «à la normale» des précipitations ou plutôt de l'accroissement attendu d'événements extrêmes avec fortes pluies; (OCDE 2012).

3.4. Evolution du zooplancton

Compartiment clef dans le fonctionnement des écosystèmes lacustres, le zooplancton nous renseigne sur l'organisation des réseaux trophiques qui est elle-même intimement liée à l'état trophique des écosystèmes lacustres (Fig. 10). Bien qu'il n'existe pas d'indice de qualité des eaux standardisé à partir des communautés zooplanctoniques, l'étude de ce compartiment dont la structure est soumise à des pressions de régulation complexes (quantité et qualité des ressources phytoplanctoniques, pression de prédation des zooplanctonophages, conditions thermiques ayant des effets directs ou indirects sur ce compartiment; Masson et al. 2004) donne toutefois des indications intéressantes quant à l'évolution des systèmes pélagiques. Dans le cas du Léman, il est observé une tendance à la baisse depuis 1984 de l'abondance des microcrustacés et celle-ci est fortement conditionnée par la baisse des cladocères (Daphnies) et des cyclopoïdes. Au lac du Bourget, une augmentation des effectifs moyens annuels de cyclopoïdes et surtout des cladocères (Daphnies) est observée depuis 2009 ainsi qu'une décroissance de l'abondance moyenne des calanoïdes (en particulier *E. gracilis*). Les abondances moyennes annuelles des microcrustacés estimées sur le lac d'Annecy, fluctuent modérément sur la période 1995-2010, sans tendance évidente. Toutefois, en terme de structure du peuplement zooplanctonique, il est notable qu'une très nette tendance à l'augmentation est observée pour les calanoïdes à partir de 2004: ce groupe très peu représenté dans l'assemblage zooplanctonique avant 2004, atteint des proportions allant jusqu'à 34-36% des microcrustacés en 2008-2009. Sur la période permettant de comparer les

3 écosystèmes (2004-2010), on constate que les effectifs totaux moyens en microcrustacés ne sont pas significativement différents (avec env. 380 000 individus/m² au Léman, 354 000 ind/m² au Bourget et 331 000 ind/m² à Annecy, soit moins de 15% de différence). Toutefois, la différence est notable dès lors que l'on s'intéresse aux abondances des différents groupes crustacés: les calanoïdes dominent très largement au Léman (avec 171 000 ind/m² en moyenne contre 61 000 à Annecy et 118 000 au Bourget), les cyclopoïdes à Annecy (avec 188 000 ind/m² contre 111 000 au Bourget et 130 000 à Annecy), et dans le lac du Bourget les cladocères représentent le groupe dominant (125 000 ind/m² vs. 80 000 au Léman et 85 000 à Annecy). Le rapport des calanoïdes sur les cladocères et cyclopoïdes pourrait ainsi jouer le rôle d'indice d'état trophique de ces écosystèmes (Kane et al. 2009). Comme cela a été souligné précédemment, la dynamique du zooplancton résulte d'une combinaison de différents facteurs (physiologiques, alimentaires ou liés à la prédation). Toutefois, la diminution générale de la biomasse crustacéenne (illustrée au Léman) est cohérente avec ce qui est attendu dans un contexte de réoligotrophisation. Aucune relation linéaire simple n'a toutefois pu être mise en évidence entre le phytoplancton et le zooplancton total (tous lacs confondus ou considérés séparément). D'ailleurs au Léman, aucune diminution significative de la biomasse phytoplanctonique totale n'ayant été observée, la diminution de la biomasse crustacéenne se doit d'être expliquée différemment. Elle pourrait en fait s'expliquer en partie par l'évolution de la structure (taille et qualité nutritionnelle) du peuplement phytoplanctonique (CIPEL 2011) et/ou de l'augmentation de l'abondance de poissons zooplanctonophages comme le corégone. La Figure 11 révèle qu'il existe des corrélations positives marquées, tous lacs confondus, entre les calanoïdes (herbivores à spectre réduit de taille de particules, et particulièrement sélectifs sur la qualité des algues ingérés) et les cryptophycées (classe d'algues de petite taille et de bonne qualité nutritionnelle) mais aussi entre ces mêmes calanoïdes et les chlorophycées ($r=0,54$ et $0,62$, $n=49$, $p<0,01$). Comparativement, une relation négative est mise en évidence entre cyclopoïdes et chlorophycées ($r=0,34$, $n=49$, $p<0,05$), et entre calanoïdes et diatomées ($r=0,36$, $n=49$, $p<0,05$), peut être en raison de l'existence de nombreuses algues de grandes tailles dans ces différentes classes algales. On comprend donc bien que la taille et/ou qualité nutritionnelle du phytoplancton est un facteur important dans la structuration des réseaux trophiques planctoniques, comme cela a été démontré par de nombreux auteurs (ex. Hulot et al. 2000; Perhar et Arhonditsis 2009). Le même type d'analyse pour chaque lac et aux différentes saisons permettrait d'affiner l'interprétation et de mettre en évidence des relations à

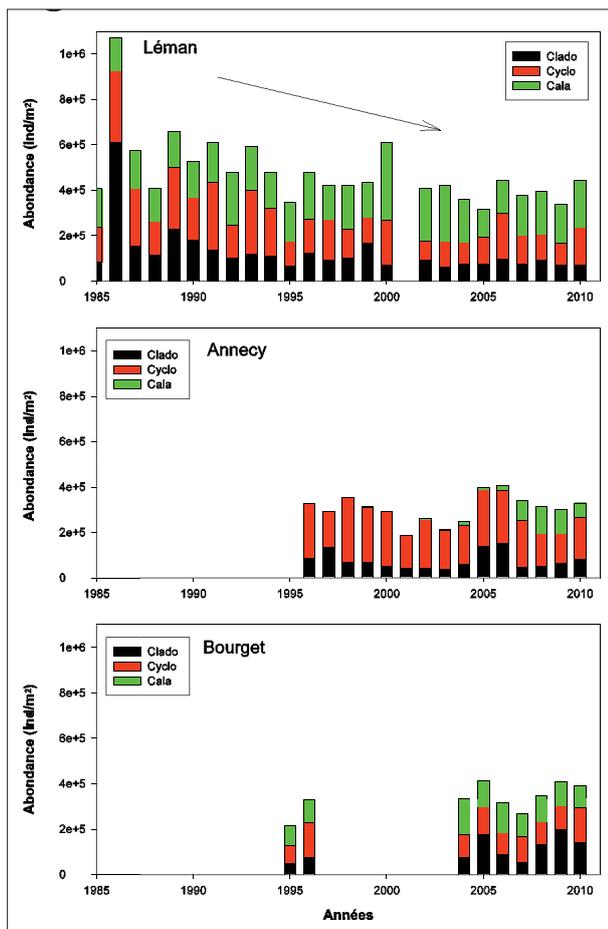


Fig. 10. Evolution annuelle des principaux groupes de microcrustacés planctoniques (Cladocères, Cyclopoïdes et Calanoïdes).

Fig. 10. Evolution (annual means) of the main microcrustacean groups (Cladocera, Cyclopoids and Calanoids).

l'échelle spécifique. Par exemple, dans le groupe des calanoïdes, une seule espèce est représentée sur chaque lac et elle peut être différente: il s'agit d'*Eudiaptomus gracilis* au Léman et au Bourget, et de *Mixodiaptomus laciniatus* à Annecy alors qu'il y a plusieurs espèces pour les cyclopoïdes. Et pour donner un exemple concret, il est en effet possible de mettre en évidence pour le lac du Bourget une relation négative entre la cyanobactérie *P. rubescens* (espèce toxique caractérisée par de longs filaments) et les daphnies (non montré), suggérant que l'analyse gagnerait considérablement en discriminant des espèces «facilement consommables» (de l'anglais edible) des non «edible» mais aussi, bien sûr, en séparant les espèces zooplanctoniques herbivores des espèces plutôt carnivores. Notre analyse aura néanmoins révélé quelques relations privilégiées, entre cryptophycées et calanoïdes par exemple,

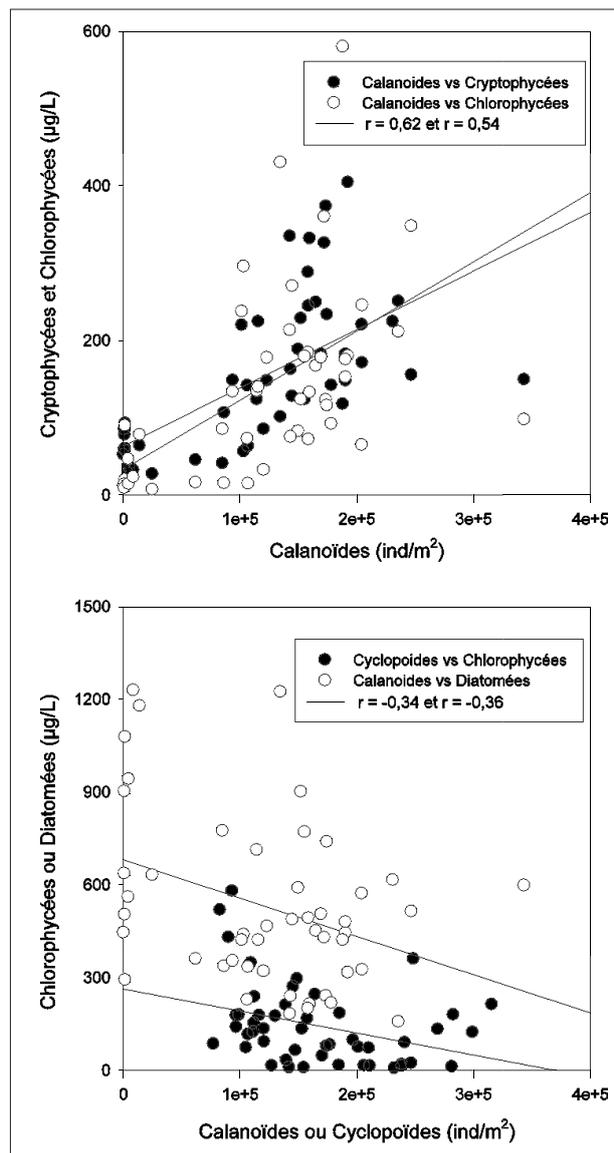


Fig. 11. Relations entre certains groupes zooplanctoniques (cyclopoïdes et calanoïdes) et certains groupes phytoplanctoniques (cryptophycées, chlorophycées, diatomées) tous lacs confondus.

Fig. 11. Relationships between some zooplanktonic and phytoplanktonic groups (i.e. cyclopoids and/or calanoids vs. cryptophyceae, chlorophyceae, and/or diatoms) all lakes confounded.

comme cela a déjà été souligné par Perga et Lainé dans les rapports de la CIPEL et du SILA, mais aussi que d'autres facteurs interviennent sur la dynamique du compartiment zooplanctonique. Perga et al. (2009) ont par exemple suggéré que l'importance de la boucle microbienne pouvait être une cause possible de l'absence de relation entre phyto- et zooplancton au lac d'Annecy, suggérant l'importance des apports de matière organique terrigène et du compartiment microbien, sans oublier le contrôle par les poissons (Perga et al. 2010).

3.5. Evolution des poissons

La ressource piscicole, au sommet de la chaîne trophique, constitue un modèle biologique d'intérêt, intégrant des changements s'opérant aux niveaux trophiques inférieurs. La durée de vie des poissons relativement longue par rapport aux autres organismes aquatiques permet de pouvoir intégrer les évolutions temporelles. Dans le cadre de cet article, nous ne présentons de données que pour deux poissons à intérêt commercial fort, le corégone et la perche, et qui traduisent également de manière différente l'évolution trophique des écosystèmes (Fig. 12). Si les données présentées doivent être lues et analysées avec précaution (la pression de pêche exercée sur ces derniers variant avec le temps), l'unité choisie pour présenter les données (kilos de capture par hectare) permet néanmoins d'observer les tendances propres à chaque lac. De plus, il ne s'agit que des captures déclarées par la pêche professionnelle, la pêche amateur pouvant être très importante sur ces différents lacs. La production de corégones semble optimale entre 20 et 30 $\mu\text{g/l}$ de Ptot pour les lacs péri-alpins (Gerdeaux et al. 2006). Les teneurs en Ptot sont effectivement passées en dessous des 30 $\mu\text{g/L}$ depuis la fin des années 1990. Au lac du Bourget, dans les années 2000, les corégones étaient pêchés de plus en plus jeunes et le stock de géniteurs était assez faible (source CISALB). Pour pallier à cette pression de pêche sur les jeunes corégones, des décisions pertinentes ont été prises afin d'augmenter la taille légale de pêche et d'adapter les mailles de filets à partir de 2007. Cumulée avec un arrêt de la pêche au cours de l'année 2008 pour cause «d'arrêt PCB» et une amélioration des conditions environnementales (notamment lié avec le programme de restauration) permettant un recrutement naturel de nouveau efficace, les captures ont fortement progressé (surtout en 2009 et 2010) comme le montre clairement la Fig. 12. Pour le Léman, on enregistre le même type d'évolution. Différents travaux nous permettent de dire que la baisse des concentrations en phosphore, favorisant la qualité et la surface des frayères (Gillet et Dubois 2007), permet ainsi l'émergence de jeunes larves issues de la reproduction naturelle. Depuis la fin des années 1980, en fin d'hiver et début de printemps, ces jeunes larves bénéficient de conditions environnementales plus clémentes (températures plus chaudes et présence de zooplancton dont la phénologie est décalée par l'effet du changement climatique global) et grandiraient plus vite échappant ainsi à la prédation des poissons plus gros. Un des principaux facteurs de contrôle de cette population étant ainsi levé, le taux de recrutement est maintenant proportionnel à l'abondance des géniteurs assurant ainsi l'accroissement de la population (Anneville et al. 2009). Au lac d'Annecy, l'état oligotrophe qui s'affirme au cours des dernières années

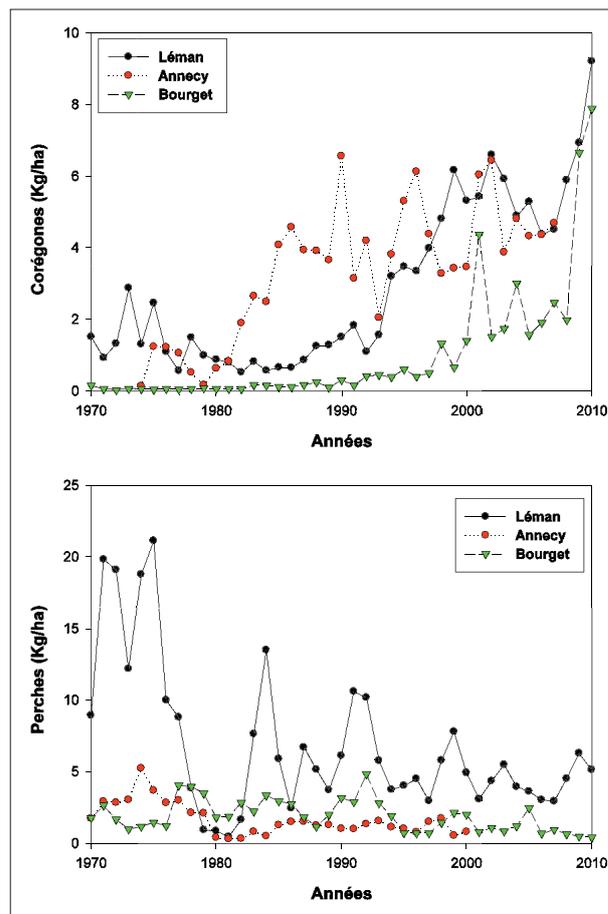


Fig. 12. Evolution des captures de poissons issues de la pêche professionnelle pour la perche (*Perca fluviatilis*) et le corégone (*Coregonus lavaretus*) (voir texte pour les limites liées à ce type de représentation).

Fig. 12. Evolution of perch (*Perca fluviatilis*) and whitefish (*Coregonus lavaretus*) captures by professional fishermen (see the text for the limitations and drawbacks associated to such a representation).

est un aspect qui est pris en compte dans la gestion piscicole de ce lac. En effet un état oligotrophe associé à une pression de pêche trop forte est susceptible de fragiliser les populations piscicoles préférentiellement prélevées (corégones par exemple). Une forte diminution du nombre de pêcheurs professionnels s'est opérée après 1971, et depuis la fin des années 1990 (et jusqu'en 2010), 4 pêcheurs professionnels exerçaient sur l'ensemble du lac. Au cours de cette période (1990-2010), les captures par la pêche professionnelle, qu'il s'agisse des perches ou des corégones fluctuent sans tendance réelle (Fig. 12). Toutefois ces données ne sont qu'une vision partielle de la dynamique des stocks, et une politique globale de gestion des prélèvements (pêche professionnelle et amateur) est préconisée sur le lac d'Annecy, ainsi que des études visant à affiner les connaissances du réseau trophique qui supporte *in fine* la production piscicole (Janjua et al. 2009).

La perche est une espèce moins sensible à la dégradation de la qualité de l'eau et/ou du sédiment (i.e. moins sensible aux forts taux de sédimentation liés au développement phytoplanctonique) et cela permet d'expliquer en partie pourquoi elle a dominé le peuplement en pleine période d'eutrophisation (dans le Léman et le lac du Bourget). L'importance de son stock est directement liée à la quantité de nourriture présente (Dubois et al. 2008; Gillet et Dubois, 2007). De fait, avec la diminution de l'abondance du zooplancton et l'augmentation des corégones (zooplanctonophages), la compétition inter-spécifique pour la nourriture a probablement été accrue, expliquant au final la diminution du stock de perches (typiquement dans le Léman). Toutefois, Gillet (2001) a montré que cette population reste soumise à des fluctuations inter-annuelles fortes, symbole de la sensibilité de son recrutement qui peut être fortement impacté par des conditions météorologiques défavorables (i.e. baisse des températures). Il convient donc de rester prudent sur l'explication des tendances observées.

3.6. Evolution de la température

Les questions environnementales relatives aux effets du changement global (climatique notamment) étant très prégnantes actuellement dans les recherches en écologie aquatique, nous avons présenté ici l'évolution de la température des eaux des lacs qui a été identifiée comme un paramètre ayant subi une augmentation notable au cours des 20-30 dernières années, cette hausse étant très dépendante de la profondeur et de la saison. Ainsi Gillet et Quéting (2006) ou Taddonléké (2010) ont déjà montré pour le Léman que cette hausse a varié entre 0,5 et 2°C entre 1983 et 2000 ou de +0,5 à 1°C par décennie. D'après la Fig. 13, l'augmentation des températures sur l'ensemble de la colonne d'eau considérée à la fin de l'hiver est effectivement perceptible pour les 3 lacs mais on devine des différences marquées entre ces derniers et des fluctuations (dents de scie) qui peuvent être importantes d'une année à l'autre, au grès des aléas météorologiques hivernaux et des caractéristiques de chaque lac (i.e. la profondeur, l'exposition au vent, le degré de méromicticité). On sait aujourd'hui que le forçage est d'origine atmosphérique et qu'il s'agit de l'Oscillation Nord Atlantique (NAO), un phénomène météorologique qui se mesure par la différence de pression atmosphérique entre l'anticyclone des Açores et la dépression d'Islande. Ce phénomène influence fortement les conditions météorologiques locales (températures de l'air, pluviométrie) qui à leur tour, conditionnent les échanges d'énergie entre l'atmosphère et les lacs d'Europe occidentale (Straille et al. 2003). Globalement, pour le lac d'Annecy et le Léman, l'augmentation des températures a été entre les années 1970 et 2010 de 0,4 à 0,5 °C soit environ 0,1 à 0,2 °C

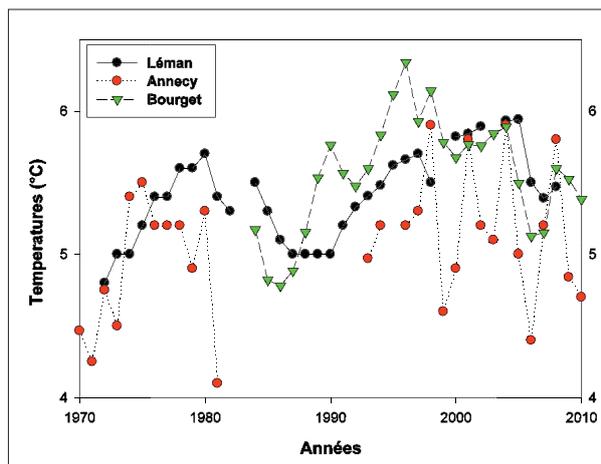


Fig. 13. Evolution des températures à la fin du mois de février au moment du mélange total ou le plus complet de la colonne d'eau.

Fig. 13. Evolution of temperature by the end of the winter season or when the lake is completely homogenized throughout the water column.

par décennie. Sur la période disponible pour le Bourget entre 1984 et 2010, la même augmentation a été enregistrée et ce type d'évolution semble être courant dans les lacs d'Europe occidentale (Dokulil et al. 2006). Les conséquences de ce réchauffement des lacs péri-alpins sont multiples (Anneville et al. soumis) et certains favorisent l'évolution positive des paramètres indicateurs de qualité du milieu (Anneville et al. 2009; Anneville et al. 2010) alors que d'autres auraient plutôt tendance à les ralentir

4. Conclusion et perspectives

Si la valeur instantanée d'une seule observation est souvent peu informative (ne révélant qu'une photographie à un instant t), l'observation continue et l'obtention de milliers de mesures et analyses (sur le long terme) permettent d'étudier l'évolution de la biodiversité, l'impact et les modifications des pressions anthropiques sur les écosystèmes et les réponses de ces derniers aux changements environnementaux. Elle offre l'assurance aujourd'hui reconnue et grandissante (au fur et à mesure que le nombre de données acquises s'accroît) de pouvoir progresser dans la compréhension des mécanismes écologiques, et, en conséquence de pouvoir donner à l'avenir des avis pertinents et prendre des décisions correctes face à des perturbations (pollutions, changement de pression ...) parfois inattendues et même catastrophiques.

Comme cela a pu être démontré pour d'autres écosystèmes, certaines données présentées ici rappellent que la réduction du phosphore ne s'est pas

accompagnée immédiatement des effets escomptés comme par exemple la baisse de la biomasse phytoplanctonique et l'augmentation de la transparence. Pour certaines variables (biomasse totale, transparence), il est nécessaire que les concentrations en phosphore descendent en dessous d'un certain seuil (seuil critique) pour que les effets commencent à se faire sentir. On parle d'hystérésis, c'est-à-dire d'un retard de l'effet sur la cause. Toutefois, l'analyse détaillée des assemblages d'espèces phytoplanctoniques, en particulier au Léman, peut nous amener à conclure différemment. Ainsi, quand on s'intéresse à l'indice de Brettum (donc des espèces bien ciblées), on note une réactivité très élevée. Les espèces utilisées pour le calcul de l'indice répondent en effet très vite et la corrélation avec le Ptot est marquée. Il n'y a donc pas d'hystérésis comparable à ce qui est enregistrée à première vue avec la biomasse totale. L'analyse faite sur l'évolution de l'assemblage estival des années 1990 correspond également parfaitement avec la dynamique de profondeur de la zone appauvrie en phosphore (Anneville et al. 2002), et là encore nous pouvons conclure à l'absence d'hystérésis. Dit autrement, la composition phytoplanctonique est en fait sûrement très réactive aux concentrations en phosphore dès lors que l'on utilise les bons indicateurs pour mettre ce type de relation en évidence. La baisse des concentrations en phosphore a clairement été un facteur important pour expliquer les dynamiques observées au cours de ces dernières décennies. En effet, pour le Léman, la baisse des concentrations en phosphore s'accompagne, d'une augmentation de l'abondance des corégones et de la modification dans la dynamique saisonnière et la composition spécifique de la communauté phytoplanctonique. Par effet de cascade (top-down et/ou bottom-up) ces changements se répercutent sur la communauté zooplanctonique en modifiant sa composition et son abondance. Pour le Bourget, la baisse des concentrations en phosphore a permis le retour de la cyanobactérie *P. rubescens* qui aujourd'hui, toujours en réponse à la baisse des concentrations en phosphore, passé largement sous le seuil des 20 µgP/L, semble avoir disparu. Pour des raisons qui pourraient être liées à la gestion de la pêche, la population de corégone ne présente une amélioration que depuis peu sur ce lac, mais il s'agit toutefois d'une amélioration significative. Enfin, dans le lac d'Annecy dont les concentrations en phosphore oscillent dans des valeurs indicatrices de stade oligotrophe, la composition des communautés témoigne effectivement d'un écosystème oligotrophe mais qui pourtant permet d'assurer une production piscicole relativement importante et ce probablement grâce (i) à des apports d'origine terrestre qui bénéficient à la communauté zooplanctonique (Perga et al. 2009) via l'implication des communautés microbiennes (ii) à un fonctionnement mixotrophe des taxa phytoplancto-

niques qui leur permet d'optimiser leur développement même en situation de déplétion en phosphore (Domaizon et al. 2003) et sont une source de nourriture pour le zooplancton, (iii) à une compétition inter-spécifique réduite par le fait d'une forte pression de pêche (Janjua et Gerdeaux 2009).

Comme nous l'avons évoqué dans l'Introduction, parmi les menaces qui pèsent sur ces écosystèmes péri-alpins, l'augmentation des températures et la présence de micropolluants de synthèse sont parmi les facteurs de régulation suscitant un intérêt fort à l'heure actuelle. A ce jour, trois études ont modélisé ce que devrait/pourrait être l'avenir en termes de température pour le Léman (Perroud et al. 2009), le lac du Bourget (Bryhn et al. 2010) et le lac d'Annecy (Danis et al. 2004). D'ici à 2100, l'augmentation des températures devrait osciller entre +2 et +4°C dans les couches de surface et suivant les strates. De plus, la différence de température sera de plus en plus marquée entre couches, intensifiant le gradient de température dans le métalimnion et tendant à augmenter la stabilité de la colonne d'eau, la stratification étant plus précoce et plus longue. Les effets simultanés (synergiques ou antagonistes) de la réoligotrophisation et du changement climatique (dynamique thermique de la masse d'eau) sont au cœur des problématiques actuelles concernant le fonctionnement écologique des lacs; la résultante de ces 2 facteurs de forçage est le fruit de processus biogéochimiques complexes et nécessite encore des approches multidisciplinaires. Par ailleurs, les interactions avec d'autres facteurs de stress doivent être considérées en parallèle. A titre d'exemple, des études en cours montrent que la présence de pesticides dans le Léman, contribue à la structuration spécifique de la communauté phytoplanctonique. L'évolution des populations planctoniques et les trajectoires de récupération des écosystèmes (précédemment eutrophisés) devront donc être considérées autant que possible en lien avec l'évolution d'autres facteurs de stress (notamment la présence de polluants organiques).

Tenant compte de l'évolution et de l'état du lac d'Annecy qui peut servir de référence (c'est-à-dire ce vers quoi devraient tendre les deux autres lacs), l'évolution attendue pour le Léman et le lac du Bourget d'ici à 2020 pourrait être la suivante: la baisse du phosphore va continuer arrivant à des concentrations devenant plus limitantes pour la production phytoplanctonique et le développement de microalgues de grande taille. En 2011 la production primaire mesurée sur les 3 lacs a effectivement révélé que le lac d'Annecy est clairement moins productif que ses deux voisins mais aussi que la production primaire a clairement diminué au lac du Bourget entre 2005 et 2011 (Jacquet et al. 2012). De concert, la structure de la communauté phytoplanctonique devrait changer (ce que l'on observe déjà aujourd'

hui), aboutissant à une augmentation de la proportion des formes de plus petites tailles, des formes mixotrophes et de qualité nutritionnelle meilleure pour le zooplancton. Le picophytoplancton pourrait avoir un rôle de plus en plus important dans le fonctionnement du lac du Bourget et au Léman. Si les formes de petite taille sont amenées à devenir prépondérantes, cela va aussi de paire avec la réduction des apports nutritifs liée à une stratification thermique accrue susceptible de bloquer les transferts verticaux de nutriments. Moins de phytoplancton devrait naturellement conduire à une baisse de la biomasse zooplanctonique et une augmentation de la proportion relative des copépodes cyplopoïdes parmi les microcrustacés. Les prédictions sur le compartiment piscicole sont plus délicates compte tenu du fait qu'ils sont soumis à des modifications de ressources alimentaires (avec de potentielles compétitions), mais aussi des ajustements en terme de pression de pêche ainsi que des paramètres liés aux conditions de reproduction. Au final, il est certain que l'augmentation des températures va modifier ce schéma d'ensemble mais ces changements restent difficiles à appréhender. La cascade possible de répercussions du changement climatique est multiple sur la qualité et le fonctionnement de ces écosystèmes aquatiques. Ce changement climatique interagit avec d'autres changements et d'autres pressions sur les écosystèmes (augmentation de la concentration atmosphérique en CO_2 , ozone, dépôt atmosphérique d'azote, introductions d'espèces, etc...) et les modifications

de la biodiversité et les efforts d'adaptation y seront surement importants. Peu de travaux ont été développés sur l'adaptation au changement climatique alors que les enjeux socio-économiques associés sont majeurs. Nous pensons qu'il est aujourd'hui urgent d'étudier et modéliser les processus clés impliqués dans les réponses et adaptations à court et moyen termes à la variabilité et aux extrêmes d'origine climatique afin de projeter et scénariser les impacts régionaux du changement climatique sur les écosystèmes péri-alpins.

■ Remerciements

Les auteurs de cet article se sont fait l'écho de l'ensemble des techniciens (Pascal Chifflet, Jean-Christophe Hustache, Pascal Perney, Jean-Paul Moille, Michel Colon, Leslie Lainé, Aurélie Hébert, Laurent Espinat), ingénieurs (Jean-Claude Druart, Frédéric Rimet, Ghislaine Monet, Jérôme Lazzarotto, Philippe Quétin, Jean Guillard) et chercheurs (Gérard Balvay, Marie-Elodie Perga, Christian Gillet, Jean-Marcel Dorioz, Jean-Paul Dubois, Daniel Gerdeaux) de la Station INRA d'Hydrobiologiste lacustre de Thonon-les-Bains (UMR CARRTEL) sans oublier Gérard Paolini (Ingénieur du CISALB) qui ont contribué et continuent de travailler, en lien avec les gestionnaires (CIPEL, SILA, CISALB), sur le suivi environnemental des lacs péri-alpins. Cet article, qui est une contribution au SOERE GLACPE, est aussi le leur.

Annexe 1

Détail du calcul de l'indice de diversité de Shannon

$$H = - \sum \frac{n_i}{N} \ln \left(\frac{n_i}{N} \right)$$

Avec

H: indice de Shannon

Ni: biomasse de l'espèce phytoplanctonique i

N: somme de la biomasse des espèces phytoplanctoniques

Détail du calcul de l'indice Brettum

L'indice Brettum est basé sur la probabilité d'occurrence de taxons phytoplanctoniques le long d'un gradient de phosphore total. Dans cet indice des profils écologiques en fonction du phosphore sont définis pour chaque taxon; le calcul de l'indice correspond à une moyenne pondérée par les biomasses des profils écologiques de chaque taxon observé dans l'échantillon. Ce gradient est divisé en 6 classes de trophies (de 1 à 6). Quelques exemples de scores sont donnés pour des taxons dans le tableau suivant:

| Taxon | Classes de trophie | | | | | |
|---|--------------------|----------|-----------|------------|------------|----------|
| | 1 <=5 | 2 5-8 | 3 8-15 | 4 15-30 | 5 30-60 | 6 >60 |
| <i>Aphanizomenon flos aquae</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 4 | 5 |
| <i>Aphanocapsa musicola</i> | 0 | 1 | 2 | 5 | 2 | 0 |
| <i>Aphanocapsa parasitica f dinobryonis</i> | 0 | 1 | 2 | 5 | 2 | 0 |
| <i>Aphanothece clathrata</i> | 1 | 1 | 3 | 2 | 2 | 1 |
| <i>Aphanothece clathrata var. rosea</i> | 1 | 1 | 3 | 2 | 2 | 1 |
| <i>Aphanothece saxicola</i> | 1 | 1 | 3 | 2 | 2 | 1 |
| <i>Chroococcus limneticus</i> | 1 | 3 | 3 | 2 | 1 | 0 |
| <i>Chroococcus minutus</i> | 1 | 1 | 6 | 1 | 1 | 0 |

Pour chacune des 6 classes de trophie, un indice Ij est calculé:

$$I_j = \frac{\sum_{i=1}^n v_i \chi_{ij}}{\sum_{i=1}^n v_i}$$

Avec - vi: biovolume de du taxon i

- xij: score du taxon i dans la classe de trophie j

Finalement l'indice Brettum BI est calculé comme suit:

$$BI = \frac{\sum_{j=1}^6 I_j T_j}{\sum_{j=1}^6 I_j}$$

Avec - Tj: poids de chaque indice I, (T1 = 6, T2=5, T3=4, T4=3, T5=2, T6=1)

Bibliographie

- ANNEVILLE O, GINOT V, ANGELI N. 2002. Restoration of Lake Geneva: expected versus observed responses of phytoplankton to decreases in phosphorus. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 7:67-80.
- ANNEVILLE O, SOUISSI S, GINOT V, IBANEZ F, DRUART J-C, ANGELI N. 2002. Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva: annual and interannual changes in their patterns of succession. *Limnol. Oceanogr.*, 47: 1355-1366.
- ANNEVILLE O, SOUISSI S, MOLINERO JC, GERDEAUX D. 2009. Influences of human activity and climate on the stock-recruitment dynamics of whitefish, *Coregonus lavaretus*, in Lake Geneva. *Fish Manage. Ecol.*, 6:492-500.
- ANNEVILLE O, MOLINERO JC, SOUISSI S, GERDEAUX D. 2010. Seasonal and interannual variability of cladoceran communities in two peri-alpine lakes: uncoupled response to the 2003 heat wave. *J. Plankt. Res.*, 2:913-925
- BRETTUM P. 1989. Algen als Indikatoren für die Gewässerqualität in norwegischen Binnenseen. Norsk Institutt for vannforskning NIVA, 1-102.
- BRYHN AC, GIREL C, PAOLINI G, JACQUET S. 2010. Reconstructing historical phosphorus loadings and predicting future effects from nutrient abatement and climate change on phosphorus concentrations in the largest natural French lake (Lake Bourget). *Ecol. Model.*, 221:1440-1450.
- CIPEL. 2011. Rapports sur les études et recherches entreprises dans le bassin lémanique. Campagne 2010, 201 p.
- DANIS PA, VON GRAFENSTEIN U, MASSON-DELMOTTE V, PLANTON S, GERDEAUX D, MOISSELIN JM. 2004. Vulnerability of two European lakes in response to future climatic changes. *Geophys. Res. Lett.*, 31:L21507.
- DOKULILL MT, TEUBNER K. 2005. Do phytoplankton communities correctly track trophic changes? An assessment using directly measured and paleolimnological data. *Fresh. Biol.*, 50:1594-1604.
- DOKULILL MT, JAGSCH A, GEORGE GD, ANNEVILLE O, JANKOWSKI T, WAHL B, LENHART B, BLENCKNER T, TEUBNER K. 2006. Twenty years of spatially coherent deep-water warming in lakes across Europe related to North-Atlantic Oscillation. *Limnol. Ocnogr.*, 51:2787-2793.
- DOMAIZON I, GERDEAUX D, LAINÉ L, LAZZAROTTO J, PERGA ME, RIMET F. 2011. Suivi de la qualité des eaux du lac d'Annecy. Rapport 2010. SILA (éd.) et INRA-Thonon. 61 pages et annexes.
- DOMAIZON I, VIBOUD S, FONTVIEILLE D. 2003. Taxon-specific and seasonal variations in flagellates grazing on heterotrophic bacteria in the oligotrophic Lake Annecy - importance of mixotrophy. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 46: 317-329.
- DRUART JC, RIMET F. 2008. Protocoles d'analyse du phytoplancton de l'INRA: prélèvement, dénombrement et biovolumes. In INRA (ed), Thonon les Bains: 1-200.
- DUBOIS JP, GILLET C, HILGERT N AND BALVAY G. 2008. The impact of trophic changes over 45 years on the Eurasian perch, *Perca fluviatilis*, population of Lake Geneva. *Aquat. Living Resour.*, 21:401-410.
- GALLINA N, ANNEVILLE O, BENISTON M. Impacts of extreme air temperatures on cyanobacteria in five deep peri-Alpine lakes. *J. Limnol.*, 70:186-196.
- GILLET C. 2001. Le déroulement de la fraie des principaux poissons lacustres. In Gerdeaux D (éditeur) gestion piscicole des grands plans d'eau, INRA, Paris, pp 241-282.
- GILLET C, DUBOIS JP. 2007. Effect of water temperature and size of females on the timing of spawning of perch *Perca fluviatilis* L. in Lake Geneva from 1984 to 2003. *J. Fish Biol.*, 70:1001-1014.
- GILLET C, QUÉTIN P. 2006. Effect of temperature changes on the reproductive cycle of roach in Lake Geneva from 1983 to 2001. *J. Fish Biol.*, 69:518-541.
- HULOT FD, LACROIX G, LESCHER C, MOUTOUÉ F, LOREAU M. 2000. Functional diversity governs response to nutrient enrichment. *Nature*, 405:340-344.
- JACQUET S, RIMET F, GIREL C, PERGA ME, PAOLINI G, LAZZAROTTO J, DOMAIZON I, PERNEY P, LAINE L, KERRIEN F. 2011. Suivi scientifique de la qualité des eaux du lac du Bourget pour l'année 2010. Rapport CISALB, 186 pages et annexes.
- JACQUET S, BARBET D, CACHERA S, CAUDRON A, COLON M, GIREL C, GUILLARD J, HÉBERT A, KERRIEN F, LAINE L, LAZZAROTTO J, MOILLE JP, PAOLINI G, PERNEY P, PERGA M, RIMET F. 2012. Suivi environnemental des eaux du lac du Bourget pour l'année 2011. Rapport INRA-CISALB-CALB, 221 pages et annexes.
- JEPPESEN E, et 30 co-auteurs. 2005. Lakes responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long term data from 35 case studies. *Fresh. Biol.*, 50:1747-1771.
- KAIBLINGER C, ANNEVILLE O, TADONLEKE R, RIMET F, DRUART J-C, GUILLARD J, DOKULIL MT. 2009. Central European water quality indices applied to long-term data from peri-alpine lakes: test and possible improvements. *Hydrobiologia*, 633: 67-74.
- KANE DD, GORDON SI, MUNAWAR M, CHARLTON MN, CULVER DA. 2009. The planktonic Index of Biotic Integrity (P-IBI): An approach for assessing lake ecosystem health. *Ecol. Indicators*, 9:1234-1247.
- MARESCA B, X. MORDRET, AL UGHETTO, BLANCHER P. 2011. Evaluation des services rendus par les écosystèmes en France. Rapport Développement durable et territoires, 2(3):1-17.
- MASSON S, PINEL ALLOUL B, P DUTILLEUL. 2004. Spatial heterogeneity of zooplankton biomass and size structure in southern Québec lakes: variation among lakes and within lakes among epi- meta- and hypolimnion strata. *J. Plankton Res.*, 26 (12):1441-1458.
- OCDE. 1982. Eutrophisation des eaux: méthodes de surveillance, d'évaluation et de lutte. Rapport, Paris, 164 p.
- OCDE. 2012. Perspectives de l'environnement de l'OCDE à l'horizon 2050: Les conséquences de l'inaction, ISBN 978-92-64-122161, 10 p.
- PAERL HW, HUISMAN J. 2008. Blooms like it hot. *Science*, 320:57-58.
- PERGA ME, BEC A, ANNEVILLE O. 2009. Origins of carbon sustaining the growth of whitefish *Coregonus lavaretus* early larval stages in Lake Annecy: insights from fatty acid biomarkers. *Journal of Fish Biology*, 74:2-17.

- **PERGA ME, DESMET M, ENTERS D, REYSS JL.** 2010. A century of bottom-up and top-down driven changes on a lake planktonic food web: A paleo-ecological and paleo-isotopic study of Lake Annecy, France. *Limnology and Oceanography*, 55:803-816.
- **PERGA ME, LAINÉ L.** 2010. Zooplancton du Léman, Rapp. Comm. Int. Prot. Eaux Léman contre pollut., Campagne 2009.
- **PERHAR G, ARHONDITSIS GB.** 2009. The effects of seston food quality on planktonic food web patterns Ecological model., 220:805-820.
- **PERROUD M, GOYETTE S, MARTYNOV A, BENISTON M, ANNEVILLE O.** 2009. Simulation of multiannual thermal profiles in deep Lake Geneva: A comparison of one-dimensional lake-models. *Limnology and Oceanography*, 54:1574-1594.
- **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. *Hydrobiol.*, 627:99-111.
- **SCHINDLER DW, HECKY RE, FINDLAY DL, STANTON MP, PARKER BR, PATERSON MJ, BEATY KG, LYNG M, KASIAN SEM.** 2008. Eutrophication of lakes cannot be controlled by reducing nitrogen input: Results of a 37-year whole-ecosystem experiment. *PNAS*, 105:11254-11258.
- **SHATWELL T, KOHLER J, NICKLISCH A.** 2008. Warming promotes cold-adapted phytoplankton in temperate lakes and opens a loophole for Oscillatoriales in spring. *Global Change Biology*, 14:2194-2200.
- **SHANNON CE.** 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27:379-423.
- **SMITH DR, WARNEMUENDE EA, HAGGARD BE, HUANG C.** 2006. Dredging of drainage ditches increases short-term transport of soluble phosphorus. *J. Environ. Qual.*, 35:611-616.
- **SOTTON B, ANNEVILLE O, CADEL-SIX S, DOMAIZON I, KRYS S, GUILLARD J.** 2011. Spatial match between *Planktothrix rubescens* and whitefish in a mesotrophic peri-alpine lake: evidence of toxins accumulation. *Harmful Algae*, 10:749-758.
- **STICKNEY HL, HOOD RR, STOECCKER DK.** 2000. The impact of mixotrophy on planktonic marine ecosystems. *Ecological Modelling*, 125:203-230.
- **STRAILE D, JOHNK K, ROSSKNECHT H.** 2003. Complex effects of winter warming on the physicochemical characteristics of a deep lake. *Limnol. Oceanogr.*, 48:1432-1438.
- **TADONLÉKÉ RD.** 2010. Evidence of warming effects on phytoplankton productivity rates and their dependence on eutrophication status. *Limnol. Oceanogr.*, 55:973-982.
- **UTERMÖHL H.** 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplanktonmethodik. *Mitt. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.* 9: 1-38.
- **WATSON S, McCAULEY E, DOWNING JA.** 1992. Sigmoid relationships between phosphorus, algal biomass and algal community structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49:2605-2610.
- **WOLFRAM G, DOKULIL M, PALL K, REICHMANN M, SCHULZ L, ARGILLIER C, DE BORTOLI J, MARTINEZ JP, RIOURY C, HOEHN E, RIEDMULLER U, SCHAUMBURG J, STELZER D, BUZZI F, DALMIGLIO A, MORABITO G, MARCHETTO A, REMEC-REKAR S, URBANIC G.** 2007. Intercalibration Exercise, Technical Report + Annexes, Alpine GIG (Lakes). Vienna - Ispra.