



Dynamique de la biodiversité lacustre et changement global : les lacs périalpins

Bernard Montuelle, Orlane Anneville, Alexis Champigneulle, Isabelle Domaizon, Jean Marcel Dorioz, Jean Guillard, Stéphan Jacquet, Marie-Elodie Perga

► To cite this version:

Bernard Montuelle, Orlane Anneville, Alexis Champigneulle, Isabelle Domaizon, Jean Marcel Dorioz, et al.. Dynamique de la biodiversité lacustre et changement global : les lacs périalpins. *Innovations Agronomiques*, 2012, 23, pp.3-18. 10.17180/ba6r-nr55 . hal-02649651

HAL Id: hal-02649651

<https://hal.inrae.fr/hal-02649651>

Submitted on 29 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Dynamique de la biodiversité lacustre et changement global : les lacs périalpins

**B. Montuelle¹, O. Anneville¹, A. Champigneulle¹, I. Domaizon¹,
J.M. Dorioz¹, J. Guillard¹, S. Jacquet¹, M.E. Perga¹**

¹ UMR CARTEL, INRA-Université de Savoie, 75 Avenue de Corzent, 74203 Thonon les Bains cedex.

Correspondance : bernard.montuelle@thonon.inra.fr

Résumé

Les lacs alpins sont sous influence de facteurs de forçage multiples, agissant à l'échelle globale ou locale. Les réponses écologiques, les changements de biodiversité, de structure de communautés traduisent ces interactions. Leur compréhension nécessite des approches emboîtées, spatialement et temporellement. En particulier, la mise en évidence de tendance sur le long terme nécessite des suivis physico-chimiques et biologiques pérennes dans le cadre d'Observatoire, incluant des approches de paléolimnologie et des études plus ponctuelles permettant de préciser des dynamiques écologiques à court terme. L'Observatoire des Lacs Alpains (SOERE) permet ainsi de retracer les évolutions des principaux lacs des alpes françaises, en montrant que les conséquences du réchauffement climatique sur la biodiversité lacustre sont déclinées localement, en fonction des caractéristiques locales.

Mots-clés : lacs péri alpins, réchauffement climatique, pression anthropique, biodiversité, réseau trophique

Abstract : Dynamics of lake biodiversity and global change: the peri alpine lakes.

Alpine lakes are influenced by multiple forcing factors acting at global or local scale. Ecological responses, changes in biodiversity, community structure reflect their interactions. Their understanding requires approaches that are spatially and temporally nested. In particular, highlighting the long-term trend requires physico-chemical and biological surveys organized in the frame of Observatory, including paleolimnological approaches and more specific studies to identify short-term ecological dynamics. The Alpine Lakes Observatory (SOERE) enables to trace the evolution of the major lakes of the French Alps, showing that the effects of global warming on biodiversity are lake declined locally, depending on the local characteristics.

Keywords: peri alpine lakes, climate warming, anthropic pressures, biodiversity, food web

Introduction

Le changement climatique a été mis en exergue depuis plusieurs années comme élément moteur d'une évolution accélérée des différents environnements terrestres, marins ou dulçaquicoles. Cependant la question est en fait celle du changement global car c'est la multiplicité des facteurs de forçage, leur rapidité d'action et leurs interactions qui contrôlent cette évolution. Le Millenium Assessment (2005) a ainsi identifié 5 grands facteurs de forçage d'origine anthropique (changement climatique, modification des habitats, espèces invasives, surexploitation de l'environnement, pollution), avec leur tendance prévisible pour le siècle en cours. Des déclinaisons locales, à petite échelle, sont pourtant indispensables, compte tenu des variabilités géographiques, des modulations de ces facteurs en liens avec les caractéristiques locales des écosystèmes considérés. C'est ainsi que, pour ce qui est du climat, de nombreux travaux ont montré que les différences de scénarios climatiques, en termes de température et de pluviométrie dans les Alpes, imposaient une approche fine, pratiquement vallée par vallée, pour transformer les modèles climatiques à large échelle en outil de gestion opérationnelle (Beniston, 2009 ; Collectif, 2010).

Plusieurs programmes européens, à l'échelle de l'arc alpin, ont abordé ces questions en cherchant 1/ à reconstruire les évolutions passées et prédire les modifications hydroclimatiques régionales (température, pression, précipitations, ensoleillement, nébulosité), c'est le cas par exemple du programme HISTALP (<http://www.zamg.ac.at/histalp/>); 2/ à relier changements de paramètres environnementaux et réponses biologiques de systèmes lacustres. C'est le cas, entre autres, de MOLAR (Mountain Lake Research : <http://www.mountain-lakes.org/molar/>) ou de SILMAS (<http://www.silmas.eu/>) qui affichaient une volonté de développer une modélisation prédictive en hydrodynamique lacustre et de tenter une relation avec des modèles biologiques phytoplanctoniques, en tant que compartiment indicateur de l'état des systèmes lacustres.

Les lacs alpins (quelle que soit leur taille), mais aussi de «simples» étangs, peuvent être un outil important pour l'évaluation de l'impact du changement global au niveau local, par l'analyse de leurs changements de biodiversité (Rosset et al, 2010). Cette biodiversité lacustre, outre son intérêt en tant que témoin de pressions anthropiques, est également un des éléments qui contribuent activement à la qualité des eaux grâce au processus de partitions de niches écologiques (Cardinale, 2011) ainsi qu'à la stabilité du système (cf les hypothèses de relation entre biodiversité et stabilité). Les pertes de biodiversité peuvent donc être non seulement des témoins, mais des acteurs du changement des systèmes lacustres.

La déconvolution des facteurs de causalité de ces changements de biodiversité à l'échelle locale est cependant complexe: changement d'occupation des sols des bassins versants, pression de pêche, réintroduction piscicole (avec dans certains cas un appauvrissement génétique), tourisme, irrigation, modification de dynamique hydrologique, impact de xénobiotiques, etc. Il faut noter que le multi-usage par l'homme des systèmes lacustres est ancien (les premières empreintes humaines remontent au néolithique pour les lacs alpins et péri alpins) et ceci rend délicat la définition d'un état biologique de référence¹, y compris pour de petits lacs d'altitude. Une des clés principales pour décrire et comprendre les mécanismes et les tendances évolutives des systèmes lacustres est l'existence d'Observatoires environnementaux permettant l'acquisition de données physiques, chimiques et biologiques sur le long terme. De nombreux systèmes lacustres sont ainsi suivis partout dans le monde et particulièrement dans l'arc alpin ou les zones arctiques sensibles au changement climatique. Le SOERE² Lacs péri alpins, piloté par l'INRA et l'UMR CARTEL, assure ainsi le suivi des 3 grands lacs que sont le Léman, le Bourget et Annecy.

¹ La DCE fournit cependant des objectifs de bonne qualité écologique pour les lacs.

² SOERE : Système d'Observation et d'Expérimentation sur le long terme et de Recherche en Environnement

Ces suivis fournissent des données à long-terme sur l'état, à différentes échelles de temps et d'espaces, des écosystèmes lacustres. L'analyse de ces séries de données fait appel à des méthodes statistiques issues de l'écologie numérique (Legendre et Legendre, 1981) afin d'en extraire les différentes tendances temporelles, les connections entre compartiments ainsi que les facteurs de forçage responsables des différents changements observés. Dans un deuxième temps, ces données peuvent aussi servir de support et de validation à des démarches de modélisation écologique, à vocation prédictive. Compte tenu de la complexité des édifices trophiques lacustres, ces modèles sont fréquemment centrés sur un compartiment biologique ou un facteur de forçage (par ex, le phytoplancton, ou le processus d'eutrophisation), sont monodimensionnels et portent plus rarement sur l'ensemble détaillé du réseau trophique. Toutefois, l'approche écosystémique, qui prend en compte toute la complexité du milieu, est de plus en plus utilisée. L'article de Mooij *et al* (2010) fournit une bonne synthèse et analyse différents modèles lacustres actuellement développés.

Cet article a pour objectif d'illustrer et discuter les réponses de la biodiversité³ lacustre au changement environnemental (incluant le climatique), en s'appuyant sur les données acquises sur les lacs suivis par le SOERE. En particulier sont abordés :

- l'importance des suivis long terme et de la paléolimnologie pour pouvoir préciser les tendances dans les changements de diversité observés sur les principaux lacs péri alpins français.
- les variabilités sur le court terme et dans l'espace, dont les amplitudes sont parfois importantes et conditionnent la fiabilité des résultats mais guident également la stratégie d'échantillonnage.
- les interactions des facteurs de forçage (température, phosphore, alevinage).
- la spécificité des réponses, le poids de l'environnement local et de l'histoire récente des lacs dans leur évolution.

1. Acquisition des données : importance de l'Observatoire

L'élément clé de l'évaluation des réponses environnementales aux facteurs de forçages est la collecte de données fiables et pertinentes, acquises avec des protocoles standardisés et rigoureux, et organisées en base de données, sur des durées longues (le pas décennal est le minimum pour pouvoir intégrer les variations interannuelles).

L'Observatoire des lacs Alpins (SOERE Lacs Péri-alpins) piloté par l'UMR CARTEL rassemble des données physicochimiques et biologiques depuis plusieurs dizaines d'années sur les trois grands lacs français et franco-suisse (Léman, Bourget et Annecy) (Figure 1). Ces données, accessibles au public (http://www.dijon.inra.fr/thonon/l_observatoire), ont permis de caractériser l'évolution passée des lacs, en particulier pour le Léman et le lac du Bourget dans un contexte d'eutrophisation (année 1950-1980) puis de réoligotrophisation (1980 – nos jours). Leur incrémentation se fait lors de campagnes d'échantillonnage, généralement mensuelles avec un resserrement bimensuel lors de périodes de fortes activité planctonique (par ex le printemps et l'été).

³ Nous utilisons ici le terme biodiversité dans son sens le plus large, incluant nombre d'espèces, structure de communautés, abondance relative,...

Compte tenu des coûts associés à ces échantillonnages, les lacs sont décrits par un point d'échantillonnage (théoriquement représentatif du pelagos et donc non soumise à des perturbations directes localisées), avec une analyse spatiale verticale (thermocline, zone euphotique,...), soit à des profondeurs discrètes soit en intégrant une hauteur d'eau prédéfinie (selon le paramètre). Les gestionnaires des milieux lacustres sont des acteurs essentiels dans la mise en place et la pérennisation de tels suivis. Le jeu de données actuellement acquis sur les trois lacs est probablement un des plus complets, par sa richesse et sa durée.

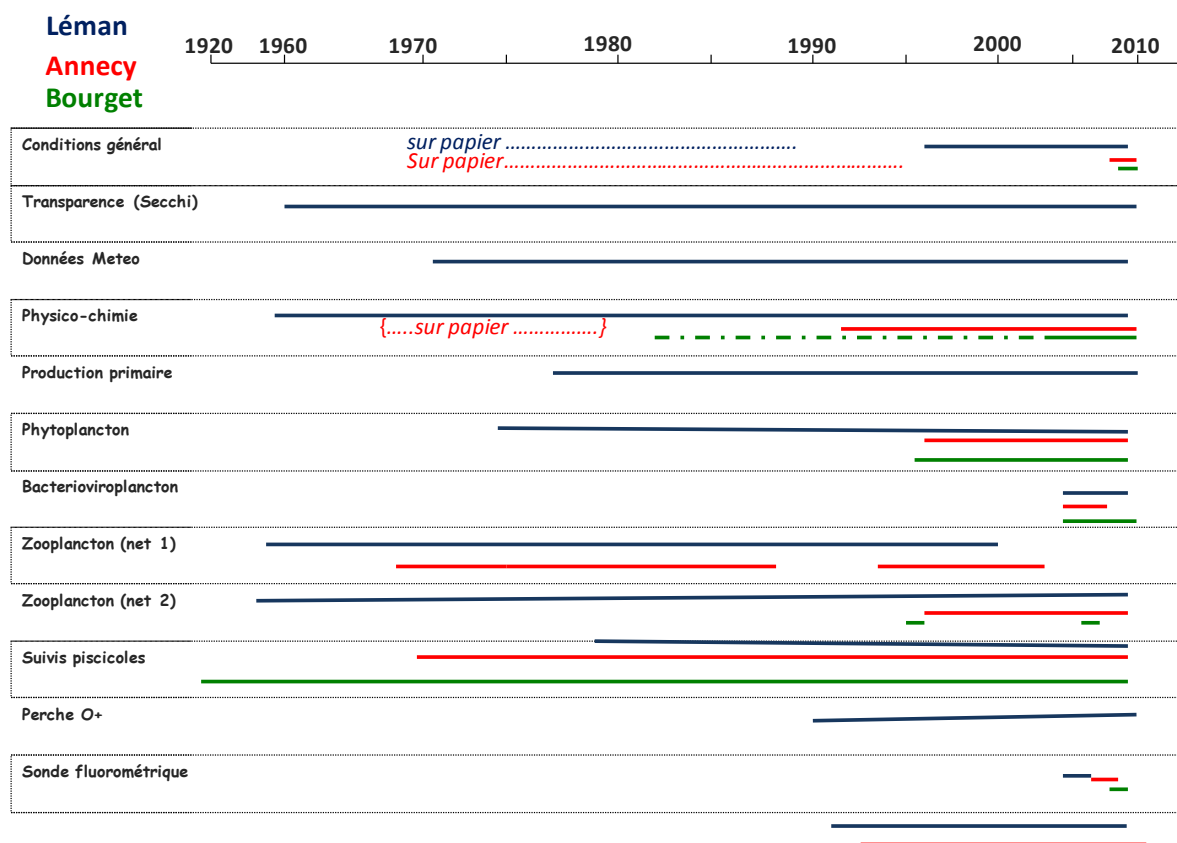


Figure 1 : Jeux de données disponibles dans la base de données SOERE Lacs Alpains

D'autres programmes de recherches de type ANR viennent compléter cette base de données, sans y être entièrement intégrés (autres paramètres, questions spécifiques). Ils contribuent néanmoins à la compréhension générale du fonctionnement lacustre et, dans certains cas (programme ANR IperRetro par exemple), donnent des éclairages indispensables à la compréhension de la dynamique à long terme de la biodiversité face au changement de pressions anthropiques (approche de paléolimnologie, cf point 5).

L'ensemble de ces données permet de comprendre les dynamiques et les réponses (résilience, évolution graduelle, basculement...) de ces systèmes aux forçages externes.

2. Grands traits de l'évolution physicochimique des lacs péri-alpins

Un des principaux facteurs de forçage des lacs péri-alpins est lié à la dynamique du phosphore (P), en particulier sur le Léman et le lac du Bourget. Après des concentrations en P élevées et caractéristiques

de conditions d'eutrophisation jusqu'au début des années 1980, les mesures de réduction des intrants polluants ont progressivement fait effet (interdiction du P dans les lessives en Suisse, puis en France ; collecte des eaux usées et amélioration des traitements d'eaux usées).

Actuellement le Léman et le lac du Bourget sont revenus à un état respectivement mésotrophe et oligo-mesotrophe, avec des valeurs mesurées en P-PO₄ de 12 et 14 µg/L, respectivement (valeurs au brassage hivernal en février 2011).

A l'inverse, le lac d'Annecy ayant été le moins perturbé (Benedetti-Crouzet et Meybeck, 1971) et les mesures de restauration ont été suffisamment rapides pour que ce lac retourne rapidement au stade oligotrophe (Perga *et al.*, 2010), dont il est désormais une référence.

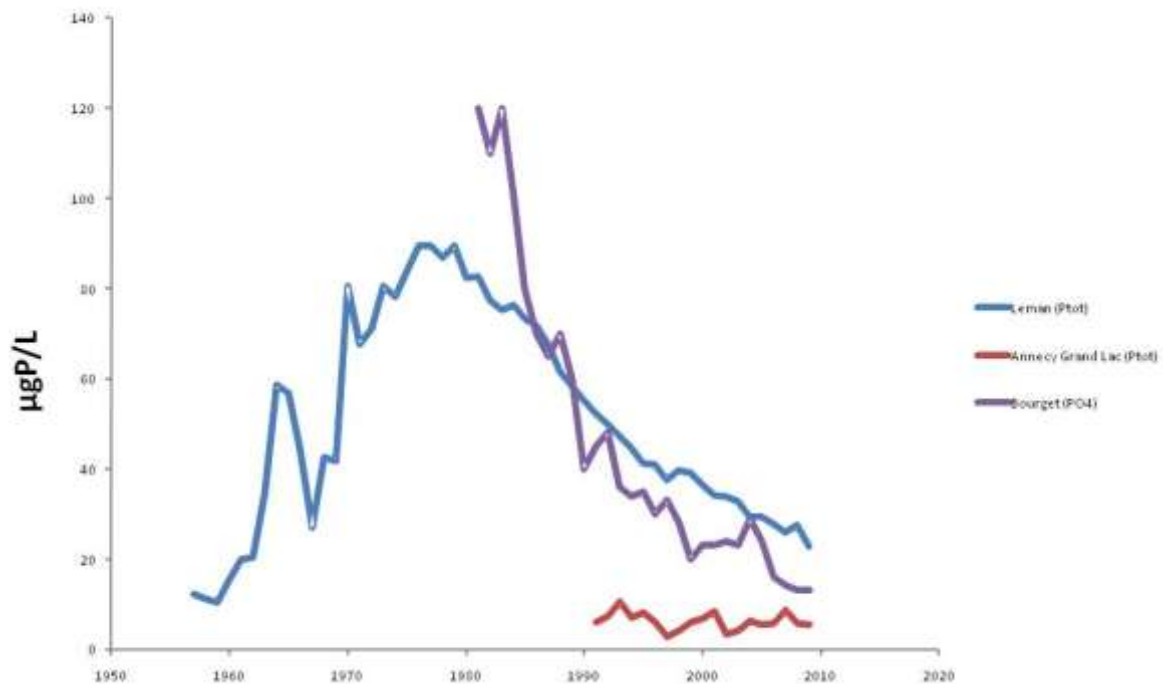


Figure 2: Evolution sur le long terme des teneurs en Phosphore des 3 lacs du SOERE

L'évolution à la baisse de ce nutriment est probablement un des facteurs de forçage majeur de l'évolution de la composition spécifique et de la biodiversité (phyto)planctonique du Léman et du lac du Bourget (cf points suivants).

Un autre facteur important pour le contrôle de la structure des communautés et en partie de la biodiversité est le niveau d'oxygénation du fonds des lacs, associés à la dynamique de retournement des eaux (annuelle ou interannuelle). Ce phénomène, de fin d'hiver, a une grande incidence écologique car il permet une réoxygénation des eaux de fond, un brassage des nutriments dissous et a donc un impact sur la biodiversité lacustre, tant planctonique que piscicole, et sa spatialisation dans les lacs (exemple Figure 3).

Il n'apparaît pas de tendance nette d'évolution de l'oxygénation de fond sur le Bourget et Annecy sur les 40 dernières années. Cependant, on observe une très forte variabilité interannuelle (selon l'intensité du brassage) sur le Léman (qui est le moins oxygéné des 3 en fin d'hiver, mais c'est aussi le plus profond) et sur le Bourget (Jenny *et al.*, 2012).

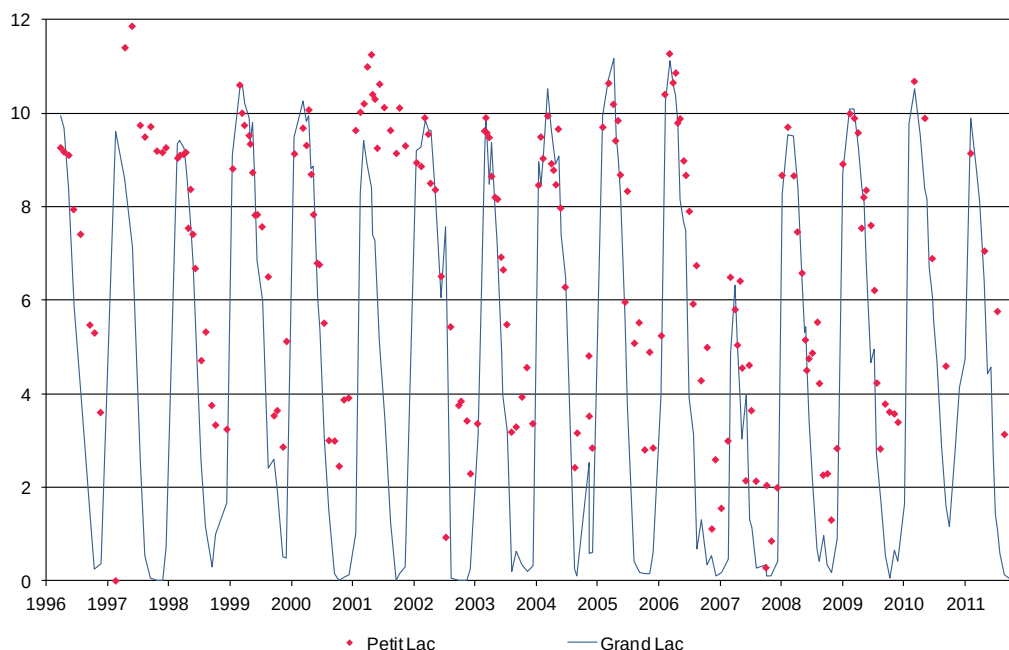


Figure 3 : Évolution de la concentration en oxygène dissous (mgO_2/L) au fond du Grand Lac et du Petit Lac d'Annecy de 1996 à 2011.

La température, mesurée dans les eaux profondes du Léman, montre cependant une tendance globale à l'augmentation régulière depuis une cinquantaine d'année, avec de fortes variabilités interannuelles en dents de scie. L'évolution est nette avec une augmentation significative d'environ $0,4\text{ }^\circ\text{C}/\text{décennie}$ depuis 1957 sur le Léman (Figure 4) ou avec une augmentation des anomalies thermiques hivernales positives sur le Bourget.

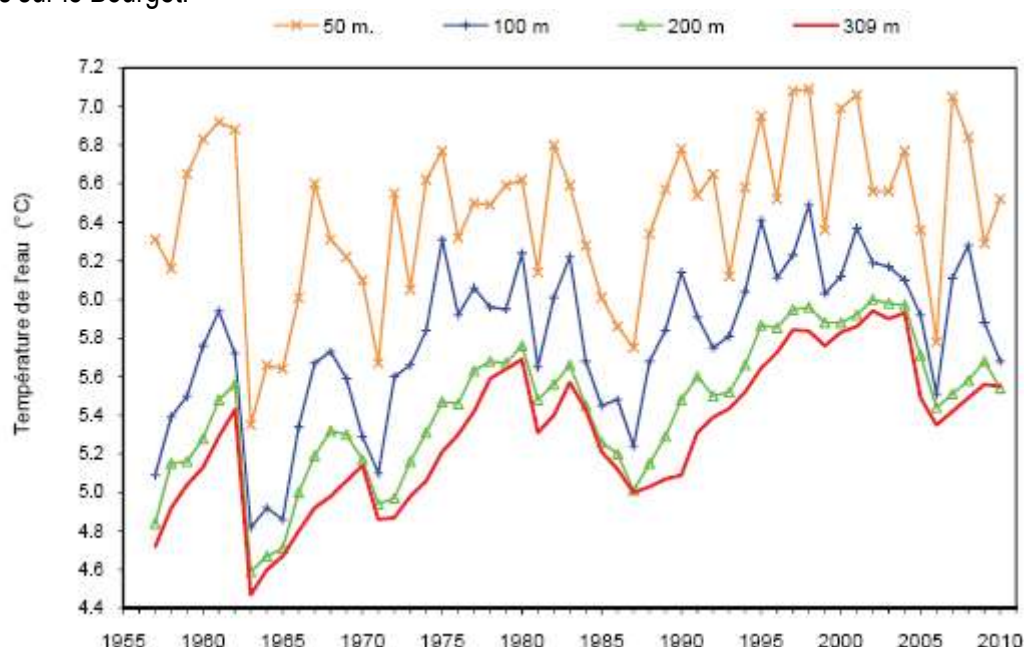


Figure 4 : Evolution de la température moyenne de l'eau aux profondeurs 50, 100, 200 et 309 mètres dans le Léman – Grand Lac (SHL2). Données CIPEL, 2011.

Ces facteurs, parmi les autres, sont particulièrement significatifs de l'évolution pluri décennale des milieux lacustres alpins et contribuent à l'évolution de leur biodiversité.

3. Evolution spatiale et temporelle (à différentes échelles de temps) de grands groupes d'organismes

3.1 La variabilité spatiale

La variabilité spatiale est un élément important à considérer dans l'estimation de la biodiversité, en particulier pour définir une stratégie d'échantillonnage et s'assurer de la représentativité des échantillons. Une composante de cette variabilité est la structuration spatiale des communautés. La structuration verticale de la biodiversité lacustre est en grande partie liée à la présence d'une thermocline, dans certains cas d'une chemocline, et à l'existence de zones euphotiques et aphotiques. Ce dernier paramètre (éclairage) va contrôler la productivité primaire du lac et la présence de phytoplancton, ressource pour les niveaux trophiques supérieurs. Les herbivores zooplanctoniques vont en cascade organiser leur distribution verticale le long de la colonne d'eau en lien avec la présence de cette ressource phytoplanctonique, et également en lien avec les risques de prédation inhérents à la présence des poissons zooplanctonophages (certaines espèces effectuant des migrations vers les zones profondes le jour pour éviter les prédateurs visuels, et remontant en surface la nuit pour consommer les taxa phytoplanctoniques).

Parmi les populations piscicoles, l'étude de la répartition verticale des 3 principales espèces de poissons (perche, gardon, corégone) met en évidence une stratification spatiale stricte dépendant de la température de l'eau (Figure 5), phénomène déjà montré par ailleurs (Mehner *et al.* 2010, Guillard *et al.* 2006) : les percidés et les cyprinidés sont au dessus de la thermocline, les corégonidés et salmonidés en dessous. Des techniques de repérage sonar et d'hydroacoustique permettent de caractériser le positionnement de certaines espèces par rapport à la thermocline (Figure 5).

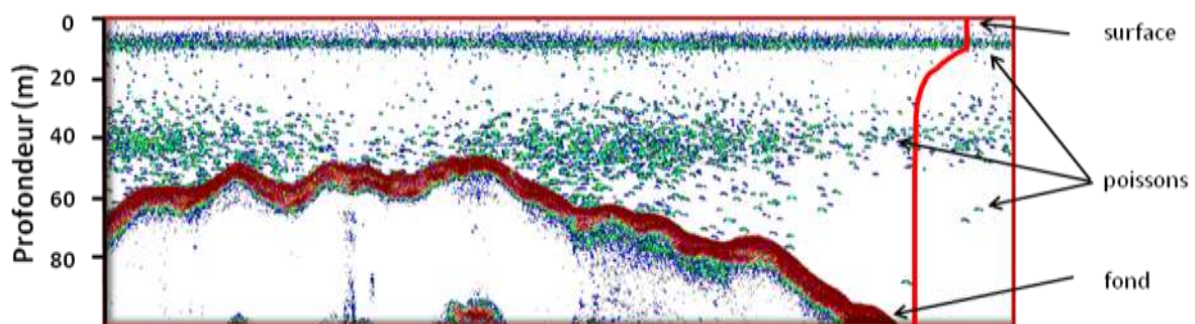


Figure 5 : Exemple d'échogramme. Les communautés ichtyaires se répartissent en fonction de la thermocline (trait rouge vertical): les espèces d'eau froides (salmonidés, corégonidés) étant en dessous de la thermocline, les cyprinidés et percidés au dessus. Les poissons sont représentés par les traces de couleurs dans la pleine eau, chaque tâche correspond à un poisson détecté par le sondeur, qui a renvoyé une partie de l'énergie sonore émise par le sondeur.

De même sur un plan horizontal, les poissons ne se répartissent pas de façon homogène dans l'ensemble du volume lacustre (déplacement des bancs, recherche de nourriture, ...) et les mesures de biomasses (par échosondage) montrent également une forte variabilité interannuelle (cas du Bourget, par exemple). Ceci a également été montré pour le zooplancton (Angeli *et al.*, 2006).

Cette caractéristique est aussi valable pour les organismes phytoplanctoniques et il a été montré, dans le lac du Bourget, que la cyanobactérie *Planktothrix rubescens* présentait des biomasses et des pics de répartition différents suivant que l'on se situe au nord, au centre ou sud du lac (Jacquet *et al.* 2004).

3.2 La variabilité saisonnière

La variabilité saisonnière d'abondance et de composition des communautés est également importante: elle reflète bien évidemment les cycles de développement des organismes, en particulier phytoplancton et zooplancton. Température, lumière, stratification des eaux, ressources nutritives... sont des facteurs explicatifs de cette variabilité d'abondance relative des populations lacustres. A titre d'exemple la dynamique phytoplanctonique (Figure 6) illustre parfaitement les variations d'abondance relative des principales classes algales lors de différentes phases saisonnières.

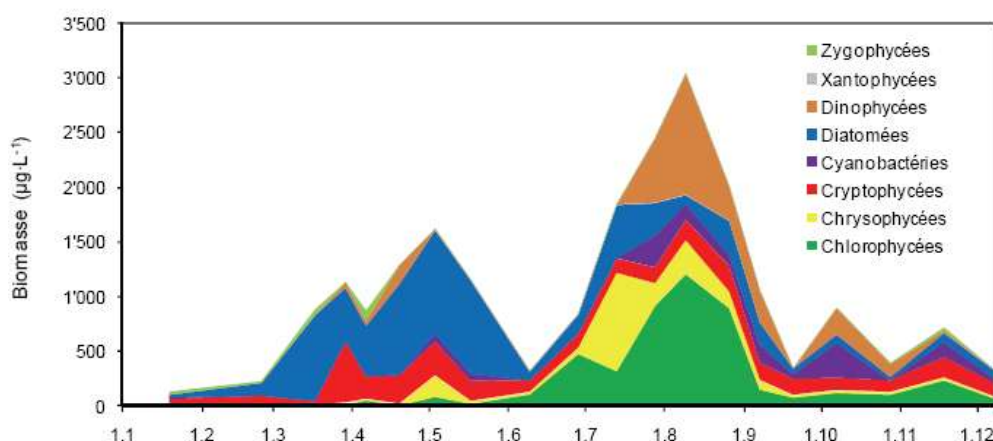


Figure 6: Evolution saisonnière des abondances relatives de la biomasse du phytoplancton par classes algales dans le Léman en 2012. (Domaizon *et al.*, 2011).

3.3 La variabilité inter annuelle

Elle présente également une dynamique marquée sur un pas de temps inférieur à la décennie (Figure 7) avec parfois une dominance de certains groupes. Cette dynamique peut s'inscrire dans une tendance évolutive avec en particulier un accroissement progressif des Cyanobactéries jusqu'en 2008), mais il peut également s'agir 'd'accident' liés à des conditions particulières au cours d'une année (par exemple, la présence de cyanobactéries représentant jusqu'à 41% de la biomasse phytoplanctonique lors de l'été 2011 sur le lac d'Annecy alors que le milieu est nettement oligotrophe et que les cyanobactéries sont généralement peu présentes dans ce lac).

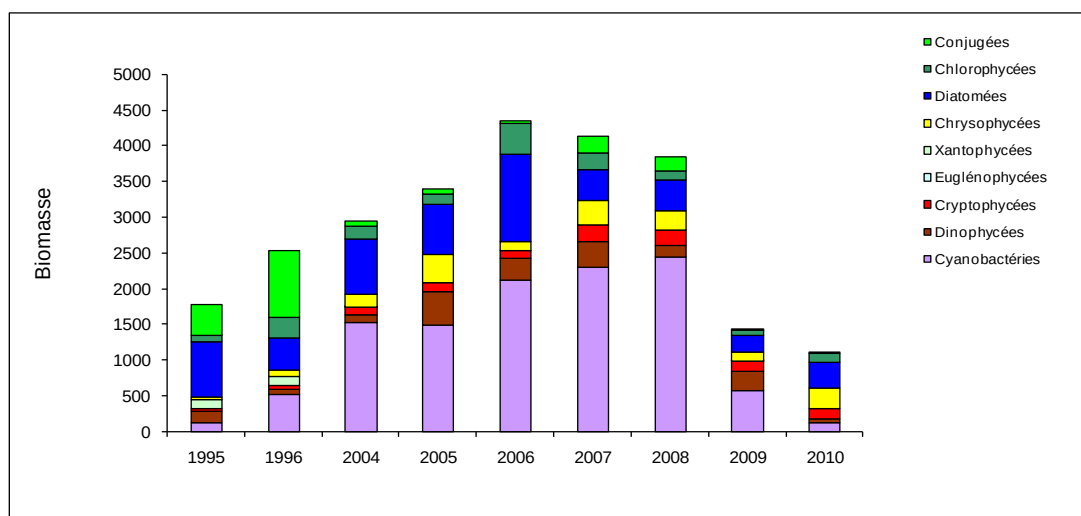


Figure 7: Variabilité des biomasses (en µg/L) des familles de phytoplancton (Lac du Bourget)

Dans le cadre de variations interannuelles, les situations sont à peu près similaires pour le zooplancton, avec une variabilité importante dans l'abondance relative de groupes et dans la biomasse totale, les dynamiques étant différentes d'un lac à l'autre.

Les causes de ces variations sur le court et moyen terme sont très probablement multifactorielles: disponibilité de la ressource (nutriments, algues) et qualités nutritionnelles, mais aussi dynamique saisonnière des températures, rapport profondeur zone euphotique/profondeur zone de brassage ou pression de prédation.

3.4 Tendances évolutives à long terme (> 10 ans)

Les lacs d'Europe occidentale se réchauffent, et leurs températures sont très sensibles aux phénomènes atmosphériques planétaires de type NAO (Oscillations de l'Atlantique Nord). Les conséquences d'un réchauffement climatique seraient multiples: moins de brassage, moins d'oxygène dissous en fond de lac, températures supérieures en hiver et au printemps, avec en cascade, des conséquences sur les organismes, leur physiologie et, in fine, leur diversité (Frossard *et al.*, 2012).

On observe ainsi des effets liés aux variations de températures enregistrées depuis ces dernières décennies:

- Effets probables sur la phénologie du zooplancton, avec un pic printanier plus précoce, et sur l'équilibre entre les cladocères prédateurs *Bythotrephes* et *Leptodora* (Molinero *et al.*, 2007). Plus généralement, on note une tendance à la décroissance pour les Microcrustacés, les Cyclopoïdes et les Daphnies depuis une vingtaine d'années sur le Léman.
- Effets mesurés sur la dynamique saisonnière du phytoplancton, avec l'apparition précoce de la phase des eaux claires en raison d'une prédation également plus précoce exercée par les daphnies (Anneville *et al.*, 2002)
- Effets mesurés sur le recrutement des corégones, en relation avec la précocité de développement du zooplancton (Anneville *et al.*, 2009).
- Effets mesurés sur la phénologie des cycles reproducteurs, en particulier du gardon et de la perche (Gillet et Dubois, 2007). Les températures printanières plus chaudes en particulier accélèreraient la croissance des larves (Perrier *et al.*, sous presse).

De même, le réchauffement des eaux pourrait entraîner le blocage de certaines étapes du cycle reproducteur, par exemple l'ovulation chez l'omble chevalier (Gillet et Breton, 2009) ou la méiose chez le gardon (Gillet, comm.pers).

Dans le cadre des lacs péri alpins, le réchauffement des eaux intervient donc sur des mécanismes physiologiques conduisant directement ou indirectement à des modifications de populations et de communautés aquatiques. Cependant les conséquences des interactions du facteur thermique avec d'autres facteurs de forçage restent difficiles à déconvoluer. C'est le cas en particulier avec la réduction des teneurs en phosphore ou les actions (parfois fortes et anciennes) d'alevinage, les interactions pouvant être antagonistes ou synergiques. Par exemple, les mesures de gestion conduisant à la baisse des apports en phosphore et le développement précoce de la communauté phytoplanctonique printanière en réponse à des hivers et printemps plus doux depuis 1988, contribuent à un appauvrissement précoce de la couche euphotique en phosphore (Anneville *et al.*, 2002). Selon la plasticité des organismes ou leur capacité d'adaptation (sténocé/euryèce, organismes à stratégie r ou K), les changements de biodiversité lacustre seront alors plus ou moins rapides et marqués.

Parmi ces cofacteurs d'évolution, le repeuplement piscicole (ou alevinage) peut se révéler d'un poids relatif non négligeable par rapport au recrutement naturel. C'est ainsi que pour le Corégone (*Coregonus lavaretus*) dans le lac du Bourget, l'alevinage contribuait jusqu'à 80% du stock lorsque que le lac était en condition eutrophe. Depuis sa réoligotrophisation, le recrutement naturel de cette espèce est à nouveau dominant (in Jacquet et al, 2012). Ce n'est pas le cas pour l'Omble (*Salvelinus alpinus*), pour lequel l'alevinage contribue encore fortement au maintien des populations, quelque soit le statut du phosphore. Dans ce cas précis, la qualité et la quantité des zones de fraie semble être un élément important pour expliquer la faiblesse du recrutement naturel, même si d'autres hypothèses restent aussi à investiguer (xénobiotiques, compétition trophique, prédation par le brochet,...). A terme, l'Omble, poisson typique des eaux froides, sera particulièrement sensible au réchauffement des eaux si celui-ci se poursuit.

4. Les réseaux trophiques

A la suite des changements d'abondance relative des différents taxons aquatiques, la structure même des réseaux trophiques lacustres se modifie. Les mécanismes de contrôle par la ressource (bottom-up) ou par la prédation (top-down) sont classiquement cités comme explication d'effets en cascade au sein des milieux lacustres. Succinctement, la théorie du mécanisme de contrôle « bottom-up » veut qu'une décroissance en PO_4 , entraîne une baisse de productivité et des stocks de phytoplancton, ce qui entrainera à court terme la réduction de la biomasse (et une modification probable de la diversité) du zooplancton. Leur ressource alimentaire diminuant, les stocks de poissons zooplanctonophages diminuent. Cependant, les observations faites sur le Léman ne confirment pas cette vision relativement linéaire des effets en cascade (Figure 8).

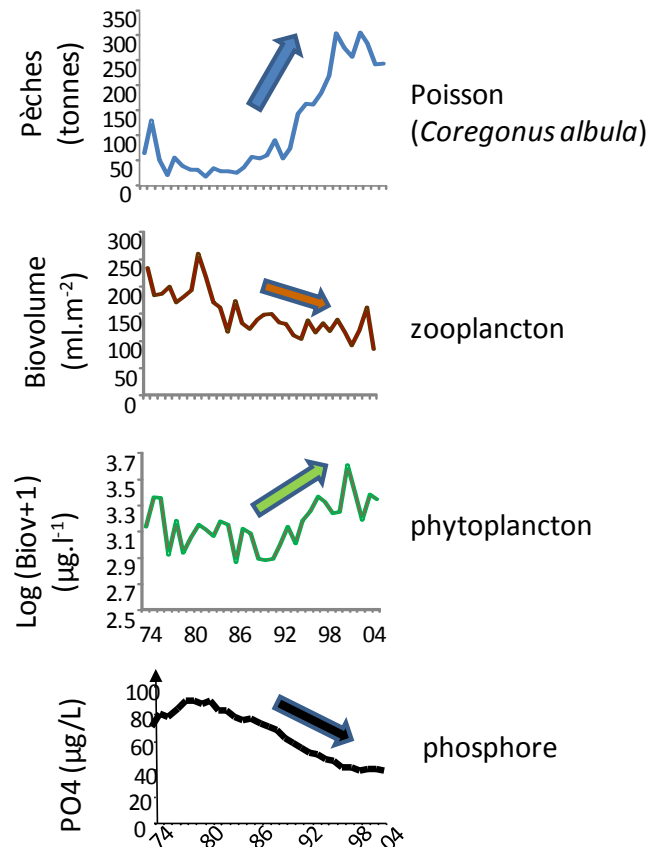


Figure 8: Contrôle top-down du réseau trophique observé dans le Léman (1974-2004).

Les données recueillies sur 30 ans consécutifs mettent en effet en exergue un effet « top-down » lié à l'augmentation de la pression de prédation. Au final, la baisse des teneurs en phosphore s'accompagne d'un accroissement des biomasses phytoplanctoniques, lié à une réduction des biomasses de zooplancton et d'une augmentation du stock de corégone, donc de la pression de prédation. Ce facteur est une des hypothèses qui explique le découplage entre l'évolution du stock de P et le phytoplancton. Une autre hypothèse expliquant la baisse du zooplancton et les abondances relatives chez certaines espèces de zooplancton est la qualité nutritionnelle du phytoplancton (CIPEL, 2011).

Cette interaction entre modes de régulation des réseaux trophiques est de fait courante. On l'observe également, sur de courtes échelles temporelles⁴, au sein du réseau microbien et avec des poids relatifs variables des contrôles par la ressource (nutriments, matière organique) et par la prédation ou le parasitisme (virus en particulier). A titre d'exemple, la lyse virale peut entraîner le renouvellement de près de la moitié de la biomasse bactérienne chaque jour et cette mortalité cellulaire conséquente s'accompagne de la libération de matière organique dissoute et particulaire. La reminéralisation de cette matière par les bactéries non lysées peut alors constituer une manne nutritive importante pour les producteurs primaires (Pollet *et al.* 2011).

5. Approche paléolimnologique et reconstruction écologique

La plupart des résultats présentés ici et illustrant les évolutions de biodiversité sont basées sur des données directes (échantillons et analyses) acquises dans le cadre de suivis écologique et de l'Observatoire des lacs alpins. Ceci induit une limite du jeu de données à quelques dizaines d'années en arrière. Considérer des séquences temporelles plus longues, de cent à quelques centaines d'années, nécessite de disposer d'autre sources d'information.

La paléolimnologie est une approche qui peut palier l'absence de données instrumentales. Elle repose sur le principe de l'archivage sédimentaire.

Toutes les composantes (minérales ou biotiques) présentes dans le lac à un moment donné sont susceptibles de générer des restes qui peuvent s'archiver dans les sédiments qui s'accumulent au fond des lacs. Ces restes peuvent être macroscopiques (restes de carapaces, de frustules algales, des œufs...) ou des biomarqueurs (pigments, lipides, ADN). Lorsque la sédimentation est régulière et non perturbée par des processus physiques (glissements de terrain, bioturbation) ces couches remplies d'archives s'empilent les unes sur les autres, formant des sédiments varvés. Les modifications des conditions physiques, chimiques et biologiques au cours du temps peuvent alors être reconstruites par l'analyse de carottes sédimentaires. Il s'agit toutefois de reconstruction semi-quantitative car une partie (variable) de l'information est dégradée lors du processus d'archivage.

La mise en perspective de ces archives avec les conditions environnementales et les pressions sur les lacs prévalant au moment de leur archivage permet ainsi de reconstituer non seulement une partie de la biodiversité et de l'état écologique des lacs, mais aussi de préciser les mécanismes spécifiques qui en sous-tendaient le fonctionnement (Figure 9).

⁴ Pas de données sur le long terme pour les microorganismes.

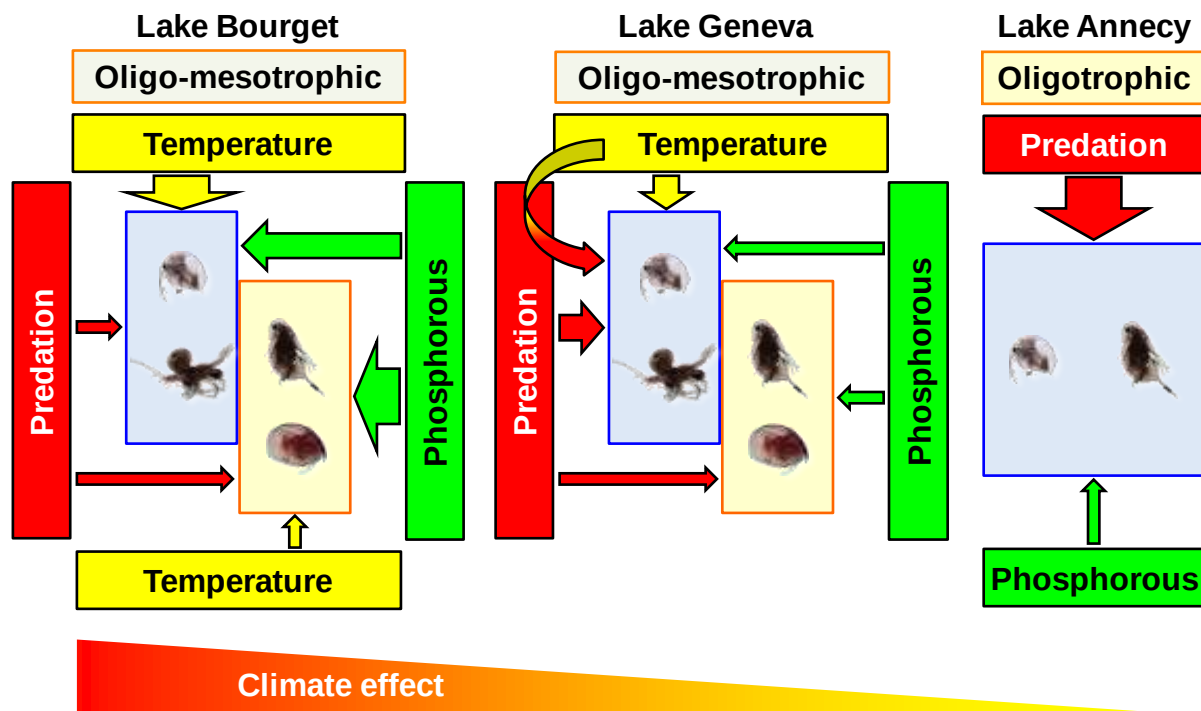


Figure 9 : Synthèse des facteurs environnementaux de forçages qui structurent la communauté de cladocères, de leur poids relatif (taille des flèches) selon les lacs depuis 1970. Données obtenues d'après l'étude des macrorestes sédimentaires (Alic B., 2012)

Les trois lacs compris dans le SOERE sont soumis à la même variabilité climatique mais à des pressions humaines locales variables: les concentrations en nutriments sont et ont été bien plus élevées dans les lacs Léman et Bourget qu'au lac d'Annecy ; les procédures d'alevinage du corégone, la cible centrale de l'activité de pêche, est réalisée avec des stades jeunes en début de printemps dans les lacs Léman et Annecy, et de façon beaucoup plus tardive dans le lac du Bourget. L'analyse des changements de communautés des cladocères au cours des 150 dernières montrent que l'influence du climat sur les réponses des cladocères diffère entre les lacs. Elle est notamment plus forte sur les lacs à plus forte concentration en nutriments tandis que les communautés du lac d'Annecy sont relativement insensibles. D'autre part, les réponses sont de différentes natures entre les deux (ce sont des espèces différentes qui sont favorisées) et ces réponses sont notamment déclenchées par une interaction avec le mode d'alevinage des corégones.

6. Quelle(s) modélisation (s) ?

En plus de la modélisation conceptuelle telle qu'évoquée ci-dessus, des modélisations mathématiques mécanistiques permettant de quantifier des biomasses ou des flux ont été développées sur les systèmes lacustres (ou plus globalement sur milieux aquatiques). Une très grande variété de modèles existent, spécifiques aux lacs ou non spécifiques mais potentiellement applicables. Parmi les modèles les plus courant en écologie lacustre, citons deux d'entre eux particulièrement utilisés : DYRESM-CAEDYM, un des plus complets, ou « ECOPATH with ECOSIM », plutôt orienté « poisson » et gestion de pêche, qui permet aussi d'intégrer plusieurs niveaux trophiques, et dont les versions les plus récentes s'orientent également vers la modélisation de l'effet de changement environnementaux.

L'objectif ici n'est pas d'en faire une analyse poussée (nous renvoyons pour cela le lecteur à synthèse de Mooij *et al.*, 2010), mais de souligner les principaux éléments (non exhaustif) à considérer pour établir ou utiliser un modèle lacustre dans la perspective d'en décrire l'évolution de biodiversité :

- La dimension : mono, bi ou tri dimensionnelle, selon que le modèle considère 1 axe vertical (profondeur), un plan ou l'ensemble du volume lacustre.
- Le centrage : individus centrés, populations centrées, ... selon l'objet identifié comme élément de base pour la description.
- Le nombre de couches considérées : modèles spécifiques mono couche (homogénéité du volume du lac) ou bi couches (lacs stratifiés) pour prise en compte de la thermocline et des différents processus qui en découlent.
- Le nombre de classes d'organismes considéré : au sein de ces grandes classes (phytoplancton, zooplancton, ..., des couches plus détaillées peuvent être ajoutées (taxons), choisis sur la base de différences physiologiques ou écologiques, de variation saisonnière d'abondance, etc. Les principaux modèles existants ont un niveau de description très différent des compartiments biologiques.

Le paramétrage est évidemment fondamental et la capacité de prédiction des modèles variable. A titre d'exemple, des chercheurs italiens, dans le cadre du programme SILMAS, ont appliqué un modèle sur des lacs italiens (modèle à 6 compartiments : phosphore, 2 phytoplancton, 1 zooplancton (principalement Daphnie) et 1 poisson prédateur) (Provenzale et Hardenberg, 2012).

Les prédictions obtenues sont assez moyennes pour les teneurs en phytoplancton (en particulier les extrêmes ne sont pas traduits par le modèle) (Figure 10), probablement parce que la couche descriptive du Phytoplancton est simplifiée et modélisée par les seules Chlorophycées. Comme tout modèle, celui-ci est basé sur des hypothèses biologiques et physiologiques (taille moyenne de cellules, teneur en Carbone, ...) dont la pertinence est fondamentale pour le calage du modèle.

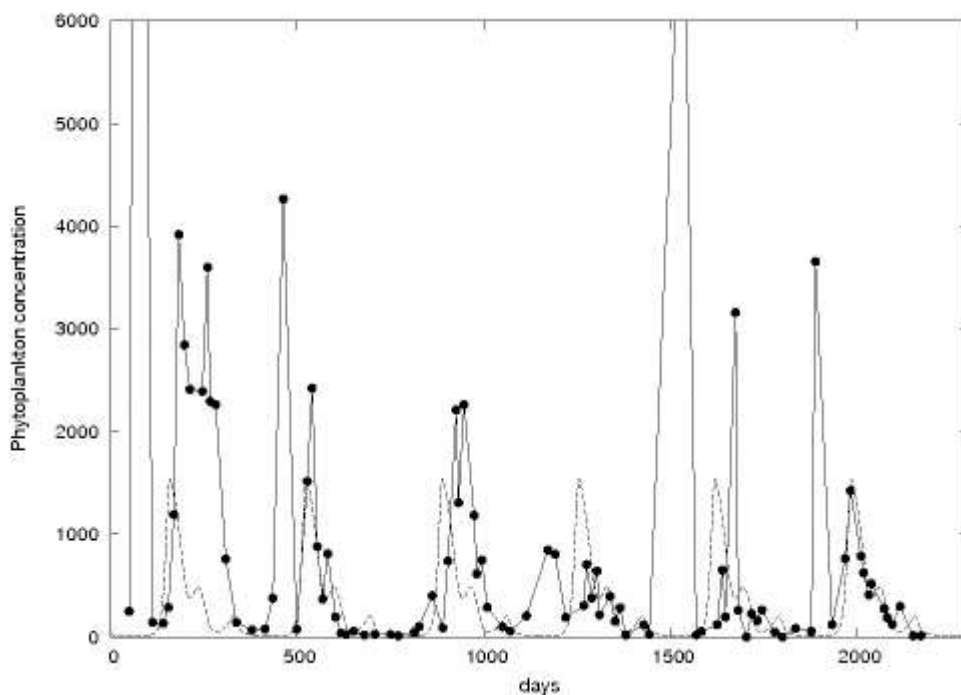


Figure 10 : Concentration mesurée en Chlorophycées (points et traits pleins) et concentration prédite en phytoplancton par le modèle bi couches (lignes pointillées). Les concentrations sont en $\mu\text{gC/l}$, avec un ratio carbone sur biomasse $R = 0,22$. La taille des cellules est estimée à $10\mu\text{m}$. Lac Avigliana Grande (d'après Provenzale et Hardenberg, 2012).

Un exemple complémentaire de modèles prédictif peut être cité avec l'étude de Gallina *et al* (en révision) révélant ce que pourrait être la réponse de la cyanobactérie *Planktothrix rubescens* dans le lac du Bourget à l'horizon 2082-2089. La modélisation MARS suggère que l'augmentation attendue des températures des eaux de surface de ce lac pourrait entraîner un changement notable de la structure phytoplanctonique et une augmentation de 30% de la biomasse de la cyanobactérie, si les conditions nutritives ne deviennent pas limitantes pour la croissance et développement de cette espèce.

En conclusion, les modèles ont pour vocation à être prédictifs, pour la compréhension des mécanismes sous tendant le fonctionnement de systèmes sous pression anthropique, pour tester des hypothèses mais aussi pour aider à l'établissement de scénarios de gestion. Ils nécessitent cependant un gros travail de calage et d'adaptation spécifique au site étudié.

Conclusions

Les changements de biodiversité ou de structure de communautés lacustres sont régis par des forçages proximaux et distaux. La dynamique adaptative des lacs est relativement lente, au moins dans sa phase de restauration (de 20 à 30 ans, cas de la réoligotrophisation du Léman ou du Bourget) et leur hystérésis difficilement prévisible. Les signaux saisonniers, pluri annuels, pluri décennaux, et leur spatialisation doivent être perçus de façon emboîtée, spatialement et temporellement.

Vis-à-vis du changement climatique, il n'y a pas de schéma global unique pour les trois grands lacs péri alpins, mais des situations individualisés du fait des poids relatifs des différents facteurs de forçage locaux, de la morphologie des lacs, de leur situation géographique. Les résultats montrent qu'il est impératif de discriminer dynamique saisonnière et interannuelle de la tendance long terme. Les deux doivent être analysées en même temps car la dynamique interannuelle est parfois une simple modification de la dynamique saisonnière (exemple du phytoplancton du Léman pour les années 1974-1998).

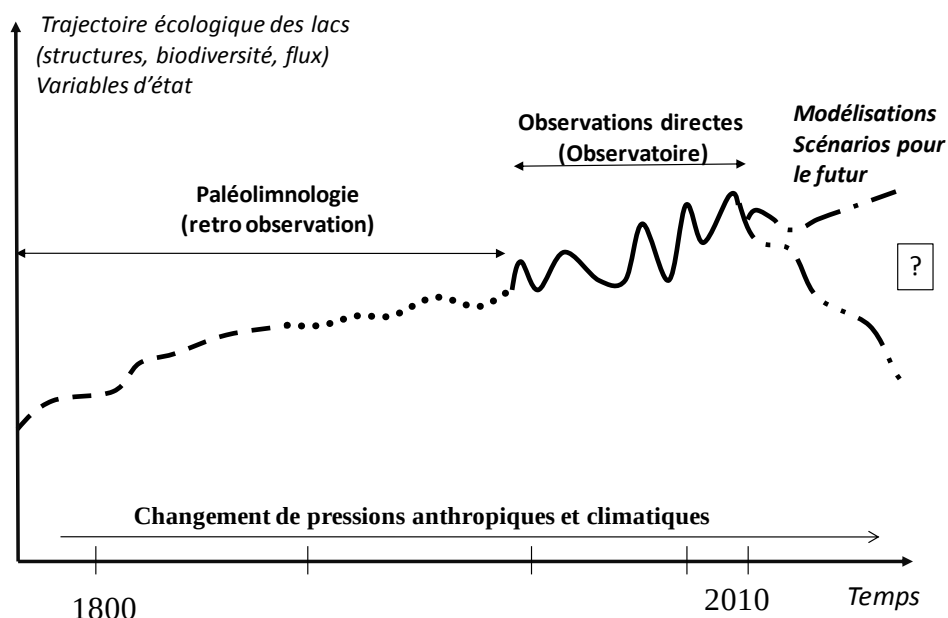


Figure 11 : Schéma conceptuel de l'organisation et de la complémentarité des acquisitions de données environnementales dans le cadre de suivi long terme. Déclinaison adaptée au SOERE Lacs Alpains.(d'après Meybeck *et al*, 2004).

Dans le cadre du SOERE, les principaux acquis scientifiques, mais aussi le développement de méthodes d'étude tels que celles issues de la paléolimnologie, ont ainsi permis de retracer l'évolution des grands lacs alpins et d'en caractériser la dynamique écologique actuelle. Ils ont aussi permis de mettre en avant les bénéfices écologiques associés aux mesures de restauration entreprises par les décideurs publics et les gestionnaires. L'aide à la décision apportée au gestionnaire est cependant appelée à se développer encore, en particulier par la maîtrise de modèles adaptés, permettant d'élaborer des scénarios d'évolution des lacs, sur la base d'hypothèses couplant la déclinaison locale de forçages globaux (thermie, hydrologie) et les forçages spécifiques au bassin versant (changement d'occupation des sols, développement urbain...)

Remerciements

Les auteurs remercient les partenaires du SOERE (CISALB, SILA, CIPEL) pour leur contribution indispensable à la réalisation des suivis lacustres sur le long terme.

Références bibliographiques

- Alric B., 2012 La vulnérabilité des lacs face au couplage du climat et des perturbations anthropiques locales: approche paléolimnologique basée sur les cladocères. Thèse de l'Université Grenoble, 190 p.
- Angeli N., Gerdeaux D., Guillard J., 2006. Analyse géostatistique des répartitions horizontales printanières de la biomasse zooplanctonique et des variables physico-chimiques dans un petit lac, *Revue des Sciences de l'Eau* 19, 285-294.
- Anneville O., Souissi S., Molinero J.C., Gerdeaux D., 2009. Influences of human activity and climate on the stock-recruitment dynamics of whitefish, *Coregonus lavaretus*, in Lake Geneva. *Fisheries Management and Ecology* 16, 492-500.
- Benedetti-Crouzet E., Meybeck M., 1971. Le lac d'Annecy et son bassin versant: premières données climatologiques, hydrologiques, chimiques et sédimentologiques. *Archives Scientifiques de Genève* 24, 437-486.
- Beniston M., 2009. Changements climatiques et impacts. De l'échelle globale à l'échelle locale, Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, 247p.
- Cardinale B.J., 2011. Biodiversity improves water quality through niche partitioning, *Nature* 472, 86-91.
- CIPEL, 2011, Rapport de la Commission. Internationale de protection des eaux du Léman contre les pollutions, Campagne 2010,
- Collectif, 2010. Livre Blanc du Climat en Savoie. JJ Delannoy Coord., Conseil Général de Savoie-Mission Prospective Développement, Le Bourget du Lac, 140p.
- Domaizon I., Lainé L., Lazzarotto J., Perga M.E., Rimet F., 2012. Suivi de la qualité des eaux du lac d'Annecy. Rapport 2011, SILA (éd.) et INRA-Thonon., 90p.
- Frossard V., Millet L., Verneaux V., Jenny J.P., Arnaud F., Perga M.-E., Magny M., 2012. Chironomid abundance and carbon isotope signature as proxies for past lake-functioning, 8th ISOECOL Brest 20-24 Août 2012.
- Gallina N, Beniston M, Jacquet S, Will Lake Geneva turn "red" in the future? A possible scenario for the development of the cyanobacterium *Planktothrix rubescens*, *Limnology and Oceanography* (en révision)

- Gillet C., Dubois J.-P., 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. *Journal of Fish Biology* 70, 1001-1014.
- Gillet C., Breton B., 2009. LH secretion and ovulation following exposure of Arctic charr to different temperature and photoperiod regimes: Responsiveness of females to a gonadotropin releasing hormone analogue and a dopamine antagonist. *General Comp. Endocrinology* 162, 210-218
- Guillard J., Brehmer P., Colon M., Guennegan Y., 2006. Three dimensional characteristics of young-of-year pelagic fish schools in lake. *Aquatic Living Resources* 19, 115-122.
- Guillard J., Mehner T., Perga M.-E., Colon M., Angeli N., 2010. Hydroacoustic assessment of young-of-year perch, *Perca fluviatilis*, population dynamics in an oligotrophic lake (Lake Annecy, France), *Fisheries Management Ecology* 13, 319-327.
- Jacquet S., Leberre B., Paolini G., Humbert J.F., 2004. Variations of *Planktothrix rubescens* spatial distribution in Lac du Bourget (France), 6th International Conference on Toxic Cyanobacteria, Bergen, Norway.
- Jacquet S., Barbet D., Cachera S., Caudron A., Colon M., Girel, C. Guillard J., Hébert A., Kerrien F., Laine L., Lazzarotto J., Moille J.P., Paolini G., Perga M.E., Perney P., Rimet F., 2012. Suivi environnemental des eaux du lac du Bourget pour l'année 2011. Rapport INRA-CISALB-CALB, 220 p.
- Jenny J.P., Arnaud F., Dorioz J.M., Giguët Covex C., Sabatier P., Reyss J.L., Pignol C., Perga M.E., 2012. 3D reconstruction of hypoxia from varve records in three large perialpine Lakes - Bourget, Annecy and Geneva (France - Switzerland) - over the last 100 years. *International Paleolimnology Symposium 2012, Glasgow, Scotland 21-24 august*.
- Mehner T., Busch S., Helland I.P., Emmrich M., Freyhof J., 2010. Temperature related nocturnal vertical segregation of coexisting coregonids. *Ecology of Freshwater Fish*, 19, 408-419.
- Molinero J.-C., Anneville O., Souissi S., Lainé L., Gerdeaux D., 2007. Decadal changes in water temperature and ecological time series in lake Geneva, Europe: relationship to subtropical Atlantic climate variability. *Climate Research* 34,15-23.
- Mooij W.M. et al., 2010. Challenges and opportunities for integrating Lake Ecosystem modeling approaches. *Aquatic Ecology* 44, 633-667.
- Perga M.E., Desmet M., Enters D., Reyss J.L., 2010. A century of bottom-up- and top-down-driven changes on a lake planktonic food web: A paleoecological and paleoisotopic study of Lake Annecy, France, *Limnology and Oceanography* 55, 803-816.
- Perrier C., Molinero J.C., Gerdeaux D., Anneville O. (sous presse) Effects of temperature and food supply on the growth of whitefish (*Coregonus lavaretus*) larvae in an oligotrophic peri-alpine lake. *Journal of Fish Biology*.
- Pollet T., Berdjeb L., Sime-Ngando T., Jacquet S., 2011. Viral abundance, production, decay rates and life strategies (lytic vs. lysogeny) in Lake Bourget. *Environmental Microbiology* 13, 616-630.
- Provenzale A., von Hardenberg J., 2012. A model ecosystem for small mesotrophic and eutrophic sub alpine lakes, SILMAS Report, 24p + appendix.
- Rosset V., Lehman A., Oertli B., 2010. Warmer and richer ? Predicting the impact of climate warming on species richness in small temperate waterbodies, *Global Change Biology* 16, 2376-2387.