

# Master 2 e Année Biodiversité -Écologie -Évolution Parcours Dynamique et Modélisation de la Biodiversité INFLUENCE DE LA RÉOLIGOTROPHISATION SUR LES DYNAMIQUES ÉCOLOGIQUES : LE CAS CONCRET DU LAC DU BOURGET (SAVOIE, FRANCE) Resp Stéphan jacquet

Nina Grandrémy

### ▶ To cite this version:

Nina Grandrémy. Master 2 e Année Biodiversité -Écologie -Évolution Parcours Dynamique et Modélisation de la Biodiversité INFLUENCE DE LA RÉOLIGOTROPHISATION SUR LES DYNAMIQUES ÉCOLOGIQUES : LE CAS CONCRET DU LAC DU BOURGET (SAVOIE, FRANCE) Resp Stéphan jacquet. Sciences de l'environnement. 2018. hal-02916804

# HAL Id: hal-02916804 https://hal.inrae.fr/hal-02916804

Submitted on 18 Aug2020

**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. Master 2<sup>e</sup> Année



Biodiversité – Écologie – Évolution

Parcours Dynamique et Modélisation de la Biodiversité

# (DYNAMO)

# INFLUENCE DE LA RÉOLIGOTROPHISATION SUR LES DYNAMIQUES ÉCOLOGIQUES : LE CAS CONCRET DU LAC DU BOURGET (SAVOIE, FRANCE).

# Nina GRANDRÉMY

INRA UMR CARRTEL 75 bis avenue de Corzent 74203 Thonon – les – Bains









**Sous la responsabilité de** Stéphan JACQUET, Victor FROSSARD, Jean GUILLARD et Florent ARTHAUD

# Année Universitaire 2017 – 2018

Université Grenoble Alpes – UFR de Chimie et biologie B.P. 53 38041 Grenoble Cedex 9

#### Résumé

Après une période d'eutrophisation marquée au cours de la seconde moitié du XXe siècle, le lac du Bourget, est depuis la fin des années 1980 en phase finale de ré-oligotrophisation, grâce à des mesures prises pour réduire significativement les apports en phosphore issus du bassin versant. Depuis 2004, le suivi écologique de ce lac a révélé des changements importants au sein de divers compartiments biologiques. Une analyse de données détaillée a été réalisée sur la période 2004 -2015 afin de décrire précisément les modifications observées et de mettre en évidence de possibles changements de régime. Des modèles additifs généralisés ont permis de montrer l'existence de nombreux changements non linéaires, caractéristiques de dynamiques de changements de régime pour différentes espèces planctoniques entre 2008 et 2010, ainsi qu'à l'échelle globale de la communauté du phytoplancton. Pour autant, il n'a pas été possible de mettre en évidence de signaux précurseurs clairs de ces changements. Cette étude a également permis de discuter du rôle potentiel de certaines variables environnementales dans ces changements de dynamiques et de quantifier des modifications dans d'autres compartiments biologiques clefs (poissons, macrophytes, picophytoplancton), apparues durant cette même période temporelle.

Lake Bourget (Savoie, France) has been surveyed for several decades. Results from its scientific monitoring have revealed various changes in both chemical and biological parameters following ecosystem restoration (i.e. the reduction of external phosphorus loading) and reoligotrophication process occurring since the end of 1980's. Here is proposed a detailed data analysis throughout the period 2004 – 2015, using a variety of statistical and model tools, to describe these ecological changes, highlighting possible regime shifts. Mainly, our results suggest that 2008 – 2010 was a critical period with significant changes for both pelagic and littoral communities. The phytoplankton community displayed a regime shift during this period, as for some zooplankton species, without however clear early warning signals. Moreover, this study allowed us to discuss the role of environmental variables explaining these changes, and detail other temporal changes occurring during the same period for several biological components such as fishes, macrophytes and small forms of phytoplankton.

<u>Mots clés</u>: changements de régime, points de bascule, signaux précurseurs, modèles additifs généralisés, lac du Bourget.

# Table des matières

REMERCIEMENTS	1
I. INTRODUCTION	2
II. MATÉRIEL ET MÉTHODES	4
1. Le lac du Bourget et son suivi scientifique	4
2. Présentation des données	5
2.1. Les paramètres abiotiques	5
2.2. Les compartiments biologiques	6
3. La modélisation	7
3.1. Interpolation des données	7
3.2. Analyses en Composantes Principales	7
3.3. Modèles additifs généralisés	7
3.4. Les points de bascule	8
3.5. Les signaux précurseurs	8
3.6. Les causes	9
III. RÉSULTATS	.10
1. Dynamiques temporelles des paramètres abiotiques	.10
2. Changements de dynamiques temporelles dans les communautés planctoniques	.11
2.1. Analyses multivariées et modèles additifs généralisés	.11
2.2. Points de bascule et chronologie des changements majeurs	.12
2.3. Signaux précurseurs du changement de régime de la communauté du phytoplancton	.12
2.4. Causes du changement de régime de la communauté du phytoplancton	.13
3. Changements dans d'autres compartiments biologiques	.13
3.1. Picophytoplancton	.14
3.2. Poissons : pêches professionnelles et scientifiques	.14
3.3. Macrophytes en zone littorale	.15
IV. DISCUSSION - CONCLUSION	.16
GLOSSAIRE	.19
BIBLIOGRAPHIE	.19
ANNEXES	.21
1. Les espèces planctoniques étudiées et leurs dynamiques temporelles	.21
2. Des résultats complémentaires	.23

### **REMERCIEMENTS**

Pour commencer, je tiens à remercier mes quatre encadrants de stage pour leur confiance, leur soutien et leur aide durant ces six mois. Plus particulièrement, merci à Stéphan JACQUET pour son implication très active dans ce projet et pour son soutien moral, indispensable dans les moments difficiles. Merci à Victor FROSSARD pour son aide très précieuse pour la partie modélisation, ainsi que pour sa patience face à mes nombreuses interrogations par mails et lors des réunions. Merci à Florent ARTHAUD et Jean GUILLARD pour leur implication dans ce stage et pour leurs conseils lors des réunions et de la relecture de ce rapport. Merci à Gislaine MONET et Denis BARBET au service informatique, pour l'accès aux données utilisées dans ce projet. Merci à Pascal PERNEY et Philippe QUETIN pour la journée prélèvement sur le lac du Bourget, qui m'a permis de voir concrètement comment les données sont récoltées. Merci à André MIQUET du Conservatoire d'Espaces Naturels de Savoie et à Romain LAMBERT pour les données macrophytes. Merci à Laurent ESPINAT pour la découverte de la pisciculture et l'élevage des ombles chevaliers, pour m'avoir impliqué dans la reproduction de ces poissons, et pour les virées occasionnelles sur le lac Léman. Une pensée pour Gwenaelle, Candice, Jade, Valentin, Sinzi, Mickaël, Rémi, Mathieu, Laura, Sonia, Julie et tous les autres. Pour les jeudis soir autour du babyfoot, pour les discussions souvent animées à table le midi, pour les sorties escape game et laser game, sans oublier la matinée plongée et pique-nique (Merci Stéphan !).

Finalement, merci à toute l'équipe du CARRTEL, pour votre accueil chaleureux et votre bonne humeur quotidienne.

### I. INTRODUCTION

Dans le contexte actuel des changements globaux, en particulier climatiques, les écosystèmes sont soumis à des pressions de plus en plus importantes, susceptibles d'impacter leurs propriétés et d'influencer les services qu'ils rendent à l'Homme [1,2]. Le réchauffement climatique et les pressions anthropiques sont en effet des contraintes qui peuvent modifier la structure et la stabilité d'un écosystème et ainsi altérer sa **résilience** (voir Glossaire) [3,4]. Cette dernière se définit comme la capacité d'un système à revenir à son état initial après avoir subi un stress. Dans le cas des écosystèmes, la résilience dépend de l'organisation des réseaux écologiques et donc des liens entre les différents compartiments du milieu, de la diversité et du rôle fonctionnel des espèces présentes [5]. Elle permet alors de tamponner les variations naturelles des conditions environnementales, et de maintenir l'ensemble dans un état d'équilibre stable grâce à des boucles de rétrocontrôle internes [2,4]. Cependant, lorsque des contraintes extérieures viennent impacter un écosystème, des changements dans la structure et l'organisation de celui-ci peuvent être observés. Il peut alors en



<u>Figure 1</u>: Dynamiques temporelles possibles d'une variable donnée face à un forçage environnemental en fonction du temps: (a) évolution linéaire, (b) évolution non linéaire et progressive, (c) transition abrupte montrant deux états écologiques distincts, caractéristique des

résulter modifications des dans son fonctionnement les et dans services écosystémiques fournis [3,4]. La résilience peut être diminuée et les dynamiques temporelles des conditions environnementales peuvent présenter différentes réponses : un changement graduel montrant une trajectoire linéaire au cours du temps (Figure 1-a), une transition graduelle non linéaire (Figure 1-b), ou encore un changement abrupt, faisant apparaître deux états écologiques distincts, caractéristique des changements de régime (Figure 1-c) qui peuvent avoir de sévères

impacts écologiques et économiques [6,7]. Dans ce dernier exemple, l'écosystème peut tendre vers un nouvel état alternatif stable, après avoir franchi une valeur « seuil » d'une variable considérée, appelée **point de bascule** ou **point de transition**, où de nouvelles boucles de rétrocontrôle peuvent se mettre en place. Un intérêt a été porté pour la prédiction de ces changements de régime, dans le cadre de la gestion des milieux naturels. Un certain nombre d'études a révélé que, pour certaines dynamiques, les changements de régime peuvent être précédés de signaux précurseurs, alors considérés comme étant des **transitions critiques** [8,9]. Des outils statistiques ont d'ailleurs été développés pour mettre en évidence ces caractéristiques particulières dans l'évolution d'un paramètre mesuré, correspondant à une diminution de la résilience et annonçant l'approche d'un point de bascule [10,11].

Les écosystèmes lacustres sont fréquemment pris comme exemples dans les études de changements de régime et transitions critiques [7,12–14]. Bénéfiques à bien des égards d'un point de vue écologique et économique, la préservation de ces milieux est depuis plusieurs décennies une préoccupation majeure pour la société. En effet, les lacs sont des milieux riches en biodiversité et sont privilégiés pour les services écosystémiques qu'ils rendent. Ils sont décrits comme source alimentaire et d'eau potable, comme lieu de récréation et de tourisme au sens large et comme secteur économique de première importance pour la pêche [15]. Mais ces écosystèmes d'eau douce sont vulnérables face à de nombreuses perturbations telles que l'apport excessif de nutriments et autres pollutions, l'augmentation des températures ou encore l'introduction d'espèces invasives [4,16,17]. Conséquence d'un enrichissement excessif en nutriments, l'eutrophisation est l'une des menaces les plus néfastes pour la qualité des eaux [18]. Les nutriments apportés, tels que l'azote ou le phosphore (principal élément limitant dans un écosystème lacustre), stimulent le développement du phytoplancton, ce qui peut entrainer une augmentation de la turbidité de l'eau et une diminution de son éclairement. L'augmentation de la quantité de matière organique stimule l'activité de décomposition et ainsi la consommation d'oxygène dans les couches profondes du lac, pouvant entrainer des problèmes d'hypoxie voir d'anoxie [17]. Le changement climatique fait aussi parti des menaces qui pèsent sur les lacs, pouvant modifier leur structure thermique et la stabilité de la colonne d'eau, avec de nombreuses conséquences possibles sur le développement et la dynamique des organismes [16,17,19].

Notre étude s'intéresse au lac du Bourget, le plus grand lac naturel profond de l'Hexagone qui a été sujet à une période d'eutrophisation marquée au cours du XX<sup>e</sup> siècle. La concentration en phosphore dans le lac est passée de 10  $\mu$ g/L avant 1940 à plus de 100  $\mu$ g/L dans les années 1980. Cette augmentation était principalement due aux rejets des effluents industriels et des eaux usées domestiques insuffisamment traitées. En conséquence, des changements au sein des communautés microbiennes eucaryotes, par exemple, ont été observés dans les années 1940 puis entre 1960 et 1980 [20,21]. Des mesures ont été prises pour réduire les apports en nutriments dans le lac, permettant ainsi d'obtenir une concentration en phosphore inférieure à 20  $\mu$ g/L au cours des années 2000 [20–22]. Lors de cette phase de ré-oligotrophisation du Bourget, des changements écologiques marqués ont été observés, principalement au cours des deux dernières décennies. Une forte diminution de la biomasse phytoplanctonique a été enregistrée, associée à un changement de dominance des groupes fonctionnels et des capacités trophiques (auto- vs mixotrophie) parmi les microalgues. Ces observations étaient directement associées à la disparition de la cyanobactérie filamenteuse toxique, *Planktothrix rubescens*, à la fin de l'année 2009 [14]. Au même moment il a été observé que la

communauté des picocyanobactéries (cyanobactéries unicellulaires de taille inférieure à  $2 - 3 \mu m$ ) se distribuait plus profondément dans la colonne d'eau. En zone littorale, des changements ont aussi été constatés dans le compartiment des macrophytes, pour lesquels la profondeur de colonisation a augmenté et pour qui la richesse spécifique au front de colonisation a diminué à partir de 2008. Enfin, des changements dans la communauté piscicole ont également été enregistrés, notamment une augmentation des captures de corégones (*Coregonus lavaretus*) à partir de 2008 [23].

Ces modifications importantes, observés sur une période temporelle étroite, n'ont jusque-là pas fait l'objet d'analyses approfondies. Pendant sa phase de ré-oligotrophisation et face au réchauffement climatique, le lac du Bourget semble avoir subi un changement de régime marqué au début du XXIe siècle, susceptible de concerner plusieurs compartiments biologiques. Pour vérifier cette hypothèse, une analyse détaillée de nombreuses composantes biotiques et abiotiques du lac a été réalisée, sur les données récoltées entre 2004 et 2015 inclus. La présente étude a eu pour objectifs de (1) démontrer l'existence de changements temporels (non linéaires) à l'échelle des communautés et de chaque espèce planctonique, à l'aide de modèles additifs généralisés ; (2) proposer une chronologie précise des changements majeurs observés ; (3) rechercher des signaux précurseurs dans les séries temporelles afin d'identifier des transitions critiques parmi les changements non linéaires observés ; (4) déterminer, si possible, les causes de ces changements avec les variables abiotiques considérées. Ces quatre objectifs ont concernés les communautés phyto- et zooplanctoniques. Nous avons aussi (5) quantifié les changements observés dans les compartiments picophytoplanctoniques, des macrophytes et des poissons.

# II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

#### 1. Le lac du Bourget et son suivi scientifique

Le lac du Bourget (Figure 2) est un lac naturel formé lors de la fonte des glaciers de l'Isère il y a environ 19 000 ans [22]. Les principales caractéristiques de ce lac sont présentées dans le tableau 1. Situé dans le département de la Savoie, il est principalement alimenté par la Leysse, le Sierroz, le Tillet et est relié au Rhône via le canal de Savières qui joue surtout le rôle d'exutoire [23]. Depuis 2004, le suivi scientifique de ce lac est effectué à l'aide de mesures de différents paramètres physiques, chimiques et biologiques, réalisées à une station de référence (le point B) située à l'endroit de la plus grande profondeur du lac. Cette station est considérée comme représentative de la zone pélagique et du fonctionnement global de la masse d'eau, sans être trop influencée par les apports du bassin versant via les tributaires, ou par des pressions anthropiques locales, telles que les ports par exemple [15].

Les données collectées alimentent la base de données de l'Observatoire des grands Lacs Alpins (© SOERE OLA-IS, AnaEE-France, INRA Thonon-les-Bains, CISALB, 2018, développé par le dispositif Eco-Informatique ORE de l'INRA).

Longueur maximale	Largeur maximale	Surface	Altitude	Profondeur maximale	Profondeur moyenne	Volume total	Surface du bassin versant	Temps de résidence des eaux
18 km	3,4 km	44,5 km²	231 m	147 m	80 m	3,6 km <sup>3</sup>	560 km <sup>2</sup>	~ 10 ans

Tableau 1: Caractéristiques du lac du Bourget (d'après [15]).

Chaque année, un rapport scientifique est publié, rendant compte de l'évolution des paramètres étudiés et de l'état trophique du lac [15,23].



Figure 2 : Localisation du lac du Bourget.

#### 2. Présentation des données

Les données utilisées, de janvier 2004 à décembre 2015 inclus, ont été obtenues à partir de la base de données de l'Observatoire des grands Lacs Alpins (<u>http://si-ola.inra.fr/si\_lacs/login.jsf</u>).

#### 2.1. Les paramètres abiotiques

Dans le contexte du réchauffement climatique et de la ré-oligotrophisation actuelle du lac, nous avons sélectionné cinq variables limnologiques clefs pour cette étude : la température de l'eau (°C), les concentrations en azote, phosphore et en silice réactive (mg/L) et la transparence de l'eau (m). Les détails des prélèvements et mesures sont décrits dans le rapport scientifique du lac du Bourget pour l'année 2015 [23]. À chaque date de prélèvement, les mesures ont été faites à dix profondeurs distinctes, entre 2 et 140 m. Pour cette étude, la moyenne de chaque variable limnologique a été calculée entre 2 et 20 m de profondeur pour chaque date, en lien avec la stratégie d'échantillonnage et d'obtention des données du phytoplancton (prélèvement intégré entre 0 et 18 m), exception faite de la transparence. Connaissant la bathymétrie du lac, les données de température entre 2 et 20 m de profondeur neur l'évolution de la stratification du lac, à l'aide de la fréquence de Brunt Väisälä. Ce paramètre mesure la fréquence naturelle d'oscillation de la colonne

d'eau et peut être considéré comme un indicateur de la stabilité de celle-ci. Les calculs ont été faits selon les équations suivantes, d'après Lemmin (1978) :

$$N^{2} = \frac{g}{\rho} \left( \frac{d\rho}{dz} \right) \qquad avec \ \rho(T) = 1000 - 7 \ \times \ 10^{-3} \ (T-4)^{2}$$

avec  $N^2$  le coefficient de stabilité (s<sup>-2</sup>), g l'accélération de pesanteur (m/s<sup>2</sup>),  $\rho$  la densité de l'eau (sans unité), z la profondeur (m) et T la température de l'eau (°C).

Les analyses ont été faites avec les moyennes de ce coefficient calculées pour chaque date de prélèvement.

#### 2.2. Les compartiments biologiques

Le choix des espèces planctoniques analysées s'est fait sur la base des rapports scientifiques publiés entre 2004 et 2015, dans lesquels les espèces dominantes de chaque compartiment ont été répertoriées (espèces les plus abondantes, dont les biomasses annuelles cumulées représentaient environ 80 % de la biomasse annuelle totale du phytoplancton, ainsi que toutes les espèces récurrentes du zooplancton). Ainsi, respectivement, 25 et 13 taxons du phytoplancton et du zooplancton ont été pris en compte dans notre étude (Annexe 1). Les prélèvements et les méthodes de comptage sont décrites dans le rapport scientifique de 2015 [23].

Le groupe picophytoplanctonique, dont la taille est inférieure à 2-3  $\mu$ m, ne rentre pas dans les comptages classiques, et une analyse par cytométrie en flux est nécessaire et réalisée à 6 profondeurs discrètes (2, 10, 15, 20, 30 et 50 m). La somme des abondances moyennes mensuelles a été calculée chaque année, afin de comparer les dynamiques temporelles en surface (entre 2 et 20 m) et en profondeur (entre 30 et 50 m). De plus, les abondances des années 2004 à 2008 ont été regroupées et comparer aux abondances de 2009 à 2014, avec un test non paramétrique de Wilcoxon (seuil à 0,05).

L'analyse du compartiment piscicole a été faite à partir des statistiques des pêches scientifiques et professionnelles, dont les protocoles détaillés sont disponibles dans le rapport scientifique du lac du Bourget pour l'année 2015 [23]. Les données sont disponibles en 2005 puis entre 2010 et 2015 pour la pêche scientifique et entre 2006 et 2015 pour la pêche professionnelle. Les analyses ont été réalisées sur les moyennes annuelles, exprimées en captures par unité d'effort (CPUE), pour les deux types de pêche.

Enfin, les espèces de macrophytes ont aussi été prises en compte dans cette étude, afin de mettre en parallèle la zone pélagique et la zone littorale du lac. La profondeur maximale de colonisation a été étudiée, à l'aide de données récoltées entre 2006 et 2008 puis en 2011 et 2016. Un test de Wilcoxon a été utilisé (seuil de décision fixé à 0,05) pour comparer un échantillon regroupant les données de 2006 à 2008, avec un deuxième échantillon regroupant les données de 2011 et 2016.

#### 3. La modélisation

Toutes les analyses de données ont été réalisées avec le logiciel R 3.4.3 (R Core Team (2017)) et sont résumées sur les figures 3 et 4. Un test non paramétrique de Mann Kendall a été appliqué aux différentes séries temporelles considérées, afin de déterminer si un changement significatif au cours du temps était observé, le seuil de décision étant fixé à 0,05.

#### 3.1. Interpolation des données

Les prélèvements sur le terrain n'ayant pas forcément la même fréquence pour l'ensemble des variables, les séries temporelles des paramètres abiotiques et des espèces planctoniques ont été interpolées. Cette étape a permis d'aligner les données, en partageant les différentes séries temporelles en un nombre égal de données, correspondant au nombre minimum de données disponible. La suite des analyses a donc été faite sur 240 données estimées pour chaque variable, régulièrement espacées de 18,1 jours. Cette étape a été faite selon la méthode de Fritsch et Carlson (1980), qui a permis de conserver au mieux les dynamiques initiales des variables.

#### 3.2. Analyses en Composantes Principales

Des Analyses en Composantes Principales (ACP) ont été réalisées avec les dynamiques temporelles estimées du phytoplancton et du zooplancton, afin d'extraire les scores, métriques synthétiques permettant de visualiser l'évolution globale de ces deux communautés au cours du temps. Les données ont été, au préalable, transformées par la méthode de Hellinger, méthode proposée par Legendre et Gallagher (2001) en écologie des communautés (package *vegan*, Oksanen, 2015). Ces ACP ont été réalisées en tenant compte de la contrainte du jour de l'année, pour s'affranchir de l'effet saisonnier sur les communautés. Des ACP sans contraintes ont aussi été appliquées aux données des pêches scientifique et professionnelle.

#### 3.3. Modèles additifs généralisés

Des modèles additifs généralisés (GAM pour Generalised Additive Models) ont été construits, afin de déterminer si les trajectoires temporelles des espèces étudiées et des communautés étaient caractéristiques des dynamiques non linéaires pouvant suggérer la présence de changement(s) de régime. Ces GAM ont été élaborés en langage R comme suit :

$$mod$$
èles =  $gam(données \sim s(time, k = 4) + s(doy, k = 4), family = distribution)$ 

avec : données = les séries temporelles des deux communautés (scores des ACP) et de chaque espèce planctonique ; time = variable numérique du temps, période temporelle de l'étude ; doy = jour de l'année, représentant la variabilité saisonnière à court terme ; distribution = loi de distribution des données : les espèces présentant une proportion de zéro supérieure à 50 % ont été transformées en variables binaires de type présence/absence, et une loi binomiale a alors été appliquée ; les autres espèces ne suivant pas une loi normale (test de Shapiro, p valeur < 0,05), une loi binomiale négative a été appliquée. Chaque variable au sein des modèles a été considérée avec un lissage indépendant (s() = smoother), pour lequel la dimension de représentation a été fixé à 4 (paramètre k), ce qui a permis d'éviter les sur-ajustement des données aux modèles et d'obtenir des modèles convergents. La réalisation de ces modèles a nécessité le package mgcv (Wood, 2018).

Les dynamiques des changements de régime présentent des courbes de type sigmoïdes, faisant apparaître deux états écologiques distincts (voir Figure 1-c). Ces trajectoires correspondent à des fonctions cubiques et peuvent donc être caractérisées par des paramètres de lissage ou degrés de non linéarité (appelés edf) proche de 3, accessibles via les GAM. Dans le cadre de notre analyse, tous les edf variant entre 2,5 et 3 ont été considérés comme reflétant une forme sigmoïde. La significativité de chaque modèle a aussi été considérée, afin de déterminer si un changement significatif s'était fait au cours du temps. Enfin, le coefficient de détermination R<sup>2</sup> a permis d'obtenir le pourcentage de variabilité des données expliqué par chaque modèle, et ainsi de déterminer la qualité de leur ajustement aux données utilisées.

#### 3.4. Les points de bascule

Les dates des points de transition ont été mises en évidence selon deux méthodes, pour les taxons présentant un changement de dynamique significatif au cours du temps (p valeur des modèles < 0,05) ainsi qu'un edf supérieur ou égal à 2,5. D'une part, une méthode d'entropie croisée, utilisant une distribution Normale pour modéliser les données observées, a été utilisée afin de déterminer le nombre et les emplacements des points de bascule au sein de chaque série temporelle (package *breakpoint* (Priyadarshana, 2016)). D'autre part, un regroupement hiérarchique contraint temporellement basé sur les calculs de distances euclidiennes entre chaque mesure a été utilisé, en ne considérant que la possibilité de former deux groupes. Cette partition en deux groupes permet de suggérer l'occurrence du point de bascule et de déterminer sa date pour chaque taxon considéré (package *rioja*, (Juggins, 2017)).

#### 3.5. Les signaux précurseurs

A l'approche d'un point de bascule, la résilience de l'écosystème peut diminuer, ce qui signifie que le retour à l'état initial nécessite plus de temps. Cela implique, qu'à n'importe quel moment donné, l'état du système devient de plus en plus similaire à son état précédant. Ce phénomène de perte de résilience peut être observé avec différents signaux précurseurs, annonçant l'approche d'un changement de régime [24,25]. Le package *earlywarnings* (Dakos et al., 2015) a été utilisé, afin de trouver ces signaux d'alertes dans la série temporelle de la communauté du phytoplancton, juste avant le point de bascule. Les analyses ont été effectuées uniquement sur l'autocorrélation et la variance des données, statistiques devant augmenter près d'un changement de régime [7,11].



<u>Figure 3 :</u> Analyses statistiques réalisées dans cette étude pour les paramètres abiotiques et les compartiments phyto- et zooplanctoniques, sur le logiciel R 3.4.3 (R Core Team (2017)).

#### 3.6. Les causes

Un changement de régime peut se produire lorsqu'un paramètre évolue graduellement et linéairement vers une valeur « seuil », entrainant l'écosystème vers un nouvel état stable [8,13]. Afin de tenter de déterminer les causes possibles des changements observés, les variables environnementales considérées ici ont été modélisées par un modèle linéaire afin de connaître celles présentant un changement graduel significatif au cours du temps. Ces dernières ont ensuite été intégrées à des GAM (construits comme précédemment, voir 3.3. Modèles additifs généralisés), afin

de visualiser les réponses de la communauté entière du phytoplancton aux variables limnologiques montrant un changement de dynamique temporelle significatif (utilisées comme variables explicatives des GAM).



<u>Figure 4 :</u> Analyses statistiques réalisées dans cette étude pour les compartiments picophytoplanctonique, piscicole et les macrophytes, sur le logiciel R 3.4.3 (R Core Team (2017)).

# III. RÉSULTATS

#### 1. Dynamiques temporelles des paramètres abiotiques

Les dynamiques temporelles des variables limnologiques considérées dans cette étude sont représentées sur la figure 4 et montrent une variabilité importante. Entre 2004 et 2015, la température de l'eau (Figure 5-a) présente des variations saisonnières régulières, tandis que les concentrations en azote (Figure 5-b) et en phosphore (Figure 5-d) semblent diminuer globalement. Au contraire, la silice (Figure 5-c) semble augmenter légèrement et montre de fortes variations. L'évolution de la transparence (Figure 5-e) est très variable, mais les moyennes annuelles montrent une augmentation de celle-ci, qui passe de 6 - 8 m avant 2009 à 8 - 9,5 m après 2009. La concentration en silice et en phosphore ont respectivement une augmentation et une diminution significatives au cours du temps (tableau 2).

<u>Tableau 2</u>: Statistique Tau (Tau) et significativité (p valeur) des tests de Mann Kendall, réalisés sur les 5 variables limnologiques étudiées et sur le coefficient de stabilité de la colonne d'eau ( $N^2$ ). Seuil de significativité fixé à 0,05. Tests réalisés sur les 240 données interpolées entre janvier 2004 et décembre 2015.

	Température	Azote	Silice	Phosphore	Transparence	$\mathbb{N}^2$
Tau	0,042	-0,035	0,18	-0,38	0,084	0,019
p valeur	0,23	0,42	4,65e-05	1,82e-18	0,052	0,58

La fréquence de Brunt Väisälä (coefficient de stabilité de la colonne d'eau) montre des variations saisonnières régulières : elle augmente au fur et à mesure de la stratification estivale et inversement, diminue lors de l'homogénéisation des eaux à l'approche de la saison froide (Figure 5-f). Un test de Mann Kendall ne montre aucun changement significatif au cours du temps (tableau 2).



<u>Figure 5 :</u> Dynamiques temporelles des variables limnologiques étudiées, entre 2004 et 2015 : (a) la température de l'eau, (b) la concentration en azote, (c) la concentration en silice réactive, (d) la concentration en phosphore, (e) la transparence de l'eau, (f) le coefficient de stabilité de la colonne d'eau.

#### 2. Changements de dynamiques temporelles dans les communautés planctoniques

#### 2.1. Analyses multivariées et modèles additifs généralisés

L'axe 1 de l'ACP du phytoplancton prend en compte 36 % de la variabilité des données et l'axe 2, 23 % (Annexe 2-1). Les scores de l'axe 1 sont majoritairement positifs de 2004 à 2009, puis majoritairement négatifs de 2009 à 2015 (Figure 6-a). La variabilité sur l'axe 2 s'étend entre -0,4 et 0,4 de 2004 à 2012 et entre -0,4 et 0,2 de 2010 à 2015 (Figure 6-b).



<u>Figure 6:</u> Dynamiques temporelles des communautés entières du phytoplancton (a et b) et du zooplancton (c et d) au cours du temps, obtenues à l'aide des scores selon l'axe 1 (a et c) et 2 (b et d) des ACP.

Concernant l'ACP du zooplancton, 31 % de la variabilité des données est prise en compte sur l'axe 1 contre 25 % pour l'axe 2 (Annexe 2-1). Les scores de l'axe 1 varient entre -0,2 et 0,2 au cours du temps, et montrent un pic aux alentours de 0,5 en 2014 (Figure 6-c). Les scores de l'axe 2 varient entre -0,3 et 0,3 sur la période de l'étude (Figure 6-d).

Les GAM sur les scores des ACP ont permis de mieux caractériser les dynamiques temporelles des deux communautés. Le GAM réalisé avec les scores de l'axe 1 de l'ACP du phytoplancton renseigne un paramètre de lissage de 2,78, correspondant à une transition non linéaire significative (p valeur < 0,01), caractéristique d'un changement de régime. De plus, ce modèle explique 63 % de la variabilité des scores obtenus. Les statistiques obtenues avec les autres modèles sont indiquées dans le tableau 3 et ne montrent pas de transitions non linéaires significatives.

<u>Tableau 3:</u> Statistiques des modèles additifs généralisés, réalisés avec les scores des ACP des deux communautés planctoniques, au cours du temps. Seuil de significativité fixé à 0,05 ; edf = paramètre de lissage ;  $R^2$  = proportion de variabilité des données expliquée par les modèles.

		p valeur	edf	<b>R</b> <sup>2</sup>
Phytoplancton	Axe 1	0,009	2,78	0,63
	Axe 2	0,22	1,00	0,08
Zooplancton	Axe 1	0,33	1,38	0,14
	Axe 2	0,42	1,00	0,04

#### 2.2. Points de bascule et chronologie des changements majeurs



<u>Figure 7:</u> (a) Données estimées par le modèle additif généralisé réalisé pour la communauté entière du phytoplancton, au cours du temps. (b) Scores de l'axe 1 de l'ACP du phytoplancton. La ligne verticale rouge représente la date estimée du point de bascule de la communauté : juin 2009.

La date du point de bascule de la communauté du phytoplancton a été estimée au cours du mois de juin 2009 (Figure 7). Les GAM réalisés sur les données interpolées des espèces planctoniques décrivent 20 espèces présentant un changement de régime significatif au cours du temps (edf  $\geq 2,5$  et p valeur < 0,05). Respectivement, 15 et 5 taxons de phytoplancton et de zooplancton ont des dynamiques qui répondent à ces critères de

changement de régime, soit 60% et 38% des espèces étudiées. Les dates des points de bascule ont pu être déterminées pour ces 20 taxons (Figure 8). Les deux méthodes de calcul ont mis en évidence une période temporelle étroite de changements à l'échelle des communautés : entre 2007 et 2009 pour la communauté du phytoplancton et entre 2009 et 2010 pour celle du zooplancton (Annexe 2-2).

#### 2.3. Signaux précurseurs du changement de régime de la communauté du phytoplancton

Des signaux précurseurs peuvent être décrits dans les séries temporelles précédant une transition critique, tels qu'une augmentation de l'autocorrélation et de la variance des données. Dans

notre étude, l'estimation de ces paramètres dans la série temporelle de la communauté du phytoplancton n'indique pas de résultats cohérents, puisque l'autocorrélation entre les données a augmenté tandis que la variance de celles-ci a diminué (Annexe 2-3).

#### 2.4. Causes du changement de régime de la communauté du phytoplancton

Parmi les variables limnologiques étudiées, seules les concentrations en phosphore et en silice réactive peuvent être modélisées par des modèles linéaires (p valeur < 0,05). Les pentes des droites estimées ainsi que les pourcentages de variabilité des données expliqués sont très faibles. Les statistiques de ces modèles linéaires sont détaillées en annexe (Annexe 2-4). Ces deux variables ont été introduites dans des GAMs, afin d'estimer les réponses de la communauté du phytoplancton à chacune d'entre elles. Ces modèles ne sont pas significatifs et prédisent des relations pratiquement linéaires. Les statistiques de ces modèles sont détaillées en annexe (Annexe 2-5).



<u>Figure 8 :</u> Dates estimées des points de bascule, ainsi que les dynamiques temporelles prédites par les modèles additifs, pour les 20 espèces présentant un changement non linéaire significatif au cours du temps (p valeur des GAMs inférieure à 0,05 et un paramètre de lissage supérieur ou égal à 2,5). L'histogramme montre le nombre et le paramètre de lissage de ces espèces.

#### 3.1. Picophytoplancton

L'analyse centrée sur le picophytoplancton révèle une augmentation des abondances annuelles des cryptophycées et des picocyanobactéries en surface (entre 2 et 20 m) tout comme en profondeur (entre 30 et 50 m), à partir de 2008. Au contraire, les abondances annuelles de *Planktothrix rubescens* diminuent très fortement à la même période (Figure 9). Les abondances avant et après 2009 sont significativement différentes à toutes les profondeurs (test de Wilcoxon, p valeur < 0,05) (Annexe 2-6).



<u>Figure 9</u>: Evolution des abondances annuelles moyennes du compartiment du picophytoplancton au cours du temps, en surface (entre 2 et 20 m de profondeur, (a)-(b)-(c)) et en profondeur (entre 30 et 50 m, (d)-(e)-(f). (a) et (d) = cryptophycées ; (b) et (e) = picocyanobactéries ; (c) et (f) = Planktothrix rubescens.

#### 3.2. Poissons : pêches professionnelles et scientifiques





<u>Figure 10</u>: Séries temporelles de la pêche professionnelle. Les données sont exprimées en CPUE (captures par unité d'effort), entre 2006 et 2015.



Les données de la pêche professionnelle montrent une forte augmentation des captures de corégones à partir de 2008. Au contraire, les captures de gardons, de lottes, de perches et de brochets

ont diminué au cours du temps (Figure 10). Ces 5 espèces contribuent majoritairement à l'axe 1 de l'ACP, qui présente une inertie totale de 85%. L'axe 2 montre une inertie de seulement 10%, principalement représenté par le sandre et la truite (Figure 11).

L'augmentation des captures des corégones se retrouve également dans l'analyse de la pêche scientifique. En effet, ces captures passent d'un rendement surfacique de 0,5 en 2005 à plus de 5 après 2010. La tanche, qui n'était pas pêché en 2005, l'est après 2010 mais avec de fortes variations (Figure 12). Ces deux espèces contribuent majoritairement à l'axe 1 de l'ACP, pour une inertie totale de 52% (Figure 13). Les autres espèces recensées présentent de fortes variations au cours des années (Figure 12). La perche et le gardon sont les deux espèces contribuant le plus à l'axe 2 de l'ACP, pour une inertie totale de 25% (Figure 13).



<u>Figure 12 :</u> Séries temporelles de la pêche scientifique. Les données sont exprimées en CPUE (captures par unité d'effort), entre 2006 et 2015.

<u>Figure 13</u>: Cercle des corrélations de l'Analyse en Composante Principale des espèces de poissons recensées lors de la pêche scientifique, en 2005 puis entre 2010 et 2015. L'inertie totale est de 52 % pour l'axe 1 et de 25 % pour l'axe 2.

#### 3.3. Macrophytes en zone littorale

La profondeur maximale moyenne de colonisation des macrophytes a significativement augmenté après 2009 et est passée de  $8,8 \pm 4$  m avant 2009 à  $15,7 \pm 5$  m après 2009 (Figure 14).



*Figure 14 : Profondeur maximale de colonisation des macrophytes, avant (2006, 2007, 2008) et après (2011, 2016) 2009. La comparaison a été faite avec un test de Wilcoxon (\*\*\* p valeur < 0,001).* 

### **IV. DISCUSSION - CONCLUSION**

Après une eutrophisation marquée au cours du XXe siècle, la restauration du lac du Bourget est en passe d'être réussie. La concentration en phosphore, qui a atteint 100  $\mu$ g/L environ dans les années 1980, est aujourd'hui passée sous le seuil des 15  $\mu$ g/L, permettant de caractériser ce lac d'oligo – mésotrophe [20]. Cette étude a tenté de caractériser au mieux les changements écologiques marqués pour plusieurs compartiments biologiques, observés au cours de cette ré-oligotrophisation, sur une période temporelle étroite.

Tout d'abord, une dynamique de changement de régime a été mise en évidence à l'échelle de la communauté du phytoplancton à l'aide de GAM, et la période du point de bascule a été estimée au cours du printemps - été 2009. Plus précisément, 20 dynamiques non linéaires suggérant la présence de changements de régime importants ont été mises en évidence parmi les espèces planctoniques prises en compte dans cette étude. Les dates estimées des points de bascule ont permis d'établir une chronologie précise de ces changements majeurs, révélant que ce sont les larves de zooplancton qui ont subi le premier changement de régime en 2005. Toutefois, la majorité des points de bascule (65 %) a été observée entre 2008 et 2011. Si les taxons potentiellement nuisibles pour les activités humaines, tels que Planktothrix rubescens ou Mougeotia gracillima ont fortement diminué à cette période, les deux taxons zooplanctoniques de la famille des cyclopoïdes ont quant à eux vu leurs abondances augmenter. Aucune hiérarchisation claire entre le phytoplancton et le zooplancton n'a pu être établie au sein de cette chronologie, il est donc difficile d'émettre des hypothèses sur de potentiels contrôles ascendants (par les nutriments) ou descendants (par la prédation) au sein de cette partie du réseau trophique, ou encore à propos d'interactions biotiques privilégiées. Par la suite, des signaux précurseurs de ces changements ont été recherchés dans la série temporelle de la communauté du phytoplancton, juste avant le point de bascule. Nos résultats n'ont toutefois pas permis de mettre en évidence la présence de transitions critiques. Des études ont montré que les transitions critiques sont signalées par, au minimum, une augmentation de la variance et de l'autocorrélation des données [7-9] et que la détection de signaux précurseurs nécessite de longues séries temporelles, mesurées à haute fréquence afin d'obtenir de nombreuses données [2,11,25,26]. Notre étude s'est focalisée sur une période de temps assez courte (2004 – 2015), correspondant à seulement 4 – 5 ans de recul avant les nombreux changements observés et sans données à haute fréquence, ce qui a pu constituer une limite à ces travaux. Les études ayant montré des signaux précurseurs cohérents ont généralement été faites sur de plus longues périodes temporelles [20,21]. Notons quand même qu'il n'est pas certain que des signaux d'alertes soient toujours observables avant un point de bascule et des signaux faux positifs ou faux négatifs peuvent apparaître [7,8,26]

Les causes pouvant expliquer les changements de régime observés ont été recherchées parmi cinq variables limnologiques clés : la température (de manière directe ou via la stabilité de la colonne d'eau), les concentrations en azote, phosphore et silice, et la transparence. Un changement graduel significatif a été montré pour la concentration en phosphore, qui diminue légèrement, et celle de la silice, qui augmente. Ces deux variables ont été confrontées à la dynamique de la communauté du phytoplancton, mais aucune relation significative n'a été trouvée. De nombreux paramètres environnementaux en interaction ont pu causer ce changement de régime à l'échelle de la communauté phytoplanctonique [19,26], tandis que nous n'avons testé les deux variables limnologiques que séparément. Notre choix initial a été de travailler avec cinq paramètres limnologiques clés, mais d'autres variables sont disponibles et pourraient donc être testées à l'avenir. Clairement, une étude complémentaire est requise en considérant l'ensemble des variables environnementales disponibles ainsi que les paramètres météorologiques, et en utilisant des méthodes permettant de les considérer ensemble.

En plus du phyto- et zooplancton, des changements conséquents ont également été observés et mis en évidence dans d'autres compartiments biologiques. Les pêches professionnelles et scientifiques ont révélé une augmentation des captures de corégones à partir de 2008, au détriment d'autres espèces telles que les gardons, les perches ou encore les poissons-chats. Cette observation concorde avec la période durant laquelle de nombreuses espèces planctoniques ont montré un changement de régime. Néanmoins, les pêches scientifiques se sont faites de façon régulière après 2010 seulement et les fréquences d'échantillonnage du compartiment piscicole sont très différentes de celle des communautés planctoniques. Les liens et les comparaisons au sein du réseau trophique sont donc difficiles à mettre en évidence. Aucune conclusion ne peut être tirée ici, quant à l'impact du changement de structure des communautés planctoniques sur les populations de poissons ou inversement, bien qu'il soit fortement suggéré que la diminution de *Planktothrix rubescens* ait pu favoriser les corégones. En effet, des études réalisées sur *Coregonus lavaretus* ont montré que les toxines produites par Planktothrix rubescens peuvent entrainer des malformations au cours du développement et des problèmes de croissance chez les larves de ces poissons [27], ainsi que des changements de comportement et un stress physiologique important chez des individus exposés à ces toxines [28]. D'autres part, des études ont démontré des effets de cascade trophique, des changements de structure de communautés qui se répercutent sur d'autres maillons de la chaine trophique. Par exemple, l'ajout d'une espèce de poisson piscivore dans un lac dominé par des poissons planctivores entraine des transitions non linéaires au sein des compartiments piscicoles et planctoniques [3,13]. De plus, l'abondance de deux sous-ensembles du compartiment du picophytoplancton, les cryptophycées et les picocyanobactéries, a augmenté entre 2 et 50 m de profondeur à la même période où celle de la cyanobactérie Planktothrix rubescens, a fortement diminué. La diminution de la concentration en nutriments dans le lac et la conjonction d'autres facteurs a surement entrainé la diminution de cette espèce [14] et permis la colonisation d'une niche écologique devenue vacante, par d'autre formes de phytoplancton. De plus, la réduction de la concentration en nutriments a pu être la cause d'une diminution de la croissance des espèces phytoplanctoniques et donc de la diminution de la biomasse phytoplanctonique observée au lac du Bourget [14]. L'augmentation de la transparence associé à ce phénomène a pu faciliter le développement des picocyanobactéries et des cryptophycées plus en profondeur dans la colonne d'eau. Cette augmentation de la transparence est aussi surement une des causes expliquant l'avancée significative du front de colonisation des macrophytes en zone littorale. Une étude détaillée de ce compartiment a été publiée dans le rapport scientifique de 2015 sur le lac du Bourget, et a mis en avant une diminution de la richesse spécifique au front de colonisation ainsi qu'un changement de cortège macrophytique. L'augmentation de l'abondance des characées entre 2006 et 2016 est probablement à attribuer à l'amélioration de la qualité de l'eau [23].

De nombreux outils de modélisation nous ont donc permis de caractériser des dynamiques écologiques complexes au sein du lac du Bourget et de décrire précisément des transitions non linéaires suggérant la présence de changements de régime, aussi bien à l'échelle spécifique qu'à l'échelle des communautés. Les paramètres abiotiques à considérer pour expliquer ces transitions sont très certainement multiples, tenant compte des changements environnementaux multiples que peut subir le lac. La concentration en phosphore continue à diminuer au fil des années, et semble se stabiliser autour de 10 µg/L. Les suivis écologiques du Bourget en 2016 et 2017 démontrent le bon état écologique global de cet écosystème, tant au niveau de la zone pélagique que littorale. Néanmoins, le risque de développement de cyanobactéries nuisibles pour l'Homme est encore présent, comme le montre le retour de *Planktothrix rubescens* en 2016. De plus, les analyses des changements de régime et les travaux sur les signaux d'alerte, possible grâce au développement d'outils de modélisation, peuvent s'avérer particulièrement intéressant pour les partenariats avec les

gestionnaires, en vue d'anticiper les réponses des milieux aux pressions anthropiques. Ces travaux nécessitent des suivis sur le long terme, afin d'obtenir des quantités de données suffisantes pour pouvoir analyser finement les dynamiques des trajectoires écologiques au sein des écosystèmes.

### **GLOSSAIRE**

**Changements de régime** : changements abrupts entre deux états distincts d'un paramètre environnemental, observés au cours du temps. Ils sont caractérisés par une dynamique temporelle non linéaire, représentée par un paramètre de lissage proche de 3, accessible via les modèles additifs généralisés.

**Point de bascule / de transition** : valeur seuil atteinte par une variable environnementale, au-delà de laquelle un écosystème tend vers un nouvel état stable.

**Résilience** : capacité d'un système à retourner à son état d'équilibre initial après avoir subi une perturbation.

**Signaux précurseurs** : signatures statistiques décrivant la diminution de la résilience d'un écosystème à l'approche d'un point de bascule, parfois détectées dans l'évolution temporelle de variables environnementales.

**Transition critique** : distinguée d'une dynamique de changement de régime par la présence de signaux précurseurs, détectables dans une série temporelle avant le point de bascule.

### **BIBLIOGRAPHIE**

- 1 Barnosky, A.D. et al. (2012) Approaching a state shift in Earth's biosphere. Nature 486, 52-58
- 2 Capon, S.J. *et al.* (2015) Regime shifts, thresholds and multiple stable states in freshwater ecosystems; a critical appraisal of the evidence. *Sci. Total Environ.* 534, 122–130
- 3 Pace, M.L. *et al.* (2013) Zooplankton provide early warnings of a regime shift in a whole lake manipulation. *Limnol. Oceanogr.* 58, 525–532
- 4 Angeler, D.G. *et al.* (2014) Assessing and managing freshwater ecosystems vulnerable to environmental change. *Ambio* 43, 113–125
- 5 Connell, S.D. and Ghedini, G. (2015) Resisting regime-shifts: the stabilising effect of compensatory processes. *Trends Ecol. Evol.* 30, 513–515
- 6 Hughes, T.P. *et al.* (2013) Living dangerously on borrowed time during slow, unrecognized regime shifts. *Trends Ecol. Evol.* 28, 149–155
- 7 Gsell, A.S. *et al.* (2016) Evaluating early-warning indicators of critical transitions in natural aquatic ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, E8089–E8095
- 8 Dakos, V. *et al.* (2015) Resilience indicators: prospects and limitations for early warnings of regime shifts. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 370, 20130263
- 9 Scheffer, M. et al. (2009) Early-warning signals for critical transitions. Nature 461, 53-59

- 10 Scheffer, M. et al. (2012) Anticipating critical transitions. science 338, 344-348
- 11 Frossard, V. *et al.* (2015) What is the robustness of early warning signals to temporal aggregation? *Front. Ecol. Evol.* 3,
- 12 Hansen, G.J.A. *et al.* (2013) Are rapid transitions between invasive and native species caused by alternative stable states, and does it matter? *Ecology* 94, 2207–2219
- 13 Carpenter, S.R. *et al.* (2011) Early Warnings of Regime Shifts: A Whole-Ecosystem Experiment. *Science* 332, 1079–1082
- 14 Jacquet, S. *et al.* (2014) Cyanobacterial bloom termination: the disappearance of *Planktothrix rubescens* from Lake Bourget (France) after restoration. *Freshw. Biol.* 59, 2472–2487
- 15 Jacquet, S. *et al.* (2012) Etude comparative de trajectoires de restauration post-eutrophisation. *Arch. Sci* 65, 191-208
- 16 Jacquet, S. *et al.* (2014) The need for ecological monitoring of freshwaters in a changing world: a case study of Lakes Annecy, Bourget, and Geneva. *Environ. Monit. Assess.* 186, 3455–3476
- 17 Capo, É. (2016), Dynamique temporelle des communautés microbiennes eucaryotes en lien avec les forçages climatiques et anthropiques : approche paléolimnologique basée sur le séquençage massif d'ADN sédimentaire. , phdthesis, Université Grenoble Alpes
- 18 Bruel, R. et al. (2018) Seeking alternative stable states in a deep lake. Freshw. Biol. 63, 553-568
- 19 Verbeek, L. *et al.* (2018) Warming and oligotrophication cause shifts in freshwater phytoplankton communities. *Glob. Change Biol.* DOI: 10.1111/gcb.14337
- 20 Capo, É. *et al.* (2016) Long-term dynamics in microbial eukaryotes communities: a palaeolimnological view based on sedimentary DNA. *Mol. Ecol.* 25, 5925–5943
- 21 Capo, É. *et al.* (2017) Tracking a century of changes in microbial eukaryotic diversity in lakes driven by nutrient enrichment and climate warming: Long-term dynamics of microbial eukaryotes. *Environ. Microbiol.* 19, 2873–2892
- 22 Les couleurs du lac du Bourget : un régal pour le peintre, une alerte pour le biologiste PDF. . [Online]. Available: https://docplayer.fr/69142331-Les-couleurs-du-lac-du-bourget-un-regalpour-le-peintre-une-alerte-pour-le-biologiste.html
- 23 Jacquet, S. *et al.* (2017) Suivi environnemental des eaux du lac du Bourget pour l'année 2015. *Rapport INRA-CISALB-CALB*, 210 pages.
- 24 Dakos, V. *et al.* (2012) Methods for Detecting Early Warnings of Critical Transitions in Time Series Illustrated Using Simulated Ecological Data. *PLoS ONE* 7, e41010
- 25 Dakos, V. *et al.* (2008) Slowing down as an early warning signal for abrupt climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 14308–14312
- 26 Wilkinson, G.M. *et al.* (2018) Early warning signals precede cyanobacterial blooms in multiple whole-lake experiments. *Ecol. Monogr.* 88, 188–203
- 27 Ernst, B. *et al.* (2001) Presence of Planktothrix sp. and cyanobacterial toxins in Lake Ammersee, Germany and their impact on whitefish (Coregonus lavaretus L.). *Environ. Toxicol.* 16, 483–488
- 28 Ernst, B. *et al.* (2006) Oral toxicity of the microcystin-containing cyanobacterium Planktothrix rubescens in European whitefish (Coregonus lavaretus). *Aquat. Toxicol.* 79, 31–40

### ANNEXES

### 1. Les espèces planctoniques étudiées et leurs dynamiques temporelles

<u>Annexe 1-1</u>: Taxonomie et caractéristiques fonctionnelles des 25 espèces de phytoplancton étudiées.

Classes	Ordre	Famille	Genre - espèce	Groupe fonctionnel Padisak	Taille	Statut trophique	Codes utilisés
		Chlorellaceae	Chlorella vulgaris	X1	Nano phytoplancton	Autotrophe	chlvul
	Chlorococcales	Dictyosphaerioideae	Dictyosphaerium pulchellum	F	Micro phytoplancton	Autotrophe	dicpul
Chlanaphyaáaa		Scenedesmaceae	Scenedesmus acutus	J	Nano phytoplancton	Autotrophe	sceacu
Chlorophycees	Volvocales	Volvocaceae	Eudorina elegans	G	Micro phytoplancton	Autotrophe	eudele
	Chloroppolog	Chlorallagaaa	Ankistrodesmus nanno.	X1	Nano phytoplancton	Autotrophe	anknan
	Chiorococcales	Chiorenaceae	Choricystis minor	X1	Nano phytoplancton	Autotrophe	chomin
Chrusophya	Prymnesiales	Prymnesiaceae	Erkenia subaequiciliata	E	Nano phytoplancton	Mixotrophe	erksub
Chrysophycees	Chromulinales	Dinobryaceae	Dinobryon	E	Micro phytoplancton	Mixotrophe	din
Countonhugées	Cryptomonadales	Cryptomonadaceae	Cryptomona	Y	Micro phytoplancton	Mixotrophe	crypto
Cryptophycees	Pyrenomonadales	Pyrenomonadaceae	Rhodomonas	X2	Nano phytoplancton	Mixotrophe	rhodo
	Nostocales	Nostocaceae	Aphanizomenon flos aqua	H1	Micro phytoplancton	Autotrophe	aphflos
	Oscillatoriales	Phormidiaceae	Planktothrix rubescens	R	Micro phytoplancton	Autotrophe	plarub
Cyanobactéries	Chroococcales	Merismopediaceae	Aphanocapsa	K	Micro phytoplancton	Autotrophe	aphano
	Chroococcales	Synechococcaceae	Aphanothece clathrata	Κ	Micro phytoplancton	Autotrophe	aphcla
	Oscillatoriales	Pseudanabaenaceae	Pseudanabaena limnetica	S1	Micro phytoplancton	Autotrophe	pselim
	Fragilariales	Fragilariaceae	Asterionella formosa	С	Micro phytoplancton	Mixotrophe	astfor
	Thalassiosirales	Stephanodiscaceae	Cyclotella	В	Nano phytoplancton	Mixotrophe	cyclo
Diatomása	Fragilariales	Fragilariaceae	Diatoma tenuis	Р	Micro phytoplancton	Mixotrophe	diaten
Diatomees	Fragilariales	Fragilariaceae	Fragilaria	D/P	Micro phytoplancton	Mixotrophe	frag
	Thalassiosirales	Stephanodiscaceae	Puncticulata radiosa	В	Micro phytoplancton	Mixotrophe	punrad
	Thalassiosirales	Stephanodiscaceae	Stephanodiscus	C/B	Nano phytoplancton	Mixotrophe	steph
	Peridiniales	Ceratiaceae	Ceratium hirundinella	Lo	Micro phytoplancton	Mixotrophe	cerhir
Dynophycées	Gymnodiniales	Gymnodiniaceae	Gymnodinium helveticum	Lo	Micro phytoplancton	Mixotrophe	gymhel
	Peridiniales	Peridiniaceae	Peridinium willei	Lo	Micro phytoplancton	Mixotrophe	perwil
Zygophycées	Zygnematales	Zygnemataceae	Mougeotia gracillima	Т	Micro phytoplancton	Autotrophe	mougra



Annexe 1-2: Dynamiques temporelles des 25 espèces de phytoplancton étudiées.

|--|

Classes	Ordre	Sous ordre	Famille	Espèces	Codes utilisés
			Daphniidae	Daphnies	daphnia
			Bosminidae	Bosmines	bosm
Branchionodos	Diplostraça	Cladocàras	Sididae	Diaphanosoma brachyurum	diabra
branchiopodes	Dipiositaca	Cladoceres	Chydoridae	Chydorus sphaericus	chysph
			Leptodoridae	Leptodora kindtii	lepkin
			Cercopagididae	Bythotrephes longimanus	bytlon
			Cyclopidae	Cyclops vicinus	cycvic
	Cyclopoida	-		Cyclops prealpinus	cycpre
Copepoda				Mesocyclops leukarti	mesleu
				Thermocyclops crassus	thecra
		-		Acanthocyclops robustus	acarob
	Calanoida	-	Diaptomidae	Eudiaptomus gracilis	eudgra
-	-	-	-	Nauplii = larves	Nauplii



Annexe 1-4: Dynamiques temporelles des 13 espèces de zooplancton étudiées.



### 2. Des résultats complémentaires

<u>Annexe 2-1:</u> (a) Analyse en Composante Principale du phytoplancton ; inertie de l'axe 1 = 36 %, inertie de l'axe 2 = 23 %; Abréviations visibles : plarub = Planktothrix rubescens, aphano = Aphanocapsa, rhodo = Rhodomonas, pselim = Pseudanabaena limnetica. (b) Analyse en Composante Principale du zooplancton ; inertie de l'axe 1 = 31 %, inertie de l'axe 2 = 25 %; Abréviations visibles : daphnia = Daphnies, cycvic = Cyclops vicinus, eudgra = Eudiaptomus gracilis, cycpre = Cyclops prealpinus, nauplii = Nauplii, larves de zooplancton.



<u>Annexe 2-2 :</u> Densité du nombre de points de bascule au sein des deux communautés planctoniques, au cours du temps, selon les deux méthodes de calculs utilisées. (a) et (b) : communautés du phytoplancton ; (c) et (d) : communauté du zooplancton. (a) et (c) : selon la méthode d'entropie croisée ; (b) et (d) : selon les calculs de distance entre les données. Les dates indiquées sont les dates auxquelles le nombre de points de bascule a été le plus important.



<u>Annexe 2-3</u>: Variance et autocorrélation des données, calculées dans la série temporelle de la communauté du phytoplancton juste avant le point de bascule.

<u>Annexe 2-4 :</u> Statistiques des modèles linéaires réalisés sur les 5 variables abiotiques considérées dans cette étude, au cours du temps. p valeur = significativité du modèle linéaire ;  $R^2$  ajusté = proportion de variabilité des données expliquée par le modèle ; Pentes = pente des droites estimées.

	Température	Azote	Silice	Phosphore	Transparence
p valeur lm	0,32	0,28	1,22e-04	1,44e-16	0,14
R <sup>2</sup> ajusté	-0,0001	0,0006	0,05	0,25	0,004
Pentes	2,43e-09	-7,46e-11	1,75e-09	-2,81e-11	2,63e-09

<u>Annexe 2-5</u>: Statistiques des modèles additifs généralisés modélisant la réponse de la communauté du phytoplancton au phosphore ou à la silice. p valeur = significativité du modèle ;  $edf = paramètre de lissage du modèle ; R^2 = proportion de variabilité des données expliquée par le modèle.$ 

	p valeur	edf	<b>R</b> <sup>2</sup>
Phosphore	0,18	1,29	0,13
Silice	0,28	1,0002	0,05



<u>Annexe 2-6</u>: Abondances des cryptophycées, des picocyanobactéries et de Planktothrix rubescens, à 2, 10, 15, 20, 30 et 50 m de profondeur. Les comparaisons entre les échantillons regroupant les données antérieure à 2009 et ceux regroupant les données postérieure à 2009 ont été faites avec des test de Wilcoxon (\* p valeur < 0,05 ; \*\*\* p valeur < 0,001).