

## QUEL OBJECTIF PHOSPHORE POUR LE LÉMAN : UN CONTRÔLE DÉSORMAIS CLIMATIQUE DES CONDITIONS D'OXYGÈNE AU FOND DU LAC

### WHAT IS THE PHOSPHORUS OBJECTIVE FOR LAKE GENEVA: CLIMATE-BASED CONTROL OF OXYGEN CONDITIONS AT THE BOTTOM OF THE LAKE

CAMPAGNE 2024

PAR

Jean-Philippe JENNY, Laura SOARES et Olivia DESGUÉ-ITIER

UNIVERSITÉ SAVOIE MONT BLANC, INRAE, CARRTEL, 74200 THONON-LES-BAINS, FRANCE

#### RÉSUMÉ

*Depuis les années 1980, les efforts de restauration du Léman ont permis une réduction significative des apports en phosphore. Cette diminution a contribué à abaisser les stocks de phosphore dissous et la charge interne, tout en améliorant la qualité de l'eau et en réduisant notamment le risque de prolifération d'algues nuisibles. Malgré cette amélioration notable, les épisodes prolongés d'hypoxie dans les eaux profondes du Léman persistent, soulevant la question de l'efficacité d'une nouvelle baisse des concentrations de phosphore pour rétablir des niveaux d'oxygène conformes aux seuils de qualité suisses (4 mg O<sub>2</sub>/L au fond du lac). Cette étude est motivée par l'hypothèse d'un contrôle climatique de plus en plus important sur les concentrations d'oxygène, qui pourrait limiter l'efficacité d'une gestion du phosphore.*

*Dans ce cadre, l'étude s'appuie sur une approche de modélisation mécaniste, combinant données limnologiques et paléolimnologiques. Elle vise à anticiper l'évolution du régime de brassage du lac d'ici 2100 et à évaluer, dans ce nouveau contexte, les conditions d'oxygénéation associées à différents scénarios réalisistes de concentrations en phosphore et de consommation d'oxygène. Les conditions naturelles historiques d'oxygénéation, avant l'eutrophisation, ont d'abord été simulées, puis validées à l'aide des données paléolimnologiques, afin d'estimer les taux de consommation d'oxygène les plus faibles, représentatifs d'un état de faible apport en phosphore réaliste. Ces taux de consommation d'oxygène ont ensuite été utilisés dans les projections futures climatiques pour déterminer si une réduction supplémentaire des apports en phosphore pourrait améliorer l'oxygénéation des eaux profondes ou si, au contraire, les effets du changement climatique rendent ce retour improbable.*

*Les résultats montrent que l'eutrophisation d'origine anthropique a considérablement accru les taux de consommation d'oxygène, passés d'environ 0.3 g O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/j en conditions naturelles à 2.5 g O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/j durant la période d'eutrophisation, provoquant l'apparition d'épisodes d'hypoxie dès la fin du XIXe siècle. De 1860 à 1970, le lac connaissait un brassage hivernal complet chaque année, un phénomène aujourd'hui perturbé par le réchauffement climatique. Les simulations de prospectives indiquent que le changement climatique entraînera une diminution de la fréquence des brassages complets. Dans ce contexte de transition vers un état oligomictique, et potentiellement à terme méromictique, une réduction des apports en phosphore permettrait certes de limiter la consommation d'oxygène, mais les projections montrent que même avec des taux aussi faibles qu'en période pré-eutrophique, l'hypoxie des eaux profondes persisterait. Nos résultats suggèrent qu'un brassage hivernal complet au moins une fois tous les trois ans serait nécessaire pour compenser la demande en oxygène du lac, même en présence de faibles taux de consommation. En revanche, dans un futur où les brassages seront plus rares, même des taux de consommation comparables à ceux observés avant l'eutrophisation conduiront à l'hypoxie des eaux du fond.*

*Notre étude conclut que le Léman a basculé vers un nouvel état écologique, caractérisé par une hypoxie structurelle des eaux profondes. Avec le renforcement du réchauffement climatique, les épisodes d'oxygénéation des eaux du fond deviendront exceptionnels. Notre étude suggère qu'une stratégie de réduction des apports en P ne conduirait pas à améliorer les conditions d'oxygène au fond.*

Notre étude suggère d'encourager une 1) amélioration du suivi de l'étendue de la zone hypoxique, notamment pour les couches profondes afin de mieux anticiper la remontée maximale de l'hypoxie dans la colonne d'eau, 2) modéliser l'étendue maximale potentielle de l'hypoxie afin d'identifier les profondeurs critiques à ne pas dépasser pour garantir un habitat viable pour la faune aquatique, notamment les poissons, 3) si cela s'avère nécessaire, réfléchir et proposer des pistes d'action de gestion éventuelles pour garantir l'oxygène dans les zones critiques (par exemple les zones de reproduction des poissons).

Cette étude a donné lieu à un article scientifique (Soares et al. 2024, <https://doi.org/10.1002/lo2.10435>). Elle met à la disposition de la communauté la configuration du modèle permettant de reproduire les simulations ainsi que les données simulées de profils verticaux journaliers des sorties du modèle. L'ensemble de ces données sont disponibles à l'adresse suivante : <https://doi.org/10.57745/L4RABJ>.

## ABSTRACT

Since the 1980s, restoration efforts in Lake Geneva have led to a substantial reduction in phosphorus inputs, resulting in lower dissolved phosphorus stocks and improved water quality, notably reducing the risk of harmful algal blooms. Despite this significant progress, prolonged episodes of hypoxia in the lake's deep waters persist, raising questions about the effectiveness of further phosphorus reductions in restoring oxygen levels that meet Swiss quality standards (4 mg O<sub>2</sub>/L at the lake bottom). This study is driven by the hypothesis that climate control over oxygen concentrations is becoming increasingly dominant, potentially limiting the effectiveness of phosphorus management.

The study relies on a modelling approach that combines limnological and paleolimnological data. Its objective is to anticipate changes in the lake's mixing regime by 2100 and, within this new context, to assess oxygenation conditions under different realistic scenarios of phosphorus concentration and oxygen consumption. Historical natural oxygenation conditions, prior to eutrophication, were first simulated and validated using paleolimnological data, to estimate the lowest oxygen consumption rates representative of a realistically low-phosphorus input state. These consumption rates were then used in future projections to determine whether further reductions in phosphorus inputs could improve deep-water oxygenation, or whether, conversely, climate change would prevent such recovery.

The results show that anthropogenic eutrophication has significantly increased oxygen consumption rates—from approximately 0.3 g O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/day under natural conditions to 2.5 g O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/day during the eutrophication period—leading to the onset of hypoxia as early as the late 19th century. Prior to the industrial era, the lake underwent complete winter mixing every year; a process now disrupted by climate warming. Prospective simulations indicate that climate change will lead to a decline in the frequency of complete mixing events. In this meromictic context, reducing phosphorus inputs could help lower oxygen consumption rates; however, the projections show that even with rates as low as those before eutrophication, hypoxia in the deep waters would persist. Our results suggest that complete winter mixing at least once every three years would be necessary to meet the lake's oxygen demand, even under low consumption rates. Conversely, in a future where mixing becomes increasingly rare, even oxygen consumption rates comparable to pre-eutrophication levels would lead to deep-water hypoxia.

Our study concludes that Lake Geneva has shifted toward a new ecological regime, characterized by structural hypoxia in its deep waters. Consequently, deep-water oxygenation events will become exceptional. The study suggests that a phosphorus reduction strategy alone would not be sufficient to improve bottom oxygen conditions. We recommend 1) improving the monitoring of the hypoxic zone extent, particularly in deep layers, to better anticipate the maximum upward progression of hypoxia in the water column, and 2) modelling the potential maximum extent of hypoxia in order to identify critical depth thresholds that must not be exceeded to maintain viable habitat for aquatic fauna, especially fish.

This study led to a scientific publication (Soares et al., 2024, <https://doi.org/10.1002/lo2.10435>). The model configuration used to reproduce the simulations, as well as the simulated daily vertical profile data from the model outputs, are made available to the community at the following address: <https://doi.org/10.57745/L4RABJ>.

## 1. INTRODUCTION

Depuis plus d'un siècle, dès les débuts de la limnologie en tant que discipline (Forel, 1892), la dynamique de l'oxygène dans les lacs fait l'objet de recherches mobilisant des approches empiriques, théoriques et prospectives. La diminution de l'oxygène dissous (OD), qui constitue une menace majeure pour les milieux d'eau douce et marins (Wilson et al., 2019), est attribuée aux apports excessifs en nutriments (Jenny et al., 2020) et au changement climatique d'origine anthropique (Grant et al., 2021 ; Jane et al., 2021). Face aux changements synchrones du climat et de l'usage des sols au cours du dernier siècle, la compréhension des dynamiques temporelles devient de plus en plus cruciale. A l'heure de l'Anthropocène, alors que les activités humaines modifient significativement le climat de la planète (McCarthy et al., 2023), des bouleversements soudains, importants et durables du fonctionnement et de la structure des écosystèmes rendent à la fois la prédition et la gestion des trajectoires de changement particulièrement difficiles (Huang et al., 2022). Les interactions complexes entre ces régulateurs — qui peuvent agir comme déclencheurs, contributeurs ou amplificateurs de la désoxygénéation — provoquent des réponses non linéaires et durables des écosystèmes, encore largement imprévisibles (Deyle et al., 2022).

Étant donné que le déclin de l'oxygène a des implications majeures pour les services écosystémiques essentiels des lacs, régulés par des processus biogéochimiques, identifier les facteurs et mécanismes à l'origine des changements dans la dynamique de l'oxygène est fondamental pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes lacustres dans leur ensemble, et indispensable pour gérer la qualité de l'eau.

Malgré de nombreuses observations concordantes d'une diminution de l'oxygène dans les lacs à l'échelle mondiale, l'interprétation des causes et des mécanismes sous-jacents diffère selon que l'on adopte une approche à court ou à long terme. D'un côté, une synthèse limnologique des données de 393 lacs des zones tempérées montre clairement une désoxygénéation persistante du *métalimnion*, liée à l'intensification de la stratification thermique et à la réduction de la transparence de l'eau au cours des 40 dernières années (Jane et al., 2021). De l'autre, une synthèse paléolimnologique des données de 365 lacs dans le monde suggère que l'augmentation de l'activité humaine et des apports en nutriments — mais non le climat — a conduit à l'apparition de l'hypoxie ( $[O_2] < 2 \text{ mg/L}$  selon Roberts et al., 2009) au cours des 300 dernières années (Jenny et al. 2016).

Pour réconcilier ces contradictions apparentes, des données longues, continues dans le temps et systématiques sont nécessaires pour combler une lacune critique de connaissances, et seront indispensables pour démêler le rôle précis des facteurs externes dans les dynamiques écosystémiques. Dans cette étude, nous proposons une intégration de (1) la modélisation lacustre fondée sur les processus (Schwefel et al., 2016), avec (2) des données de suivi *in situ* pour le calage du modèle, et (3) des marqueurs paléolimnologiques archivés dans les sédiments afin d'apporter une perspective temporelle à long terme encore manquante et permettant d'acquérir des informations essentielles sur l'état naturel du lac avant les perturbations anthropiques ainsi que des prospectives à l'horizon 2100.

Dans ce contexte, et face à la persistance préoccupante d'épisodes d'hypoxie malgré la réoligotrophisation, la CIPEL a mandaté une étude prospective visant à évaluer 1) les effets d'un éventuel nouvel objectif d'apport de phosphore sur la distribution des stocks de phosphore, 2) la production primaire et 3) l'état d'oxygénéation des eaux profondes du Léman. Cette étude visera en outre à déterminer dans quelle mesure l'influence du climat sur les concentrations d'oxygène pourrait compromettre l'efficacité des stratégies de gestion axées sur la réduction des apports en phosphore.

## 2. MÉTHODOLOGIE

### 2.1 LE LÉMAN DANS UN CONTEXTE DE CHANGEMENT

Le Léman est thermiquement stratifié du printemps au début de l'automne, avec une thermocline située à environ 15 m de profondeur en été. Un brassage complet des eaux permettant la réoxygénération des couches profondes ne se produit que lors d'hivers très froids et venteux, en moyenne une fois tous les cinq à dix ans selon les suivis débutés dans les années 1950 (Schwefel et al., 2016). Ce plan d'eau fait partie des lacs les plus étudiés et les mieux documentés au monde, avec une base de données de suivi de haute qualité couvrant plus de 60 ans. Depuis les années 1950, il a connu un épisode d'eutrophisation anthropique suivi d'une ré-oligotrophisation, similaire à celle observée dans d'autres lacs au cours de la même période (Dresti et al., 2021). Comme d'autres lacs, le Léman est aujourd'hui confronté aux effets du changement climatique, avec un réchauffement significatif et un renforcement de la stratification thermique (Desgué-Itier et al. 2023).

### 2.2 LES OUTILS DE MODÉLISATION MÉCANISTE

Le cadre méthodologique appliqué ici (Figure 1) combine des observations de suivi et des données paléolimnologiques, obtenues essentiellement dans le programme ANR IPERRETRO 2009-2013 (Perga et al., 2015), intégrées dans un modèle vertical unidimensionnel – le modèle couplé General Lake Model – Aquatic EcoDynamics (GLM-AED2 ; GLM : v.3.1.1, AED2 : v.2.0) – afin de réaliser des simulations continues des conditions biogéochimiques du lac, avec un focus sur le volet thermique, la stratification et la récurrence des brassages complets, ainsi que la dynamique des concentrations en oxygène au fond. Le calage du modèle cherche à optimiser la simulation de l'oxygène, au centre de l'objet d'étude. Ces dynamiques sont pilotées à la fois par les forçages climatiques et les apports en nutriments dans le Léman (France, Suisse). Le modèle AED2+ a été choisi car il intègre les processus clés de la qualité de l'eau, dépendant à la fois de l'environnement climatique et de la charge en nutriments, ce qui en fait un outil adapté à l'étude des effets de l'eutrophisation et du changement climatique sur les processus internes du lac. Il doit être couplé à un modèle hydrodynamique physique afin de prendre en compte le rôle de la stratification thermique et du brassage vertical sur les dynamiques écosystémiques, incluant les processus biogéochimiques dominants dans la colonne d'eau et les flux aux interfaces air-eau et eau-sédiment. L'approche unidimensionnelle a été retenue dans le cadre de cette étude à long terme pour son bon compromis entre précision et coût en calcul. L'estimation de l'hypoxie dans les modèles 1D constitue une estimation qui ne tient pas compte des processus spatiaux susceptibles de favoriser une certaine réoxygénération de l'hypolimnion liés aux transferts latéraux.

Les données de forçage du modèle comprennent : (a) des projections climatiques pour la température de l'air, le rayonnement solaire et la vitesse du vent, issues du projet de comparaison des modèles d'impact intersectoriels (ISIMIP - *Inter-Sectoral Impact Model Intercomparison Project*) (Golub et al., 2022), incluant une période historique (1850 – 2014) et des simulations futures (2015 – 2100) pour trois scénarios basés sur des trajectoires socio-économiques et des niveaux de forçage en gaz à effet de serre représentatifs (SSP1 – RCP2.6, SSP3 – RCP7.0, et SSP5 – RCP8.5) (Golub et al. 2022) ; (b) des mesures de terrain de débit, température et nutriments collectées dans le principal tributaire du lac, le Rhône, sur 47 ans (1974 – 2020) (1974 – 2020 ; Eawag and FOEN 2022) ; (c) des indicateurs paléolimnologiques, à savoir des fossiles de Daphnie (Cladocères) préservés dans des carottes sédimentaires bien datées, ayant permis de développer une fonction de transfert pour estimer la concentration moyenne annuelle en phosphore total (TP) dans l'eau du lac entre 1850 et 2018, sur la base de leur forte relation avec les abondances de Daphnie (TP Daphnie) (Berthon et al. 2014) ; (d) une hypsographie spécifique au lac, basée sur des isobathes à 10 m (Stockwell et al. 2021).

Le couplage du modèle hydrodynamique et biogéochimie GLM-AED2 a été exécuté avec un pas de temps horaire du 1<sup>er</sup> janvier 1850 au 31 décembre 2020, et le modèle GLM a été exécuté de manière indépendante jusqu'en 2100 pour le volet prospectif du régime thermique. Une simulation continue sur toute la période a été effectuée pour assurer la prise en compte de l'inertie thermique accumulée dans l'hypolimnion entre deux brassages complets. Le modèle a été configuré pour simuler la dynamique de l'oxygène dissous, des nutriments inorganiques (carbone, azote, phosphore), de la silice, de la matière organique (particulaire et dissoute), et du phytoplancton, représenté ici comme un groupe fonctionnel unique. Une description détaillée des données et du modèle utilisé est disponible dans les annexes.

La capacité du modèle à reproduire les concentrations d'oxygène au fond et le régime d'hypoxie à différentes échelles temporelles a été évaluée par comparaison avec des mesures in situ issues de sondes et d'analyses d'échantillons d'eau collectés tous les quinze jours au point le plus profond du lac, issues des campagnes de suivi d'auscultation de long terme (Rimet et al., 2020). La phase de calibration a été menée sur une période présentant un large gradient de TP (38 – 60 µg/L) pour tester la capacité du modèle à reproduire des tendances à long terme des variables principales. Le régime d'hypoxie a également été validé une seconde fois, pour les tendances de long-terme, à l'aide d'enregistrements paléolimnologiques exprimés en volume annuel d'eaux hypoxiques, dérivés d'un indice basé sur des sédiments laminés annuellement (varves) (Jenny et al., 2014). Bien que le modèle ne capture pas précisément l'ensemble des processus de court terme, l'évaluation des performances confirme la robustesse de ce cadre méthodologique pour représenter de manière fiable les tendances à long terme de l'oxygène au fond du lac en termes de dynamique générale, d'amplitude et de durée. Les procédures de calibration, de validation et l'évaluation des performances du modèle sont détaillées en annexes.

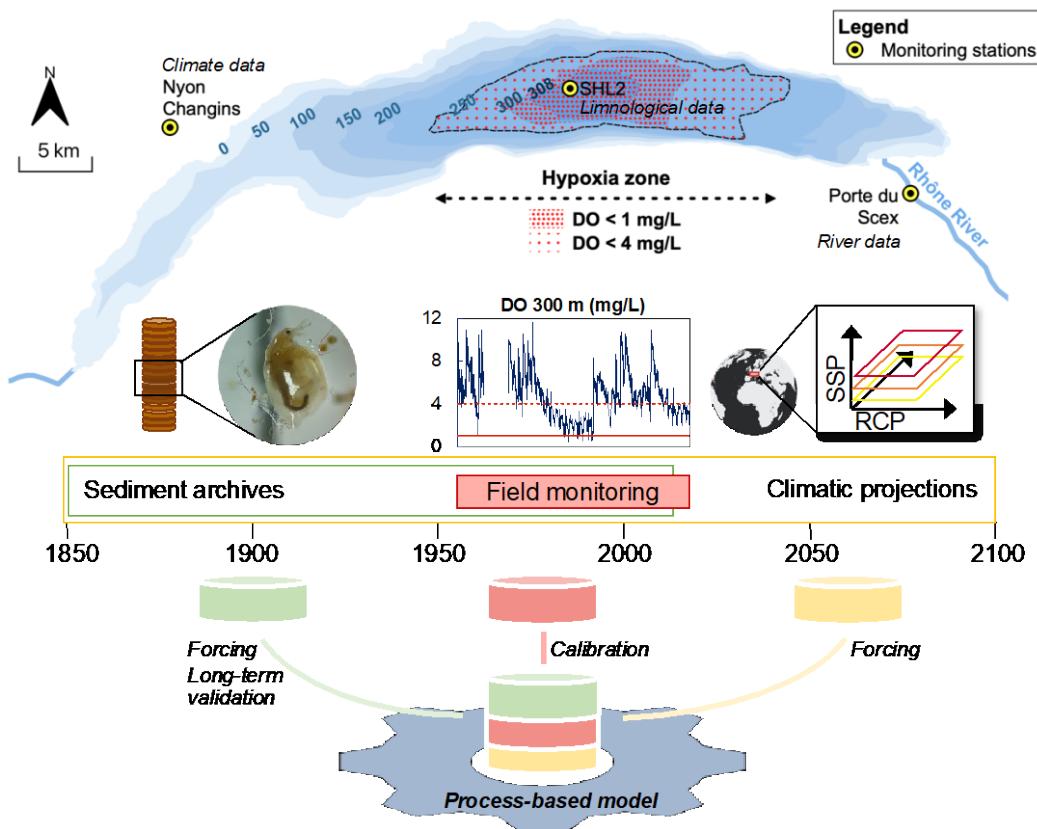


Figure 1 : Protocole de simulation de l'hypoxie dans le lac Léman basé sur les suivis de terrain (1957 – 2020), les archives sédimentaires (1850 – 2018) et les projections climatiques (1850 – 2100), combinés pour alimenter un modèle mécaniste simulant l'évolution continue à long terme du phosphore et de l'hypoxie dans le lac de 1850 à 2100. La zone d'hypoxie représentée sur la carte correspond aux données de la décennie 1990, période la plus critique en termes de désoxygénéation du lac.

Figure 1 : Protocol for hypoxia simulation in Lake Geneva based on field monitoring (1957 – 2020), sediment archives (1850 – 2018), and climate projections (1850 – 2100), combined to feed a mechanistic model simulating the continuous long-term evolution of phosphorus and hypoxia in the lake from 1850 to 2100. The area of hypoxia shown on the map corresponds to data from the 1990s, the most critical period in terms of lake deoxygenation.

### 2.3 CARACTÉRISATION DE L'HYPOXIE À LONG TERME

Les concentrations journalières d'oxygène simulées sur l'ensemble de la colonne d'eau entre 1850 et 2100 ont été synthétisées sous forme de valeurs annuelles afin de caractériser le régime d'hypoxie, en cohérence avec la fréquence des données paléolimnologiques. L'intensité de l'hypoxie a été évaluée à partir de la moyenne annuelle des minima quotidiens des concentrations d'oxygène modélisées, c'est-à-dire des concentrations les plus proches de l'interface avec les sédiments. La durée de l'hypoxie a été définie comme le nombre de jours par an durant lesquels la concentration minimale dans l'hypolimnion est restée inférieure à différents seuils. Les seuils couramment utilisés de 1 à 4 mg/L ont été testés ; un meilleur ajustement avec le proxy paléolimnologique a été observé à 1 mg/L, bien que les autres seuils montrent des tendances similaires.

## 2.4 DÉTERMINER LES FACTEURS RESPONSABLES DE L'HYPOXIE HISTORIQUE

Pour identifier les principaux facteurs à l'origine de l'hypoxie, nous avons distingué les effets des forçages climatiques et de l'enrichissement en nutriments, afin d'isoler l'influence de chacun d'eux, tous deux reconnus comme déterminants pour la teneur en oxygène au fond du lac. Pour cela, le modèle a été utilisé avec des apports externes de phosphore très faibles, correspondant à l'état naturel, en répétant les variations intra-annuelles de l'année 1850 sur toute la période de simulation, tandis que les autres forçages restaient inchangés. En l'absence de données de suivi antérieures à la perturbation, il n'a pas été possible d'ajuster précisément la paramétrisation du modèle pour les faibles concentrations en phosphore et les faibles taux de minéralisation, ce qui accroît l'incertitude des résultats obtenus.

Concernant l'analyse de l'effet du climat sur l'hydrodynamique du lac et les recharges hivernales d'oxygène, les épisodes de brassage hivernal complet ont été définis comme des périodes où la différence de température et de concentration en oxygène entre la surface et le fond du lac était inférieure à 2 °C et 2 mg/L, respectivement, pendant au moins cinq jours consécutifs. Bien que ces seuils soient arbitraires, leur combinaison permet une évaluation plus robuste des épisodes de mélange hivernal. Le seuil de température est dans la plage des valeurs couramment utilisées dans d'autres études menées sur le Léman (1 à 3 °C) (Perroud et al., 2009 ; Schwefel et al., 2016).

## 2.5 PROJECTIONS FUTURES DE L'HYPOXIE DU LAC

Les projections climatiques ont été utilisées pour intégrer les variations de la radiation solaire, de la température de l'air et de la vitesse du vent selon trois scénarios d'évolution (SSP1 – RCP2.6, SSP3 – RCP7.0, SSP5 – RCP8.5). Tous les autres paramètres d'entrée utilisés pour la modélisation historique ont été considérés comme constants.

Les projections futures des conditions d'oxygène ont été comparées aux conditions historiques à l'aide du taux de minéralisation totale dans l'hypolimnion moyen (AHM - *Areal Hypolimnetic Mineralisation*), [g O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/j]) pour l'ensemble de l'hypolimnion, qui reflète les processus de (1) minéralisation de la matière organique dans la colonne d'eau, (2) consommation d'oxygène par les sédiments et (3) flux de composés réduits depuis les sédiments. L'AHM est un indicateur fort des effets des nutriments dans les couches profondes du lac. Il a été calculé à partir des concentrations d'oxygène dissous moyennes pondérées par le volume entre 15 et 309 m de profondeur, comme la différence entre la concentration maximale annuelle (entre février et avril) et la concentration minimale à la fin de la stratification estivale (octobre/novembre), divisée par la durée de la stratification estivale (Müller et al. 2019). L'AHM dépend de la concentration maximale d'oxygène atteinte après le brassage printanier [O<sub>2</sub>]<sub>max</sub>, de la concentration minimale dans l'hypolimnion à la fin de la stratification [O<sub>2</sub>]<sub>min</sub>, de la profondeur moyenne de l'hypolimnion z<sub>hyp</sub>, et de la durée de la stratification Δ<sub>tstrat</sub> (Müller et al., 2019) :

$$AHM = \frac{z_{hyp}}{\Delta t_{strat}} \times ([O_2]_{max} - [O_2]_{min}) \quad (1)$$

## 3. CONDITIONS D'OXYGÈNE DE RÉFÉRENCES (HISTORIQUE)

Nos résultats de simulation retracent l'évolution des concentrations de phosphore dans le lac, tant dans les conditions naturelles que dans le contexte des perturbations anthropiques (Figure 2a). Avant les années 1950, les conditions de base du phosphore total (TP) révèlent une variabilité naturelle inhérente avec une moyenne inférieure à 10 µg/L. À partir du milieu du XX<sup>e</sup> siècle, une forte augmentation du TP atteignant jusqu'à 94.8 µg/L (valeurs de concentrations non pondérées) dans les simulations du modèle — en lien avec le développement démographique et économique de la région — a entraîné un état méso-eutrophe du lac (TP > 24 µg/L : méso-eutrophe, TP > 30 µg/L : eutrophe) (Carlson 1977) à partir des années 1960, avec un pic dans les années 1970.

Face à cette situation, des mesures de maîtrise des apports de phosphore ont été mises en place, notamment la construction de stations d'épuration et l'interdiction des phosphates dans les détergents, visant à limiter les apports ponctuels et diffus de phosphore. Ces actions ont conduit à une diminution progressive des concentrations en TP, qualifiée de phase de « ré-oligotrophisation ». L'amplitude des moyennes annuelles simulées (15.6 – 94.8 µg/L) est comparable à celle des données de terrain au cours de la période de suivi (10.4 – 95.1 µg/L), traduisant avec confiance les fortes variations de TP à long terme.

Les simulations apportent également un éclairage important sur les conditions de référence en oxygène, en reconstituant la variabilité naturelle avant la période de suivi (c'est-à-dire en l'absence d'hypoxie sauf quelques années exceptionnelles avec une durée de  $133 \pm 59$  jours et des concentrations minimales de  $5.5 \pm 1.9$  mg/L dans toute la colonne d'eau). Ces simulations apportent un éclairage quantifié sur les processus en jeu et sur les concentrations en oxygène, que les proxies paléolimnologiques ne permettent généralement pas de documenter de manière aussi explicite pour les périodes de référence historiques (Figure 2b-c).

La dynamique de l'hypoxie ainsi reconstituée montre que le Léman était bien oxygéné avant la seconde moitié du XX<sup>e</sup> siècle, avec uniquement des épisodes courts et sporadiques d'hypoxie, n'excédant pas un an. Ce bon état de l'oxygénation au fond du lac a été rendu possible grâce aux faibles taux de respiration et aux brassages annuels hivernaux réguliers, caractéristique d'un régime monomictique du lac à cette époque. Un premier signal de modification de la dynamique de l'oxygène apparaît dès les années 1960 dans les proxies paléolimnologiques. Ce n'est qu'en 1976 que le régime d'hypoxie a basculé, avec une augmentation brutale de la durée et de l'intensité, sans précédent en comparaison des 115 années précédentes (1860 – 1975). En effet, le lac a connu une hypoxie persistante toute l'année durant 25 des 45 années entre 1976 et 2020, et des concentrations moyennes inférieures à 1 mg/L dans 32 de ces années. En comparaison, entre 1860 et 1975, le lac n'a jamais connu une seule année avec de telles conditions.

#### 4. FACTEURS DE CONTRÔLE ET RÔLE DU PHOSPHORE

Un protocole de simulation a été mis au point pour tester de manière indépendante les effets strictement liés au climat et au changement dans le régime de brassages, et en tenant compte d'apports externe en phosphore très faibles (valeurs de fond naturelles).

Le mécanisme ayant empêché l'extension de l'hypoxie dans les années 1950 était lié à des événements de mélange hivernal suffisamment efficaces pour compenser les fortes charges en nutriments, maintenant ainsi une relativement bonne oxygénation de l'hypolimnion jusqu'en 1970. Ce résultat de simulation pour le Léman est en accord avec les constats que dans les lacs à stratification saisonnière, le mélange hivernal profond constitue le principal processus de recharge en oxygène dissous dans l'hypolimnion (Deyle et al., 2022).

Entre 1860 et 1970, un mélange complet a été observé pendant 67 hivers (lignes pointillées, Figure 3), représentant la principale source d'apport en oxygène depuis la surface. Depuis 1970, ces mélanges sont devenus intermittents (en moyenne 1 événement par décennie entre 1971 et 2020 selon le modèle et les observations limnologiques), ce qui a fortement limité le renouvellement de l'oxygène au fond du lac. Bien que des écarts existent dans le timing des événements simulés par rapport aux observations, leur fréquence reste comparable (1.9 événement/décennie dans le modèle contre 1.2 en données de terrain sur 1971 – 2020) (Schwefel et al. 2016 ; Gaillard et al. 2022).

À mesure que les événements de mélange deviennent moins fréquents, une hypoxie inédite et prolongée dans l'hypolimnion s'est installée, excédant généralement une année complète. La baisse mondiale de la fréquence des mélanges complets est un processus en cours à l'échelle du Léman, amorcé dans les années 1970, en lien avec le réchauffement (Vautard et al. 2010) et une réduction des vitesses de vent sur la majorité des terres de l'hémisphère nord depuis 1979 (Vautard et al., 2010). Selon les simulations numériques et les scénarios d'émissions du GIEC, ce réchauffement devrait se poursuivre à l'avenir (Woolway and Merchant, 2019) réduisant encore davantage la fréquence des brassages complets.

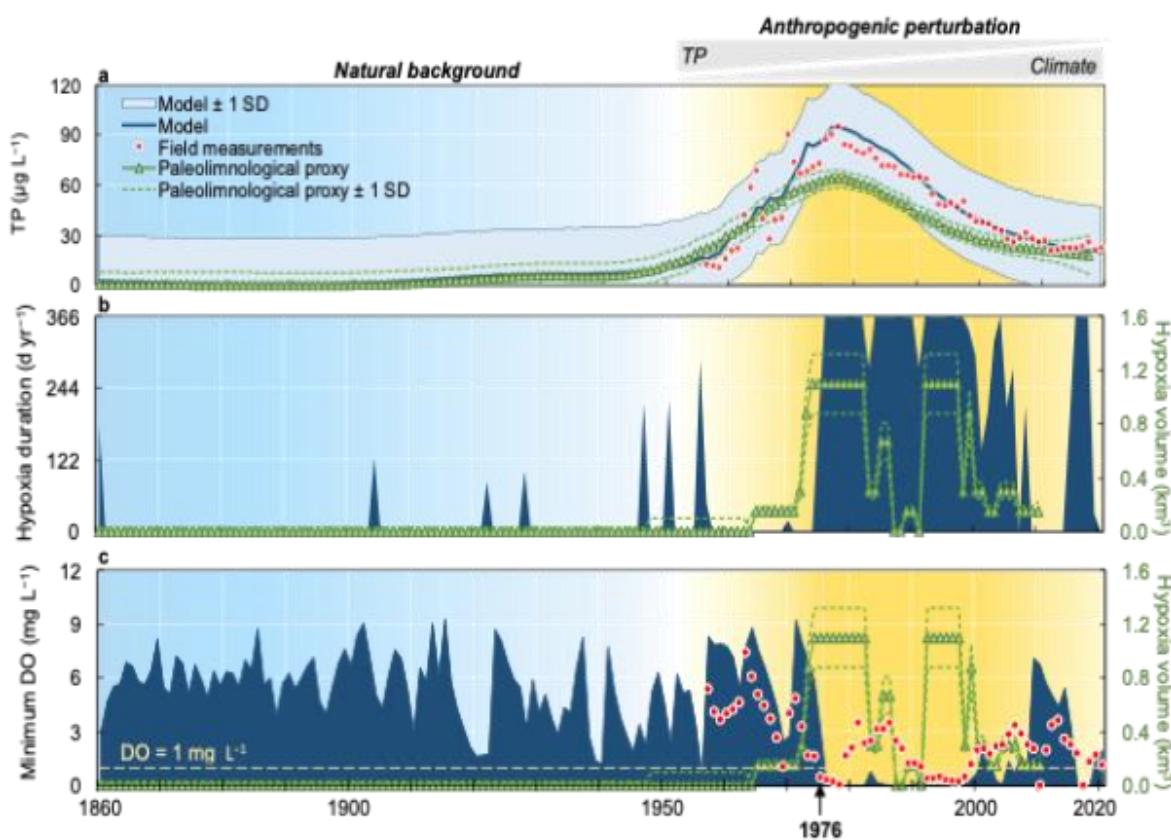


Figure 2 : Tendances annuelles simulées à long terme de a) la concentration médiane en phosphore total, b) la durée de l'hypoxie, et c) la concentration minimale en oxygène dans l'ensemble de la colonne d'eau sur la période historique (1860 – 2020). La durée de l'hypoxie correspond au nombre de jours par an durant lesquels la concentration minimale en oxygène est inférieure à 1 mg/L. Les mesures de terrain du phosphore total (TP) représentent la concentration médiane annuelle, tandis que celles de l'oxygène dissous (DO) représentent la valeur minimale annuelle, toutes deux mesurées dans l'ensemble de la colonne d'eau. Le dégradé de couleur de fond illustre la transition entre un état bien oxygéné et l'établissement d'une hypoxie au fond du lac.

Le proxy paléolimnologique du volume d'hypoxie (dans les panneaux b et c) correspond à l'axe des ordonnées droit. En 1976, une hypoxie persistante s'est installée, marquant un changement brutal en durée et en intensité, sans précédent au cours des 115 années précédentes (1860 – 1975). Les couleurs de fond : le bleu représente la période sous conditions naturelles, et le dégradé jaune reflète qualitativement l'intensité croissante des impacts du phosphore et du changement climatique pendant la période de perturbation anthropique.

Figure 2 : Simulated long-term annual trends in a) median total phosphorus concentration, b) duration of hypoxia, and c) minimum oxygen concentration throughout the water column over the historical period (1860–2020). The duration of hypoxia corresponds to the number of days per year during which the minimum oxygen concentration is less than 1 mg/L. Field measurements of total phosphorus (TP) represent the annual median concentration, while those of dissolved oxygen (DO) represent the annual minimum value, both measured throughout the water column. The background color gradient illustrates the transition from a well-oxygenated state to the establishment of hypoxia at the bottom of the lake.

The paleolimnological proxy for the volume of hypoxia (in panels b and c) corresponds to the right ordinate axis. In 1976, persistent hypoxia set in, marking a sudden change in duration and intensity unprecedented in the previous 115 years (1860–1975). The background colors: blue represents the period under natural conditions, and the yellow gradient qualitatively reflects the increasing intensity of the impacts of phosphorus and climate change during the period of anthropogenic disturbance.

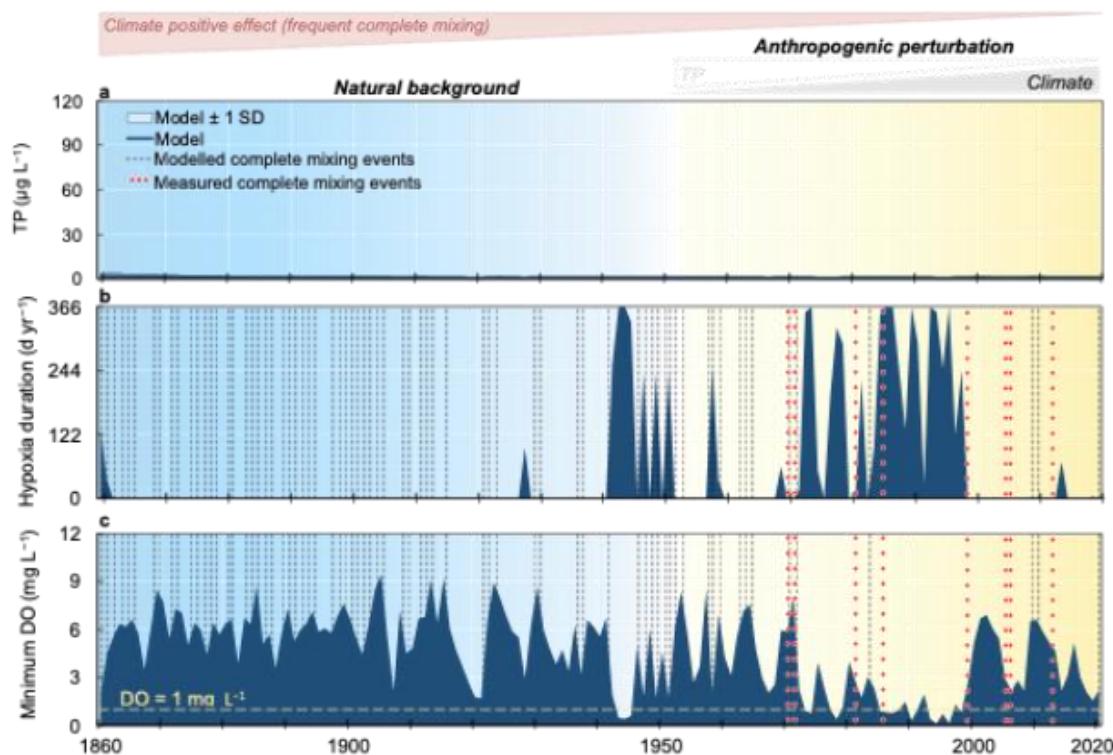


Figure 3 : Démêler les effets du seul forçage climatique (zone bleu foncé) sur l'intensité et la durée de l'hypoxie dans le Léman, basés sur les tendances annuelles simulées à long terme de a) le phosphore total médian, b) la durée de l'hypoxie et c) la concentration minimale en oxygène à travers la colonne d'eau sur la période historique (1860–2020). La durée de l'hypoxie représente le nombre de jours dans l'année où la concentration minimale en oxygène est inférieure à 1 mg/L. Le mélange complet hivernal simulé (lignes noires pointillées) est défini comme l'événement où la différence de température et de concentration d'oxygène entre la surface et le fond du lac est inférieure à 2 °C et 2 mg/L, respectivement. Les pointillés rouges indiquent les événements de mélange hivernal complets observés à partir des données de mesure in situ. Le dégradé de couleurs de fond indique une transition d'une condition bien oxygénée à l'établissement de l'hypoxie au fond du lac. Les couleurs de fond : le bleu représente la période sous conditions naturelles et le dégradé jaune représente qualitativement l'intensité des impacts du changement climatique pendant la période de perturbation anthropique.

Figure 3 : Untangling the effects of climate forcing alone (dark blue area) on the intensity and duration of hypoxia in Lake Geneva, based on long-term simulated annual trends in a) median total phosphorus, b) hypoxia duration, and c) minimum oxygen concentration throughout the water column over the historical period (1860–2020). Hypoxia duration represents the number of days in the year when the minimum oxygen concentration is below 1 mg/L. Complete winter mixing (black dotted lines) is defined as the event where the difference in temperature and oxygen concentration between the surface and bottom of the lake is less than 2 °C and 2 mg/L, respectively. The red dotted lines indicate complete winter mixing events observed from in situ measurement data. The background color gradient indicates a transition from well-oxygenated conditions to the establishment of hypoxia at the bottom of the lake. Background colors: blue represents the period under natural conditions and the yellow gradient qualitatively represents the intensity of climate change impacts during the period of anthropogenic disturbance.

## 5. L'HYPOXIE DANS UN CONTEXTE DE CHANGEMENT CLIMATIQUE FUTUR

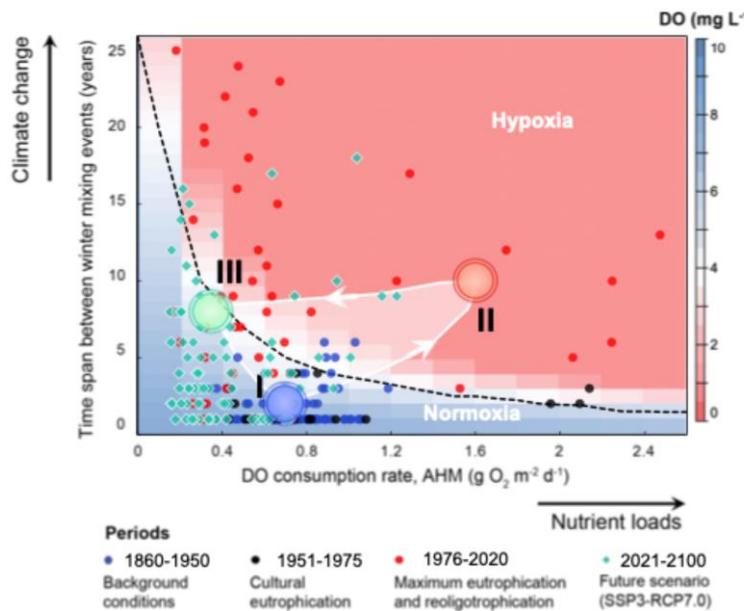
Nos simulations prévoient que les changements de la durée annuelle de l'hypoxie au fond du lac et des concentrations d'oxygène associées ne seront pas aussi marqués que ceux observés dans le passé depuis le passage à l'hypoxie en 1976. En effet, le fond du lac devrait connaître une concentration moyenne quotidienne minimale en oxygène de 2.2 – 3.2 mg/L et une durée d'hypoxie (< 1 mg/L) de 46 – 69 jours par an d'ici la fin du siècle (Tableau 1). Cela contraste avec la moyenne actuelle de 1.1 mg/L, avec une hypoxie durant 365 jours par an. Comme prévu, des conditions plus mauvaises ont été observées dans le scénario à fortes émissions de gaz à effet de serre (SSP 5 – RCP 8.5), expliquées principalement par l'ampleur du changement des facteurs climatiques étudiés (température de l'air, radiation solaire et vitesse du vent). Bien que les impacts du réchauffement climatique futur ne soient pas aussi forts que ceux de l'eutrophisation passée, les changements projetés ne doivent pas être sous-estimés, car ils représentent encore une perte de 42 – 60 % de la concentration minimale moyenne quotidienne en oxygène et un ajout de 38 – 61 jours d'hypoxie par rapport aux conditions naturelles (avant 1950). Malgré les impacts continus du changement climatique et un mécanisme de rétroaction positive qui favorisent le développement de l'hypoxie dans les années suivantes (Lewis et al., 2024), une récupération, seulement partielle, est possible dans les projections futures sous faible apport extérieur en phosphore. **Or, le fait que nous n'ayons pas pu détecter une récupération totale des conditions d'oxygénéation d'ici 2100, dans aucun scénario climatique, signifie que le forçage climatique entrave désormais irrémédiablement le retour à de bonnes conditions d'oxygénéation, même avec une maîtrise renforcée des apports de phosphore.**

*Tableau 1 : Moyenne modélisée de la durée moyenne de l'hypoxie, de la concentration minimale en oxygène, et de la concentration en phosphore total dans toute la colonne d'eau.*

*Table 1 : Modeled average duration of hypoxia, minimum oxygen concentration, and total phosphorus concentration throughout the water column.*

Indicators	Natural (pre-1950)	Hypoxic years (1976 – 2020)	Future projections (2020 – 2100)		
			SSP1 – RCP2.6	SSP3 – RCP7.0	SSP5 – RCP8.5
Hypoxia duration (d/yr)	8 ( $\pm$ 2)	265 ( $\pm$ 144)	46 ( $\pm$ 97)	55 ( $\pm$ 96)	69 ( $\pm$ 102)
Minimum DO (mg/L)	5.5 ( $\pm$ 1.9)	1.1 ( $\pm$ 2.0)	3.2 ( $\pm$ 1.5)	2.5 ( $\pm$ 1.6)	2.2 ( $\pm$ 1.2)
TP ( $\mu$ g/L)	3.2 ( $\pm$ 2.7)	51.2 ( $\pm$ 26.3)	15.5 ( $\pm$ 1.2)	15.5 ( $\pm$ 1.2)	15.5 ( $\pm$ 1.2)

L'influence de la charge en phosphore sur l'épuisement de l'oxygène dans le fond du lac a été évaluée en calculant le taux de minéralisation surfacique hypolimnétique (AHM) sur l'ensemble de l'hypolimnion. Nos résultats montrent que l'AHM oscille entre 0.3 et 1.4 g O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/j sur la période historique, dans la plage des études précédentes (Müller et al. 2019), avec des valeurs exceptionnellement élevées (1.5 – 2.6 g O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/j) pendant le pic de l'eutrophisation (1967 – 1996 ; voir les annexes). La relation logarithmique entre le nombre d'années sans mélange complet et l'AHM révèle un effet plus fort du climat à l'avenir (2020 – 2100), car une plage plus étroite d'AHM serait nécessaire pour maintenir de bonnes conditions d'oxygène compatibles avec les normes de qualité de l'eau (Figure 4). Si ce seuil est franchi, le fond du lac passe dans un état qui nuit à la survie de la faune aquatique hypolimnétique. Nous concluons donc que le renouvellement de l'oxygène lors des événements de mélange complet sera le principal facteur déterminant l'intensité de l'hypoxie et de ses effets dans l'hypolimnion.



*Figure 4 : Conditions tolérables théoriques pour l’oxygène au fond du lac soumis à la diminution des brassages hivernaux et aux changements dans les taux de minéralisation. Les conditions en oxygène dissous (DO) dépendent de l’interaction entre la fréquence projetée des mélanges hivernaux (axe des ordonnées) et le taux de minéralisation surfacique de l’hypolimnion (AHM, axe des abscisses). Le fond coloré représente les concentrations théoriques en oxygène dissous (DO). La période future (2021 – 2100) correspond au scénario intermédiaire (SSP3 – RCP7.0) en maintenant la concentration en phosphore total (TP) dans le lac à sa valeur actuelle modélisée (15 µg/L). La ligne pointillée noire indique le seuil de 4 mg/L entre des conditions bien oxygénées et faiblement oxygénées, définissant ici un espace opérationnel sûr pour les conditions de fond. Les zones I, II et III illustrent la transition temporelle entre les conditions de référence, le maximum d’eutrophisation, puis la ré-oligotrophisation et enfin le scénario futur. Les gros points représentent la moyenne de tous les petits points de la même couleur.*

*Figure 4 : Theoretical tolerable conditions for oxygen at the bottom of the lake subject to reduced winter mixing and changes in mineralization rates. Dissolved oxygen (DO) conditions depend on the interaction between the projected frequency of winter mixing (y-axis) and the surface mineralization rate of the hypolimnion (AHM, x- axis). The colored background represents theoretical dissolved oxygen (DO) concentrations. The future period (2021–2100) corresponds to the intermediate scenario (SSP3–RCP7.0) while maintaining the total phosphorus (TP) concentration in the lake at its current modeled value (15 µg/L). The black dotted line indicates the 4 mg/L threshold between well-oxygenated and poorly oxygenated conditions, defining a safe operational space for background conditions. Zones I, II, and III illustrate the temporal transition between reference conditions, maximum eutrophication, then re-oligotrophication, and finally the future scenario. The large dots represent the average of all the small dots of the same color.*

Cette analyse montre que, tout au long des XIX<sup>e</sup> et XX<sup>e</sup> siècles, les trajectoires d’hypoxie ont été principalement déterminées par les effets conjugués des forçages climatiques et des concentrations en phosphore, tandis qu’au XXI<sup>e</sup> siècle, elles seront principalement sous le contrôle du climat, influençant les processus physiques qui régulent la dynamique thermique, et dans une moindre mesure par la teneur en nutriments influençant la matière organique et sa décomposition, à condition que les apports en phosphore total (TP) restent similaires à ceux d’aujourd’hui, comme supposé dans les simulations du modèle. Compte tenu de l’augmentation projetée de l’intensité et de la durée de la stratification des lacs profonds à l’échelle mondiale en réponse au réchauffement climatique (Desgué-Itier et al., 2023 ; Shatwell et al., 2019 ; Woolway et al., 2021), une isolation prolongée de l’hypolimnion vis-à-vis de l’atmosphère est attendue. En conséquence, le Léman deviendra de plus en plus propense au maintien de conditions hypoxiques en raison de mélanges hivernaux moins fréquents.

Les projections issues du modèle doivent cependant être interprétées avec prudence, car la fiabilité des prévisions futurs comporte des incertitudes. Par exemple, les changements dans la composition du réseau trophique soutenus par des invasions biologiques (comme la moule quagga, détectée pour la première fois dans le Léman dans les années 2010 et dont la prolifération est attendue dans les lacs alpins européens au cours des prochaines décennies (Kraemer et al., 2023) pourraient affecter considérablement les cycles de la matière organique et des nutriments (Li et al., 2021), et indirectement des caractéristiques clés du lac telles que la transparence (Rohwer et al., 2024), c'est-à-dire des paramètres clés de notre modèle, pouvant induire des trajectoires divergentes de celles simulées. Néanmoins, la combinaison entre modélisation, indicateurs paléolimnologiques et mesures de terrain fournit des éléments solides pour comprendre les futurs potentiels du régime d'hypoxie. Nos résultats révèlent qu'une réduction des apports locaux en phosphore ne suffira pas à prévenir la désoxygénéation de l'hypolimnion. Comme le lac Léman partage une histoire trophique similaire avec d'autres lacs d'Europe et d'Amérique du Nord, nos résultats suggèrent une trajectoire de récupération commune et un défi partagé en matière de gestion des lacs.

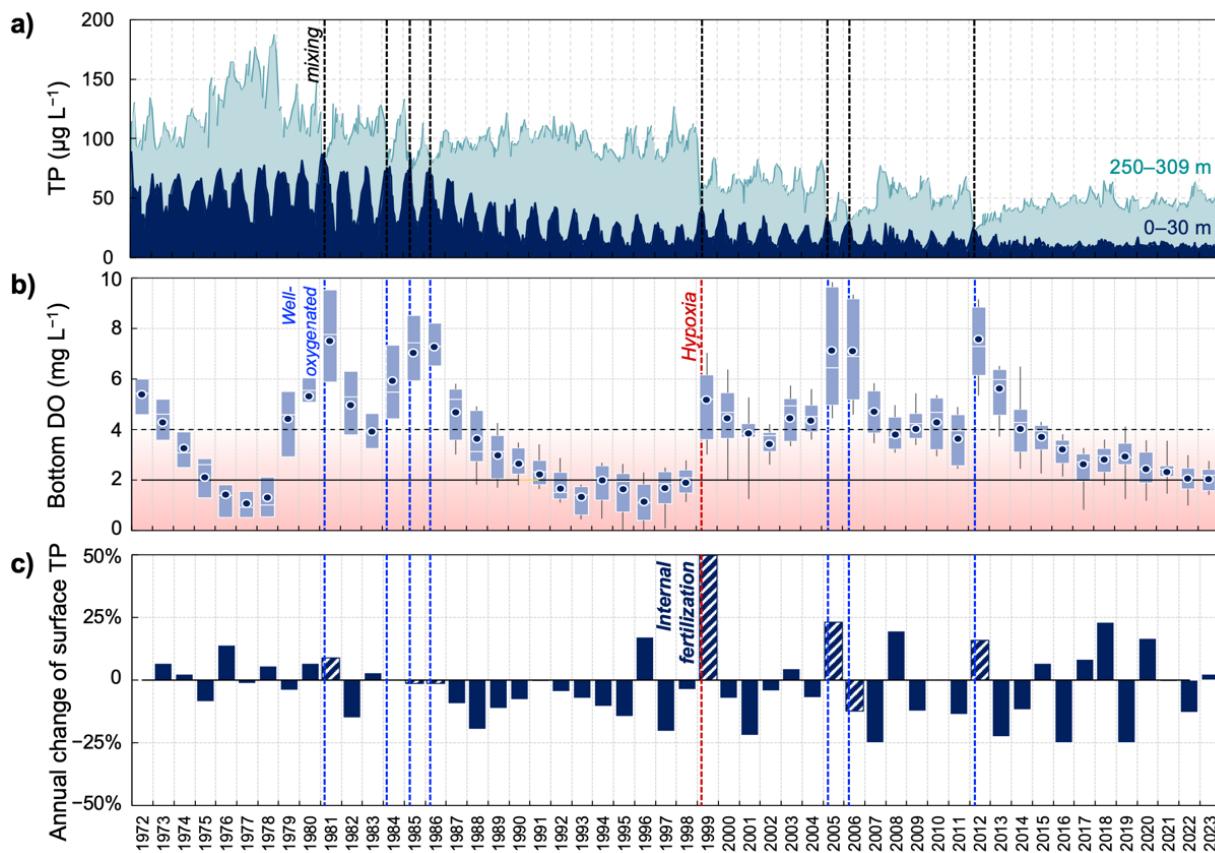


Figure 5 : Suivi limnologique (observations) indiquant a) l'évolution temporelle des concentrations en phosphore total, b) en oxygène au fond du lac et c) de la variation relative des concentrations de phosphore des eaux de surface entre années, comme proxy de la fertilisation. Les lignes en tirets verticaux indiquent les années de brassages complets observés.

Figure 5 : Limnological monitoring (observations) showing a) the temporal evolution of total phosphorus concentrations, b) oxygen concentrations at the bottom of the lake, and c) the relative variation in phosphorus concentrations in surface waters between years, as a proxy for fertilization. The vertical dashed lines indicate the years in which complete mixing was observed.

Cette étude a enfin analysé les données d'observation de suivis limnologiques de l'oxygène et du phosphore afin de mettre en lumière quelques points d'information complémentaire, notamment concernant le risque potentiel de fertilisation des couches de surface avec les stocks actuels et projetés de phosphore, notamment de la charge interne en P, et de la récurrence actuelle et projetée des brassages complets. Pour ce faire, le taux de fertilisation a été estimé en calculant la différence entre la concentration hivernale de l'année en cours avec celle de l'hiver précédent (Figure 5).

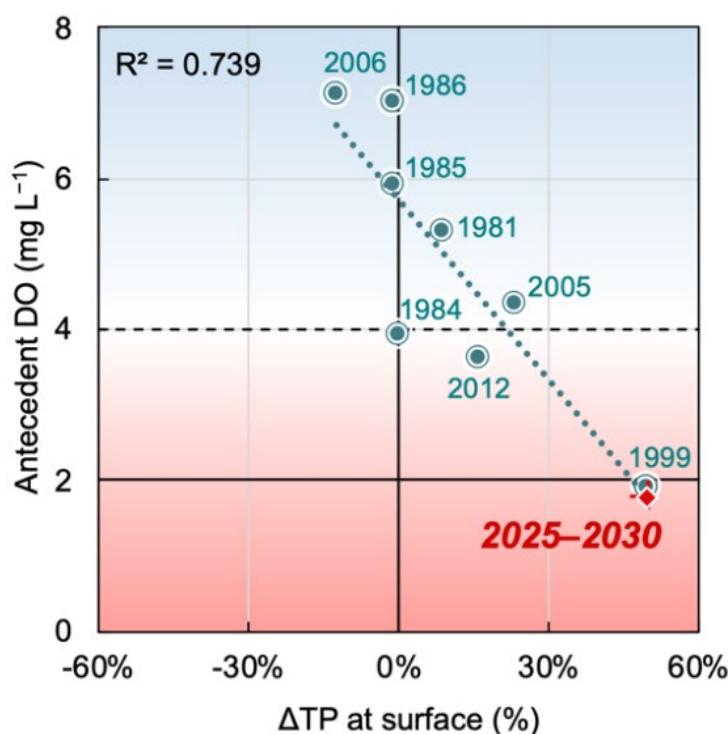


Figure 6 : Relation entre oxygène au fond du lac et variation relatives dans les concentrations en phosphore l'année suivante, relation établie à partir de données *in situ* : S'il survient un événement de brassage complet d'ici la fin de la décennie (2025 – 2030), on s'attend à ce que la fertilisation interne des eaux de surface augmente la concentration en phosphore total (TP) de  $50 \pm 2\%$  par rapport à l'année précédente.

Figure 6 : Relationship between oxygen at the bottom of the lake and relative variations in phosphorus concentrations the following year, based on *in situ* data: If complete mixing occurs by the end of the decade (2025–2030), internal fertilization of surface waters is expected to increase total phosphorus (TP) concentrations by  $50 \pm 2\%$  compared to the previous year.

Nos analyses tendent à indiquer que si un brassage complet survient à l'avenir après une période prolongée sans brassage et d'hypoxie du fond, la fertilisation des eaux de surface pourrait ponctuellement entraîner une hausse hivernale maximale de  $50 \pm 2\%$  du phosphore total (TP) par rapport à l'année précédente, donc autour de 30 µg P/L (Figure 6). Toutefois, la tendance générale est à une diminution de la charge interne, réduisant à la fois l'intensité et la fréquence de ce type d'événement, limitant ainsi le risque d'efflorescence d'algues par le phosphore, à des cas isolés et rares.

En conclusion, cette étude indique que le Léman a basculé vers un nouvel état écologique, caractérisé par une hypoxie structurelle des eaux profondes. Avec l'intensification du réchauffement climatique, les épisodes de réoxygénération du fond du lac deviendront de plus en plus rares. Nos résultats suggèrent qu'une politique de réduction des apports en phosphore ne suffirait pas à restaurer durablement des conditions d'oxygénéation satisfaisantes dans l'hypolimnion.

Il en découle que la fixation d'un nouvel objectif de concentration en phosphore ne devrait pas viser à atteindre systématiquement un seuil d'oxygène supérieur à 4 mg/L dans les eaux profondes. Une approche plus réaliste, déjà proposée dans d'autres études, consisterait à appliquer les seuils réglementaires uniquement à la zone du lac brassée annuellement par les mélanges hivernaux.

Dès lors, la question du phosphore dans le lac ne doit plus seulement viser à garantir des seuils d'oxygène supérieur à 4 mg/L mais doit également inclure une vision plus holistique et considérer tous les usages du lac et la santé du réseau trophique.

## BIBLIOGRAPHIE

- Desgué-Itier, O., Melo Vieira Soares, L., Anneville, O., Bouffard, D., Chanudet, V., Danis, P.A., Domaizon, I., Guillard, J., Mazure, T., Sharaf, N., Soulignac, F., Tran-Khad, V., Vinçon-Leite, B., Jenny, J.-P., 2023. Past and future climate change effects on the thermal regime and oxygen solubility of four peri-alpine lakes. *Hydrology and Earth System Sciences* 27, 837–859. <https://doi.org/10.5194/hess-27-837-2023>
- Deyle, E.R., Bouffard, D., Frossard, V., Schwefel, R., Melack, J., Sugihara, G., 2022. A hybrid empirical and parametric approach for managing ecosystem complexity: Water quality in Lake Geneva under nonstationary futures. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119, e2102466119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2102466119>
- Dresti, C., Fenocchi, A., Copetti, D., 2021. Modelling physical and ecological processes in medium-to-large deep European perialpine lakes: a review. *Journal of Limnology* 80. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2021.2041>
- Forel, F.A., Forel, F.A., 1892. Le Léman : monographie limnologique. F. Rouge, Lausanne. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.124608>
- Golub, M., Thiery, W., Marcé, R., Pierson, D., Vanderkelen, I., Mercado-Bettin, D., Woolway, R.I., Grant, L., Jennings, E., Kraemer, B.M., Schewe, J., Zhao, F., Frieler, K., Mengel, M., Bogomolov, V.Y., Bouffard, D., Côté, M., Couture, R.-M., Debolskiy, A.V., Droppers, B., Gal, G., Guo, M., Janssen, A.B.G., Kirillen, G., Ladwig, R., Magee, M., Moore, T., Perroud, M., Piccolroaz, S., Raaman Vinnaa, L., Schmid, M., Shatwell, T., Stepanenko, V.M., Tan, Z., Woodward, B., Yao, H., Adrian, R., Allan, M., Anneville, O., Arvola, L., Atkins, K., Boegman, L., Carey, C., Christianson, K., de Eyto, E., DeGasperi, C., Grechushnikova, M., Hejzlar, J., Joehnk, K., Jones, I.D., Laas, A., Mackay, E.B., Mammarella, I., Markensten, H., McBride, C., Özkundakci, D., Potes, M., Rinke, K., Robertson, D., Rusak, J.A., Salgado, R., van der Linden, L., Verburg, P., Wain, D., Ward, N.K., Wollrab, S., Zdrovovenova, G., 2022. A framework for ensemble modelling of climate change impacts on lakes worldwide: the ISIMIP Lake Sector. *Geoscientific Model Development* 15, 4597–4623. <https://doi.org/10.5194/gmd-15-4597-2022>
- Grant, L., Vanderkelen, I., Gudmundsson, L., Tan, Z., Perroud, M., Stepanenko, V.M., Debolskiy, A.V., Droppers, B., Janssen, A.B.G., Woolway, R.I., Choulga, M., Balsamo, G., Kirillen, G., Schewe, J., Zhao, F., del Valle, I.V., Golub, M., Pierson, D., Marcé, R., Seneviratne, S.I., Thiery, W., 2021. Attribution of global lake systems change to anthropogenic forcing. *Nat. Geosci.* 14, 849–854. <https://doi.org/10.1038/s41561-021-00833-x>
- Huang, S., Zhang, K., Lin, Q., Liu, J., Shen, J., 2022. Abrupt ecological shifts of lakes during the Anthropocene. *Earth-Science Reviews* 227, 103981. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2022.103981>
- Jane, S.F., Hansen, G.J.A., Kraemer, B.M., Leavitt, P.R., Mincer, J.L., North, R.L., Pilla, R.M., Stetler, J.T., Williamson, C.E., Woolway, R.I., Arvola, L., Chandra, S., DeGasperi, C.L., Diemer, L., Dunalska, J., Erina, O., Flaim, G., Grossart, H.-P., Hambright, K.D., Hein, C., Hejzlar, J., Janus, L.L., Jenny, J.-P., Jones, J.R., Knoll, L.B., Leoni, B., Mackay, E., Matsuzaki, S.-I.S., McBride, C., Müller-Navarra, D.C., Paterson, A.M., Pierson, D., Rogora, M., Rusak, J.A., Sadro, S., Saulnier-Talbot, E., Schmid, M., Sommaruga, R., Thiery, W., Verburg, P., Weathers, K.C., Weyhenmeyer, G.A., Yokota, K., Rose, K.C., 2021. Widespread deoxygenation of temperate lakes. *Nature* 594, 66–70. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03550-y>
- Jenny, J.-P., Anneville, O., Arnaud, F., Baulaz, Y., Bouffard, D., Domaizon, I., Bocaniov, S.A., Chèvre, N., Dittrich, M., Dorioz, J.-M., Dunlop, E.S., Dur, G., Guillard, J., Guinaldo, T., Jacquet, S., Jamoneau, A., Jawed, Z., Jeppesen, E., Krantzberg, G., Lenters, J., Leoni, B., Meybeck, M., Nava, V., Nöges, T., Nöges, P., Patelli, M., Pebbles, V., Perga, M.-E., Rasconi, S., Ruetz, C.R., Rudstam, L., Salmaso, N., Sapna, S., Straile, D., Tammeorg, O., Twiss, M.R., Uzarski, D.G., Ventelä, A.-M., Vincent, W.F., Wilhelm, S.W., Wängberg, S.-Å., Weyhenmeyer, G.A., 2020. Scientists' Warning to Humanity: Rapid degradation of the world's large lakes. *Journal of Great Lakes Research*. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.05.006>
- Jenny, J.-P., Arnaud, F., Alric, B., Dorioz, J.-M., Sabatier, P., Meybeck, M., Perga, M.-E., 2014. Inherited hypoxia: A new challenge for reoligotrophicated lakes under global warming : Holocene hypoxia dynamics in large lakes. *Global Biogeochemical Cycles* 28, 1413–1423. <https://doi.org/10.1002/2014gb004932>
- Jenny, J.-P., Francus, P., Normandeau, A., Lapointe, F., Perga, M.-E., Ojala, A., Schimmelmann, A., Zolitschka, B., 2016. Global spread of hypoxia in freshwater ecosystems during the last three centuries is caused by rising local human pressure. *Glob Chang Biol* 22, 1481–1489. <https://doi.org/10.1111/gcb.13193>
- Kraemer, B.M., Boudet, S., Burlakova, L.E., Haltiner, L., Ibelings, B.W., Karataev, A.Y., Karataev, V., Rossbacher, S., Stöckli, R., Straile, D., Piet, S., 2023. An abundant future for quagga mussels in deep European lakes. <https://doi.org/10.1101/2023.05.31.543086>
- Lewis, A.S.L., Lau, M.P., Jane, S.F., Rose, K.C., Be'eri-Shlevin, Y., Burnet, S.H., Clayer, F., Feuchtmayr, H., Grossart, H.-P., Howard, D.W., Mariash, H., Delgado Martin, J., North, R.L., Oleksy, I., Pilla, R.M., Smagula, A.P., Sommaruga, R., Steiner, S.E., Verburg, P., Wain, D., Weyhenmeyer, G.A., Carey, C.C., 2024. Anoxia begets anoxia: A positive

- feedback to the deoxygenation of temperate lakes. *Global Change Biology* 30, e17046. <https://doi.org/10.1111/gcb.17046>
- Li, J., Ianaiev, V., Huff, A., Zalusky, J., Ozersky, T., Katsev, S., 2021. Benthic invaders control the phosphorus cycle in the world's largest freshwater ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118, e2008223118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2008223118>
- McCarthy, F.M., Patterson, R.T., Head, M.J., Riddick, N.L., Cumming, B.F., Hamilton, P.B., Pisaric, M.F., Gushulak, A.C., Leavitt, P.R., Lafond, K.M., Llew-Williams, B., Marshall, M., Heyde, A., Pilkington, P.M., Moraal, J., Boyce, J.I., Nasser, N.A., Walsh, C., Garvie, M., Roberts, S., Rose, N.L., Cundy, A.B., Gaca, P., Milton, A., Hajdas, I., Crann, C.A., Boom, A., Finkelstein, S.A., McAndrews, J.H., 2023. The varved succession of Crawford Lake, Milton, Ontario, Canada as a candidate Global boundary Stratotype Section and Point for the Anthropocene series. *The Anthropocene Review* 10, 146–176. <https://doi.org/10.1177/20530196221149281>
- Müller, B., Steinsberger, T., Schwefel, R., Gächter, R., Sturm, M., Wüest, A., 2019. Oxygen consumption in seasonally stratified lakes decreases only below a marginal phosphorus threshold. *Sci Rep* 9, 18054. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54486-3>
- Perga, M.-E., Frossard, V., Jenny, J.-P., Alric, B., Arnaud, F., Berthon, V., Black, J., Domaizon, I., Giguet-Covex, C., Kirkham, A., Magny, M., Manca, M., Marchetto, A., Millet, L., Paillès, C., Pignol, C., Poulenard, J., Reyss, J.-L., Rimet, F., Sabatier, P., Savichtcheva, O., Sylvestre, F., Verneaux, V., 2015. High-resolution paleolimnology opens new management perspectives for lakes adaptation to climate warming. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3, 72. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00072>
- Perroud, M., Goyette, S., Martynov, A., Beniston, M., Annevillec, O., 2009. Simulation of multiannual thermal profiles in deep Lake Geneva: A comparison of one-dimensional lake models. *Limnology and Oceanography* 54, 1574–1594. <https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.5.1574>
- Rimet, F., Anneville, O., Bardet, D., Chardon, C., Crépin, L., Domaizon, I., Dorioz, J.-M., Espinat, L., Frossard, V., Guillard, J., Goulon, C., Hamelet, V., Hustache, J.-C., Jacquet, S., Lainé, L., Montuelle, B., Perney, P., Quetin, P., Rasconi, S., Schellenberger, A., Tran Khac, V., Monet, G., 2020. The Observatory on LAkes (OLA) database: Sixty years of environmental data accessible to the public. *Journal of Limnology Follow.* <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2020.1944>
- Roberts, J.J., Höök, T.O., Ludsin, S.A., Pothoven, S.A., Vanderploeg, H.A., Brandt, S.B., 2009. Effects of hypolimnetic hypoxia on foraging and distributions of Lake Erie yellow perch. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 381, S132–S142.
- Rohwer, R.R., Ladwig, R., Hanson, P.C., Walsh, J.R., Vander Zanden, M.J., Dugan, H.A., 2024. Increased anoxia following species invasion of a eutrophic lake. *Limnology and Oceanography Letters* 9, 33–42. <https://doi.org/10.1002/lol2.10364>
- Schwefel, R., Gaudard, A., Wüest, A., Bouffard, D., 2016. Effects of climate change on deepwater oxygen and winter mixing in a deep lake (Lake Geneva): Comparing observational findings and modeling. *Water Resources Research* 52, 8811–8826. <https://doi.org/10.1002/2016WR019194>
- Shatwell, T., Thiery, W., Kirillin, G., 2019. Future projections of temperature and mixing regime of European temperate lakes. *Hydrology and Earth System Sciences* 23, 1533–1551. <https://doi.org/10.5194/hess-23-1533-2019>
- Vautard, R., Cattiaux, J., Yiou, P., Thépaut, J.-N., Ciais, P., 2010. Northern Hemisphere atmospheric stilling partly attributed to an increase in surface roughness. *Nature Geosci* 3, 756–761. <https://doi.org/10.1038/ngeo979>
- Wilson, J., Ucharm, G., Beman, J.M., 2019. Climatic, physical, and biogeochemical changes drive rapid oxygen loss and recovery in a marine ecosystem. *Sci Rep* 9, 16114. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52430-z>
- Woolway, R.I., Merchant, C.J., 2019. Worldwide alteration of lake mixing regimes in response to climate change. *Nat. Geosci.* 12, 271–276. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0322-x>
- Woolway, R.I., Sharma, S., Weyhenmeyer, G.A., Debolskiy, A., Golub, M., Mercado-Bettín, D., Perroud, M., Stepanenko, V., Tan, Z., Grant, L., Ladwig, R., Mesman, J., Moore, T.N., Shatwell, T., Vanderkelen, I., Austin, J.A., DeGasperi, C.L., Dokulil, M., La Fuente, S., Mackay, E.B., Schladow, S.G., Watanabe, S., Marcé, R., Pierson, D.C., Thiery, W., Jennings, E., 2021. Phenological shifts in lake stratification under climate change. *Nat Commun* 12, 2318. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22657-4>

## ANNEXES

### MÉTHODES

---

#### **Données de suivi *in situ***

La station de surveillance et prélèvement du suivi *in situ* SHL2 (46.45° N, 6.59° E) est située dans la partie la plus profonde du Léman, appelée le Grand Lac, qui représente plus de 96 % du volume total d'eau du lac. Diverses mesures physico-chimiques et biologiques y sont effectuées depuis 1957 par le Centre Alpin de Recherche sur les Réseaux Trophiques des Écosystèmes Limniques (CARRTEL). Les données physico-chimiques et biologiques issues de capteurs sondes et d'analyses d'échantillons d'eau sont librement accessibles dans la base de données de l'Observatoire des Lacs (Rimet et al., 2015). Des mesures verticales discrètes sont réalisées de la surface jusqu'au fond du lac (à 0, 2.5, 5, 7.5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 50, 100, 150, 200, 225, 250, 275, 280, 285, 290, 295, 300, 305 et 309 m de profondeur) toutes les deux semaines, sauf de novembre à février, période durant laquelle les échantillonnages sont effectués une fois par mois. Le principal affluent du Léman est le Rhône, avec un débit moyen de 186.4 m<sup>3</sup>/s, représentant environ 75 % du volume total des apports au lac. Le Rhône est surveillé dans le cadre du programme national suisse de surveillance à long terme des cours d'eau (Eawag & FOEN, 2022), généralement de manière hebdomadaire depuis 1974 à la station de la Porte du Scex (46.35° N, 6.89° E), située à 5 km en amont de l'embouchure du fleuve dans le lac. Les données de terrain comprennent le débit entrant ainsi que plusieurs variables physico-chimiques. Le débit sortant du Rhône est quant à lui mesuré mensuellement depuis 1919.

#### **Données paléolimnologiques**

Plusieurs campagnes de terrain visant à prélever des carottes de sédiments au point le plus profond du lac ont été menées entre 2004 et 2018 (notamment lors du programme de recherche ANR IPERRETRO piloté par le CARRTEL). Deux jeux de données paléolimnologiques, issus de carottes bien datées, ont été utilisés dans la présente étude : (a) des concentrations moyennes en phosphore total (TP) inférées, reconstruites à partir de l'abondance absolue de restes de Daphnies, à l'aide d'une fonction de transfert développée pour la période 1850 – 2018 dans les lacs péréalpins grands et profonds (Berthon et al., 2014). La fonction de transfert basée sur les Daphnies a été utilisée avec succès comme indicateur quantitatif du niveau trophique des lacs en raison de ses exigences stœchiométriques élevées en phosphore (Sterner & Elser, 2002). Des modèles additifs généralisés ont été appliqués aux données paléolimnologiques pour en lisser les séries temporelles, permettant ainsi de dégager les tendances à l'échelle pluri-décennale et centennale ; (b) les volumes annuels d'eaux hypoxiques, reconstruits à l'aide d'un proxy sédimentologique basé sur la formation et la préservation de varves, c'est-à-dire des sédiments laminés annuellement (Jenny et al., 2014). Ce proxy repose sur l'hypothèse que lorsque la concentration en oxygène à l'interface eau-sédiment passe en dessous d'un seuil critique — déterminé par une combinaison suffisante de durée et d'intensité —, la vie microbenthique disparaît, ce qui empêche la bioturbation et le mélange des sédiments associé, permettant ainsi la préservation des varves. Cependant, en raison de la pluralité des composantes de l'écosystème et de leurs réponses individuelles, le terme « hypoxie » dans le cadre de cette reconstitution paléolimnologique doit être compris comme un processus lié à une faible disponibilité en oxygène, plutôt que comme l'application d'un seuil de concentration unique. Ainsi, le terme « hypoxie » est utilisé ici au sens des conséquences sédimentaires d'une baisse de la disponibilité en oxygène dans les eaux profondes, en combinant durée et concentration en oxygène. Il est néanmoins possible d'estimer avec cet indicateur des volumes d'eau théoriques situés en dessous du seuil de profondeur associé à la préservation des varves, ce qui permet de reconstituer la variabilité quantifiée des volumes hypoxiques.

#### **Données climatiques**

Les données climatiques existantes, incluant la température de l'air à 2 mètres au-dessus de la surface du lac, la vitesse du vent à 10 mètres et le rayonnement solaire de surface, ont été obtenues à partir d'un modèle climatique corrigé statistiquement et réduit d'échelle issu du projet *Inter-Sectoral Impact Model Intercomparison Project* (ISIMIP3b (Golub et al., 2022)). Ces données ont été préalablement vérifiées à l'aide de mesures issues d'une station météorologique locale située à Thonon-les-Bains (1987 – 2019 pour la température de l'air et 1971 – 2019 pour le rayonnement solaire, données de la plateforme INRAE CLIMATIK), et un facteur de correction a été appliqué pour compenser le biais lié à l'altitude (Desgué-Itier et al., 2023).

Les projections prennent en compte le climat historique de 1850 à 2014 et trois scénarios futurs pour la période 2015 à 2100 : SSP1-RCP2.6, SSP3-RCP7.0 et SSP5-RCP8.5. Les SSP (*Shared Socioeconomic Pathways*) représentent différents chemins socio-économiques décrivant l'évolution possible des émissions de gaz à effet de serre (SSP1 étant le scénario le plus durable et SSP5 le moins durable), tandis que les RCP (*Representative Concentration Pathways*) correspondent à l'ampleur du forçage radiatif attendu à l'horizon 2100, allant de 2.6 à 8.5 W/m<sup>2</sup>.

Ces données ont été extraites à une résolution journalière pour la maille (55 km × 55 km) contenant le lac. Les autres variables météorologiques, pour lesquelles la réduction d'échelle locale est souvent moins fiable (humidité relative, nébulosité et précipitations), ont été extraites d'observations météorologiques (MétéoSuisse, 2023) effectuées à Nyon/Changins entre 2000 et 2011 (MeteoSwiss Data Warehouse). Des moyennes journalières ont été calculées et reproduites chaque année de 1850 à 2100, en raison de l'absence actuelle de prévisions fiables concernant leur évolution future.

Cette approche, consistant à limiter les variables d'entrée du modèle à celles pour lesquelles le niveau de confiance est élevé, a déjà été appliquée au Léman (Schwefel et al., 2016) et s'est révélée bien adaptée aux simulations de long terme, en permettant de contourner les limites liées au changement d'échelle tout en tenant compte de l'effet négligeable de ces variables sur les processus hydrodynamiques (Desgué-Itier et al., 2023).

### ***Reconstructions historiques long-terme des données de forçage***

L'outil de modélisation hydrodynamique GLM-AED2 nécessite en entrée des données journalières météorologiques, hydrologiques et de charges nutritives. En raison de l'insuffisance temporelle des données de suivi, un cadre conceptuel robuste a été développé afin d'estimer des forçages d'entrée à long terme capables de capturer la variabilité saisonnière sur toute la période de simulation. Ce cadre prend en compte les effets du changement climatique et de l'eutrophisation, les deux principales pressions identifiées sur notre site d'étude, en s'appuyant sur : (i) des projections climatiques à long terme, (ii) le suivi à long terme dans le Léman du phosphore total (TP) et du phosphore réactif soluble (PRS) sur 64 ans (1957 – 2020), (iii) le suivi à long terme dans le Rhône du débit, de la température, de la conductivité électrique, de l'oxygène dissous, du TP, PRS, ammonium, nitrate, azote total, silice réactive, carbone organique total et dissous sur 47 ans (1974 – 2020), (iv) et les concentrations de TP inférées à partir de données paléolimnologiques couvrant la période 1850 – 2018, extraites de carottes sédimentaires prélevées au point le plus profond du lac.

Les conditions de TP dans le lac ont été utilisées pour reconstituer la tendance à long terme des apports en phosphore au Léman, en l'absence de séries temporelles suffisamment longues dans les affluents. Premièrement, les données de TP issues des carottes sédimentaires, disponibles à l'échelle annuelle de 1850 à 2018, ont été multipliées par un facteur d'échelle de 2.64 pour convertir le TP dans le lac en apports de TP via les affluents. Ces valeurs ont ensuite été réparties proportionnellement en PRS, phosphore organique dissous et particulaire dans le Rhône, comme requis par le modèle. Les facteurs d'échelle ont été calculés à partir des rapports entre les valeurs médianes des mesures de terrain sur la période de suivi (Figure S1a).

La contribution en phosphore (PRS, phosphore organique dissous et particulaire) des autres affluents a été agrégée au Rhône comme unique entrée dans le lac (Bueche et al., 2017), en appliquant un facteur de 1.33, basé sur leur contribution estimée à 25 % du débit total entrant. Deuxièmement, les mesures hebdomadaires dans le Rhône de 1974 à 2020 ont été interpolées linéairement pour obtenir une série temporelle journalière. Cette méthode, couramment utilisée dans d'autres applications de modèles (Ladwig et al., 2021), peut cependant sous-estimer l'effet des événements orageux non détectés par le suivi de routine. La concentration quotidienne moyenne a ensuite été normalisée par la concentration annuelle moyenne sur la période, afin de créer une saisonnalité synthétique (Figure S1b). Cette variation journalière a été appliquée aux concentrations annuelles issues des données paléolimnologiques pour reconstruire une série temporelle journalière synthétique des apports en phosphore au Léman de 1850 à 2018 (Figure S1c). Compte tenu du temps de résidence de l'eau dans le lac (11.4 ans), les apports en phosphore ont été décalés dans le temps de 11 ans vers le passé pour tenir compte des effets de synergie.

Enfin, des facteurs correctifs ont été appliqués pour mieux caler l'amplitude des pics de TP au cours du temps. L'utilisation de tels facteurs multiplicatifs est courante (par exemple pour le vent), face aux incertitudes liées à leur reconstitution. Ici, ces ajustements étaient nécessaires pour compenser la nature lissée du proxy paléolimnologique et rapprocher les résultats du modèle des données de terrain.

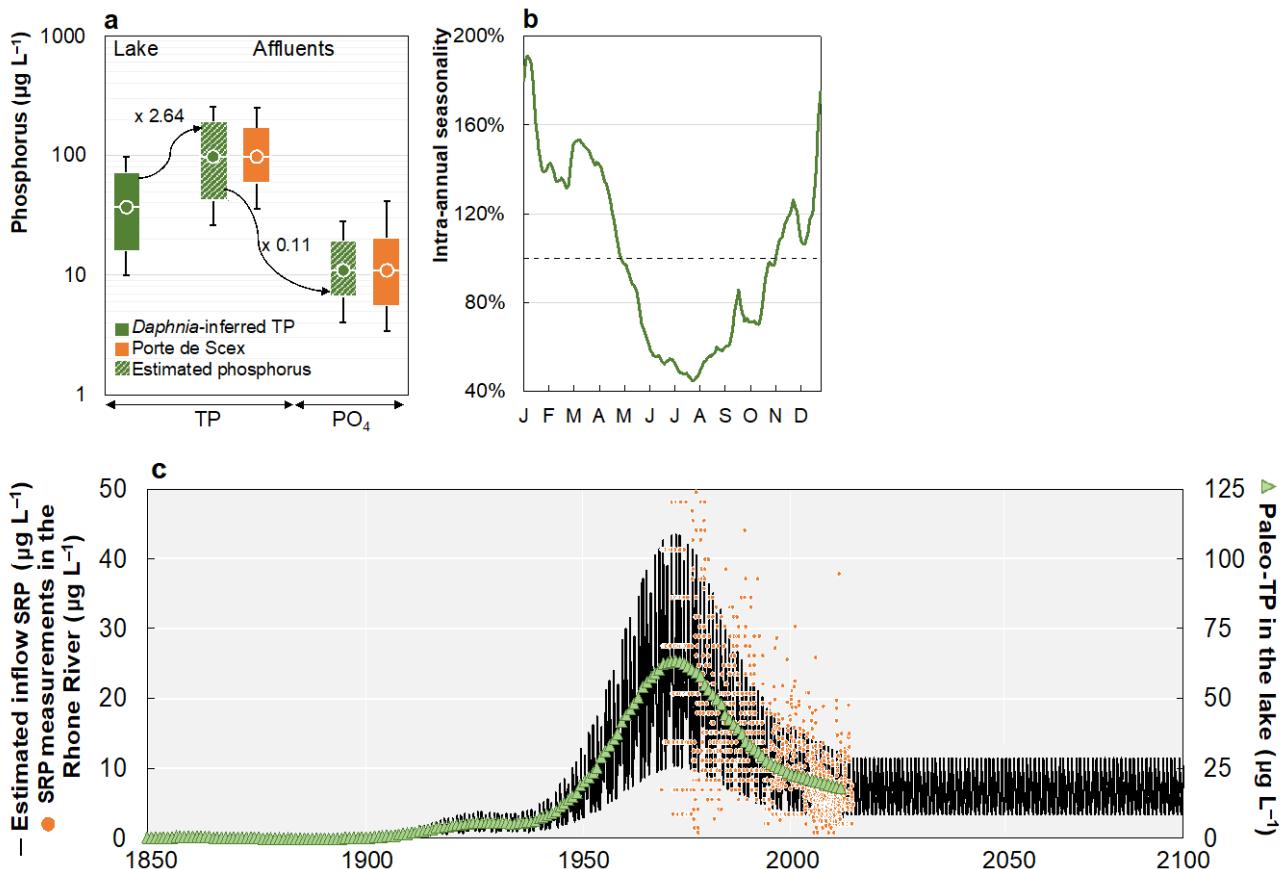


Figure S1 : Reconstruction des apports journaliers à long terme en phosphore dans le Léman de 1850 à 2100. a) Conversion des données annuelles paléolimnologiques de phosphore total (TP) dans le lac en phosphore réactif soluble (PRS) dans les affluents ; b) Saisonnalité intra-annuelle synthétique du PRS dans les affluents (station de surveillance de la Porte du Scex) ; c) Apports journaliers en phosphore réactif soluble dans le lac.

Figure S1 : Reconstruction of long-term daily phosphorus inputs into Lake Geneva from 1850 to 2100. a) Conversion of annual paleolimnological data for total phosphorus (TP) in the lake to soluble reactive phosphorus (SRP) in tributaries; b) Synthetic intra-annual seasonality of SRP in tributaries (Porte du Scex monitoring station); c) Daily inputs of soluble reactive phosphorus into the lake.

L'absence d'informations paléolimnologiques concernant les autres apports dans le lac (ammonium, nitrate et silice réactive) a empêché la reconstitution de leurs tendances à long terme. Ainsi, les moyennes annuelles issues des mesures de terrain dans le Rhône ont été considérées comme constantes, et une procédure similaire à celle utilisée pour intégrer la saisonnalité intra-annuelle, basée sur les mesures hebdomadaires, a été appliquée. Bien que cette approche constitue un compromis pragmatique face à l'absence de trajectoires détaillées des apports en nutriments dans le passé, elle offre une vue d'ensemble raisonnable des grandes évolutions historiques du lac, en accord avec l'absence de changements significatifs à long terme observés entre 1974 et 2020 (Figure S2). Comme pour le phosphore total, un facteur d'échelle de 1.33 a été appliqué pour tenir compte de la contribution des autres affluents à ces apports.

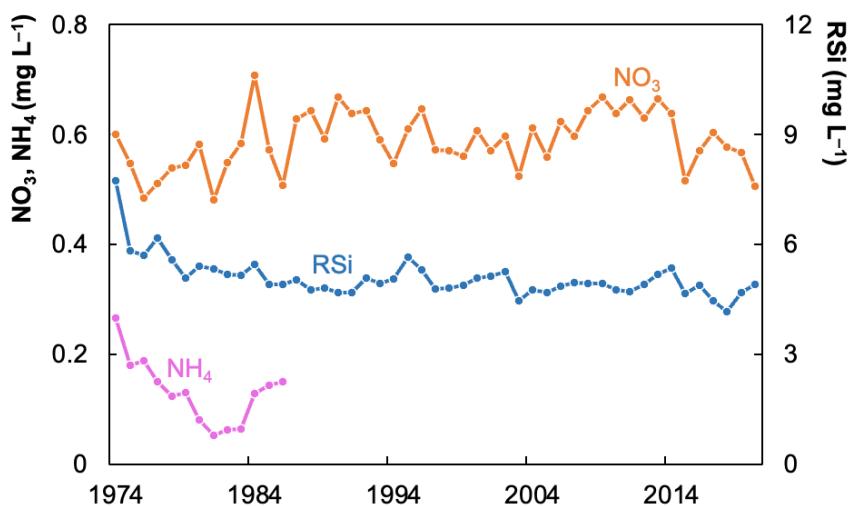


Figure S2 : Concentrations annuelles moyennes de nitrate ( $\text{NO}_3$ ), d'ammonium ( $\text{NH}_4$ ) et de silice réactive (RSi) mesurées dans le Rhône entre 1974 et 2020 (Eawag & FOEN, 2022).

Figure S2 : Average annual concentrations of nitrate ( $\text{NO}_3$ ), ammonium ( $\text{NH}_4$ ), and reactive silica (RSi) measured in the Rhône between 1974 and 2020 (Eawag & FOEN, 2022).

Quatorze variables d'entrée ont été incluses dans le fichier d'affluent : débit, température, salinité, oxygène dissous (OD), phosphore réactif soluble (PRS), phosphore organique dissous (POD), phosphore organique particulaire (POP), ammonium ( $\text{NH}_4$ ), nitrate ( $\text{NO}_3$ ), azote organique dissous (AOD), azote organique particulaire (AOP), silice réactive ( $\text{SiO}_2$ ), carbone organique dissous (COD) et carbone organique particulaire (COP). À l'exception des apports en phosphore, leurs tendances à long terme ont été estimées en suivant des procédures courantes décrites dans la littérature, basées sur les mesures de terrain. Une description complète de chacune de ces méthodes est fournie ci-dessous et résumée dans la Figure S3 et le Tableau S1.

#### Débits d'entrée et sortie

Le débit journalier entrant dans le Léman a été estimé à partir du suivi à long terme du débit sortant, basé sur 102 années de mesures (Eawag & FOEN, 2022). Les débits mensuels sortants du Rhône, de 1919 à 2020, ont été interpolés linéairement pour obtenir une série temporelle journalière. Le débit journalier moyen sur cette période a ensuite été calculé et répliqué pour chaque année de 1850 à 2100. Comme la plupart des grands lacs alpins naturels, le niveau du Léman est régulé par plusieurs vannes situées à son exutoire. En effet, depuis 1884, le niveau du lac est maintenu dans des limites compatibles avec ses différents usages : l'élévation peut varier entre 371.70 m et 372.30 m grâce au fonctionnement d'un barrage ; lors de crues ou de fortes pluies, des fluctuations peuvent survenir et faire monter le niveau d'environ 30 cm (Jalinoux et al., 2015). Compte tenu de cette variation faible, représentant seulement 0.3 % par rapport à la profondeur maximale du lac, il a été supposé que les débits entrants étaient égaux aux débits sortants pour la période 1850 – 2100. Cette hypothèse a été testée à partir des mesures hebdomadaires du débit entrant du Rhône (1974 – 2020), multipliées par un facteur correctif de 1.33 pour inclure la contribution des autres affluents (RMSE = 66  $\text{m}^3/\text{s}$  ; RRMSE = 10 %). Par ailleurs, les débits entrants et sortants ont été négligés dans des applications de modélisation précédentes sur le Léman (Desgué-Itier et al., 2023 ; Schwefel et al., 2016), sans que cela ne compromette la simulation de la dynamique thermique. Ainsi, tous les apports au lac ont été intégrés dans le modèle sous la forme d'un seul apport combiné.

#### Salinité, température et concentration en oxygène dissous des apports

Les mesures hebdomadaires de chlorure effectuées entre 1974 et 2020 ont été interpolées linéairement afin d'obtenir une série temporelle journalière ; ensuite, la concentration journalière moyenne en chlorure sur cette période a été calculée et répliquée pour chaque année de 1850 à 2100. Comme le Rhône représente environ 75 % du débit total entrant dans le lac, un facteur d'échelle de 1.33 a été appliqué pour tenir compte de la contribution en chlorure des autres affluents. La salinité (S, en pss) a ensuite été calculée à partir de la concentration en chlorure ( $\text{Cl}^-$ , mg/L) selon la formule suivante :

$$S = 0.0018066 \times \text{Cl}^- \quad (1)$$

La température journalière de l'eau entrante pour la période 1850 – 2100 a été estimée à l'aide du modèle air2stream, en fonction de la température de l'air et du débit entrant (Toffolon & Piccolroaz, 2015). La comparaison des températures estimées avec les mesures hebdomadaires effectuées dans le Rhône entre 1974 et 2020 a montré une RMSE de 0.66 °C et une RRMSE de 7.5 %. La concentration journalière en oxygène dissous des eaux entrantes a été estimée en fonction de la température de l'eau, en supposant une saturation à 100 % à l'entrée (Jones et al., 2018 ; Calamita et al., 2019) selon la formule suivante :

$$DO = \exp(7.71 - 1.31\ln(T + 45.93)) \quad (2)$$

où DO est la concentration d'oxygène dissous à saturation en mg/L et T est la température de l'eau en °C.

La concentration estimée en oxygène dissous (DO) des eaux entrantes a été comparée aux mesures hebdomadaires effectuées dans le Rhône entre 1974 et 2020, et un facteur correctif de 0.95 a été appliqué afin d'obtenir une meilleure correspondance avec les conditions réelles. Les indicateurs de performance (RMSE = 0.56 mg/L ; RRMSE = 12 %) ont confirmé la concordance entre les estimations et les mesures. Étant donné que la température de l'eau et l'oxygène dissous ont été estimés à partir de la température de l'air, ils ont été calculés pour les trois scénarios climatiques futurs : SSP1-RCP2.6, SSP3-RCP7.0 et SSP5-RCP8.5.

### **Entrées des nutriments**

Les concentrations journalières en ammonium, nitrate et silice réactive dans les apports ont été obtenues par interpolation linéaire entre les échantillons hebdomadaires prélevés dans le Rhône entre 1974 et 2020 (pour l'ammonium, les données étaient disponibles de 1974 à 1986). Cette méthode a été utilisée dans d'autres applications de modélisation (Burger et al., 2008 ; Özkundakci et al., 2011), mais elle peut sous-estimer l'effet des épisodes pluvieux intenses qui ne sont pas captés par le suivi de routine. Un facteur d'échelle de 1.33 a été appliqué pour tenir compte de la contribution des nutriments apportés par les autres affluents. Les concentrations journalières moyennes sur la période ont ensuite été calculées et répliquées pour chaque année de 1850 à 2100.

### **Apports de matière organique**

Le carbone organique total et dissous dans les apports a été obtenu par interpolation linéaire entre les échantillons hebdomadaires prélevés dans le Rhône entre 1974 et 2020. Un facteur d'échelle de 1.33 a été appliqué pour prendre en compte la contribution des apports en nutriments des autres affluents, et les concentrations journalières moyennes sur la période ont été calculées puis répliquées de 1850 à 2100. Le carbone organique particulaire a été estimé comme suit :

$$POC = TOC - DOC \quad (3)$$

En l'absence de mesures de terrain sur l'azote organique, celui-ci a été calculé à partir des concentrations en nutriments inorganiques et a été réparti en fractions dissoutes (D) et particulières (P) selon :

$$DON \text{ or } PON = (TN - NH_4 - NO_3)/2 \quad (4)$$

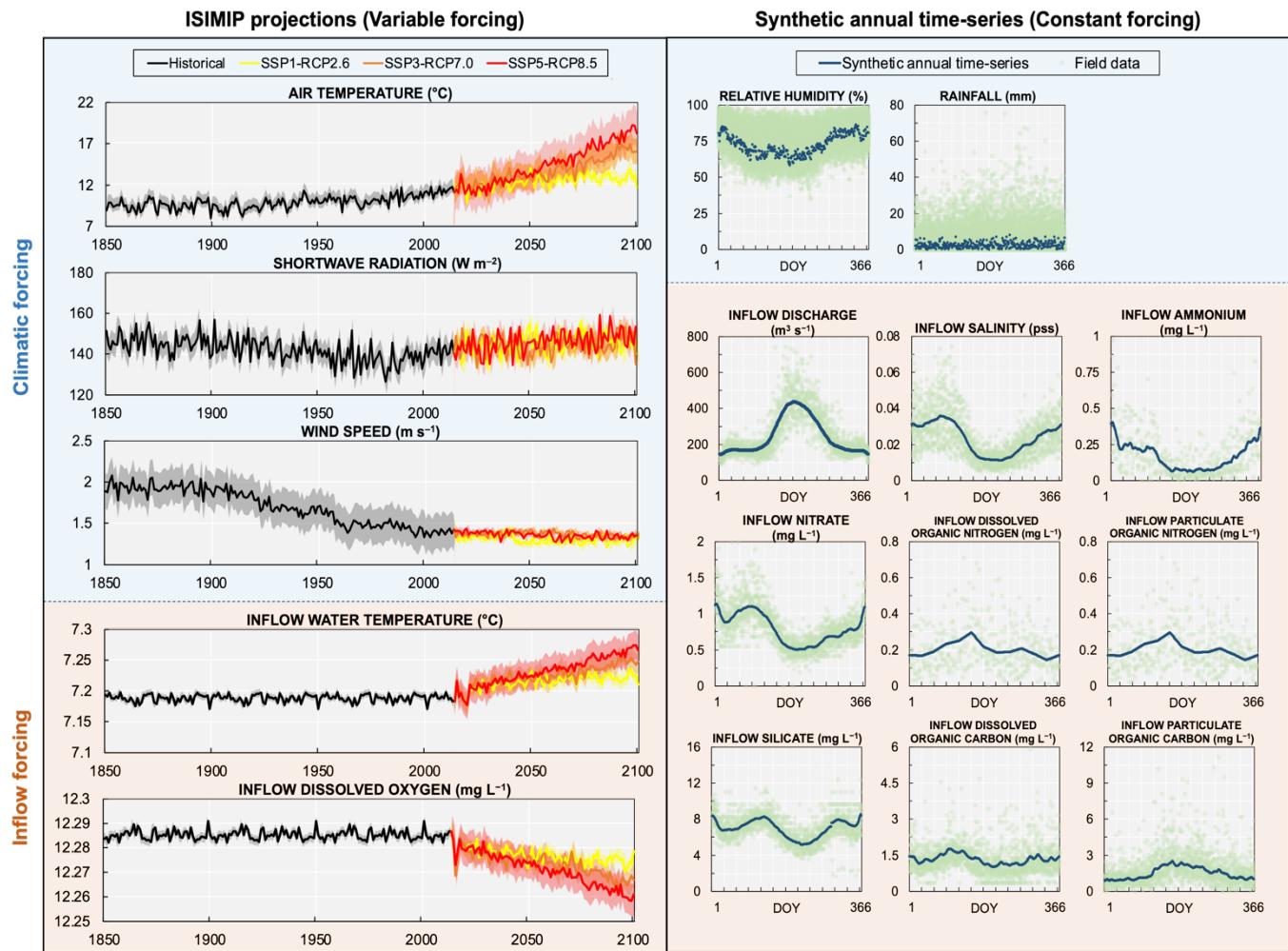


Figure S3 : Données d'entrée climatiques (fond bleu) et d'apport (fond orange) utilisées comme forçages dans le modèle GLM-AED2 appliqué au lac Léman de 1850 à 2100, basées sur les projections ISIMIP pour les forçages variables et sur des séries temporelles annuelles synthétiques pour les forçages constants. La zone ombrée dans les panneaux de gauche représente  $\pm 1$  écart-type ( $\pm 1$  SD).

Figure S3 : Climate input data (blue background) and input data (orange background) used as forcings in the GLM-AED2 model applied to Lake Geneva from 1850 to 2100, based on ISIMIP projections for variable forcings and synthetic annual time series for constant forcings. The shaded area in the left panels represents  $\pm 1$  standard deviation ( $\pm 1$  SD).

*Tableau S1 : Méthodes appliquées pour les reconstructions à long terme des données de forçage du modèle pour les simulations historiques et les projections futures.*

*Table S1 : Methods applied for long-term reconstructions of model forcing data for historical simulations and future projections.*

Forçage	Reconstruction historique	Projections futures
<i>Débit entrant / Débit sortant</i>	Le débit entrant a été supposé égal au débit sortant, en raison d'une faible variation du niveau du lac (0.3 %). Interpolation linéaire des débits mensuels sortants. RéPLICATION DES MOYENNES JOURNALIÈRES CHAQUE ANNÉE POUR LA PÉRIODE 1850 – 2014.	Pour isoler les effets du forçage climatique futur directement sur le lac, le débit a été maintenu constant.
<i>Salinité de l'affluent</i>	Interpolation linéaire des concentrations mensuelles en chlorures. Application d'un facteur d'échelle de 1.33 pour prendre en compte la contribution des autres affluents. La salinité a été déterminée selon la relation:  Salinité (ppt) = 0.0018066 × Cl <sup>-</sup> (mg/L) RéPLICATION DES MOYENNES JOURNALIÈRES CHAQUE ANNÉE POUR LA PÉRIODE 1850 – 2014.	Adoption des moyennes journalières répliquées pour la période 2015 – 2100.
<i>Température de l'affluent</i>	ESTIMÉE PAR LE MODÈLE <i>air2stream</i> EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE DE L'AIR ET DU DÉBIT ENTRANT POUR LA PÉRIODE 1850 – 2100.	
<i>Oxygène de l'affluent</i>	ESTIMÉ EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE DE L'EAU, EN SUPPOSANT UNE SATURATION À 100 % À L'ENTRÉE, POUR LA PÉRIODE 1850 – 2100, SELON LA FORMULE :	
	$DO = \exp(7.71 - 1.31\ln(T + 45.93))$	
<i>Ammonium entrant</i>		
<i>Nitrate entrant</i>	INTERPOLATION LINÉAIRE ENTRE LES MESURES HEBDOMADAIRES. UN FACTEUR D'ÉCHELLE DE 1.33 A ÉTÉ APPLIQUÉ POUR PRENDRE EN COMPTE LES APPORTS DES AUTRES AFFLUENTS. RÉPLICATION DES MOYENNES JOURNALIÈRES CHAQUE ANNÉE POUR LA PÉRIODE 1850 – 2014.	RÉPLICATION DES MOYENNES JOURNALIÈRES CHAQUE ANNÉE POUR LA PÉRIODE 2015 – 2100.
<i>Silice réactive entrante</i>		
<i>Carbone organique dissous entrant</i>		
<i>Carbone organique total entrant</i>		
<i>Azote total entrant</i>		
<i>Carbone organique particulaire entrant</i>	CALCULÉ COMME SUIT :  $POC = TOC - DOC$	
<i>Azote organique dissous entrant</i>	CALCULÉ À PARTIR DES CONCENTRATIONS EN AZOTE TOTAL ET EN AZOTE INORGANIQUE SELON LA FORMULE:	
<i>Azote organique particulaire entrant</i>	$DON \text{ or } PON = (TN - NH_4 - NO_3)/2$	

### Description du modèle hydrodynamique et biogéochimique

La concentration en oxygène et la dynamique de l'hypoxie ont été simulées dans cette étude à l'aide du modèle Aquatic Eco-dynamics (AED2), un modèle de pointe récemment appliqué à des lacs dans le monde entier (Farrell et al., 2020 ; Weng et al., 2020 ; Fenocchi et al., 2019 ; Ladwig et al., 2020 ; Bucak et al., 2018). Il a été choisi car il intègre les principaux processus liés à la dynamique de la qualité de l'eau, dépendant à la fois du contexte climatique et des charges en nutriments, ce qui le rend bien adapté à l'étude des impacts de l'eutrophisation et du changement climatique sur les processus internes des lacs.

Le modèle AED2 doit être couplé à un modèle physique (hydrodynamique) hôte pour prendre en compte le rôle de la stratification thermique et du mélange vertical dans la dynamique de l'écosystème lacustre. Nous avons utilisé le modèle unidimensionnel (1D) General Lake Model (GLM), reconnu pour reproduire avec précision la dynamique du mélange dans les lacs couvrant une large gamme de latitudes, zones climatiques et propriétés morphométriques (Bruce et al., 2018).

La dimension unidimensionnelle était nécessaire pour cette étude à long terme en raison de son faible coût informatique. Bien que certains processus, tels que le refroidissement différentiel ou les écoulements sous-fluviaux, incitent à utiliser des modèles tridimensionnels (3D) ou, dans certains cas, bidimensionnels (2D) dans les grands lacs profonds, où les conditions hydro-météorologiques sont hétérogènes sur de vastes surfaces d'eau, les modèles 1D peuvent suffire à représenter la dynamique à long terme. Ils constituent un bon compromis entre précision et coût informatique, facilitant ainsi la mise en œuvre, la calibration et la simulation du modèle, notamment à haute résolution spatiale (Gaillard et al., 2022).

Notamment, les modèles 1D ont prouvé qu'ils constituaient un compromis viable pour représenter la physique capable de reproduire avec une précision raisonnable le régime thermique des lacs péréalpins (Dresti et al., 2021). Plus particulièrement pour le lac Léman, il a été démontré que les modèles 1D sont applicables au-delà des seules études de processus physiques, et qu'ils sont suffisants pour réaliser des modélisations axées sur les effets, par exemple sur la qualité de l'eau dans un contexte de changement climatique (Perroud et al., 2009).

Le modèle hydrodynamique GLM a été précédemment appliqué pour réaliser des simulations hydrodynamiques à long terme dans le lac Léman de 1850 à 2100 et a reproduit avec précision les processus thermiques après calibration et validation, avec une bonne concordance avec les observations (RMSE de 1.02 °C pour le profil complet et 0,57 °C pour l'hypolimnion) (Desgué-Itier et al., 2023). En résumé, le GLM adopte un schéma lagrangien flexible composé de couches horizontales homogènes, dont l'épaisseur varie dynamiquement en fonction du gradient vertical de densité dans la colonne d'eau. Dans le domaine du lac, le modèle calcule un bilan énergétique qui compare l'énergie cinétique disponible à l'énergie potentielle interne de la colonne d'eau (Hipsey et al., 2019). Le profil vertical de température fourni par le GLM est utilisé en entrée par le modèle AED2 à chaque pas de temps de la simulation pour le calcul des processus chimiques et biologiques dépendants de la température ; ensuite, l'AED2 peut rétroagir sur les conditions du modèle hydrodynamique en modifiant le coefficient d'extinction de la lumière.

Le modèle AED2 est une bibliothèque d'équations pour la simulation de l'écodynamique aquatique, c'est-à-dire la qualité de l'eau, la biogéochimie aquatique, l'habitat biotique et la dynamique des écosystèmes aquatiques (Hipsey, 2022). Il se compose de nombreux modules pouvant être reliés par des dépendances variables spécifiques afin de représenter les processus biogéochimiques aquatiques les plus pertinents, notamment les cycles du carbone, de l'azote, du phosphore, de l'oxygène, de la matière organique, ainsi que différents groupes fonctionnels de phytoplancton et zooplancton. Les variables d'état définies dans chaque module sont soumises au transport et à la conservation de la masse, ce qui permet de quantifier des interactions difficiles à déduire uniquement à partir des données d'observation. Grâce à sa flexibilité, ce modèle peut être appliqué à différentes échelles (de modèles boîtes 0D à des modèles 3D) et contextes (zones humides, lacs, réservoirs, rivières, estuaires). Une description détaillée des équations des processus, des variables d'état et des paramètres du modèle est disponible dans les manuels d'application du GLM (Hipsey et al., 2019) et de l'AED2 (Hipsey, 2022).

### **Configuration du modèle**

Le modèle GLM-AED2 (GLM : v.3.1.1, AED2 : v.2.0) a été exécuté avec un pas de temps horaire du 1<sup>er</sup> janvier 1850 au 31 décembre 2020. Une simulation continue sur toute cette période a été réalisée afin d'assurer le transfert annuel de la chaleur stockée dans l'hypolimnion entre les brassages complets. Le modèle a été configuré pour simuler la dynamique de l'oxygène dissous, des nutriments inorganiques (carbone, azote et phosphore), de la silice, de la matière organique (particulaire et dissoute) et du phytoplancton. Les principaux processus biogéochimiques dans la colonne d'eau ont été représentés : flux entre l'interface eau-sédiment, charge interne en phosphore, minéralisation de la matière organique dissoute, hydrolyse de la matière organique particulaire, sédimentation de la matière organique particulaire, nitrification et dénitrification. Par ailleurs, le modèle calcule la production primaire, la respiration, le mouvement vertical, l'excrétion et la mortalité du phytoplancton en fonction des limitations en nutriments, température et lumière. La composition du phytoplancton était limitée à un seul groupe représentant la biomasse totale. La configuration du modèle GLM, préalablement calibré et validé (Desgué-Itier et al., 2023), a été adoptée et tous les paramètres de l'AED2 ont été fixés à leurs valeurs par défaut (Hipsey, 2022). Étant donné que les conditions initiales des variables d'état en 1850 étaient inconnues, les valeurs initiales des nutriments, de la matière organique et de la chlorophylle-a ont été fixées à zéro, tandis que le profil vertical initial de l'oxygène dissous a été défini à partir de la moyenne des mesures de terrain (1957 – 2020). Le logiciel statistique R 4.1.2 a été utilisé pour simuler et analyser les résultats du modèle.

### **Calibration et validation du modèle**

La procédure de modélisation a suivi des techniques standards bien établies, à savoir une calibration basée sur des données de terrain sur une période représentative, suivie d'une validation avec un jeu de données indépendant (Hipsey et al., 2020). Le modèle GLM-AED2 a été calibré sur une période de 10 ans, du 1<sup>er</sup> janvier 1992 au 31 décembre 2001, en utilisant toutes les mesures disponibles sur le profil vertical de la colonne d'eau. Cette période de 10 ans a été jugée suffisante pour capturer la variabilité interannuelle du climat et des nutriments. Dans le cadre de notre approche associant modélisation lacustre et données paléolimnologiques, nous avons sélectionné comme variables d'état clés pour la calibration et la validation celles disposant de séries paléolimnologiques longues : le phosphore total, l'oxygène dissous, la chlorophylle-a et le carbone organique total (TOC), ainsi que la température de l'eau qui avait déjà fait l'objet d'une calibration (Desgué-Itier et al., 2023). Les valeurs initiales des paramètres du modèle et leurs plages typiques ont été dérivées des valeurs par défaut de la littérature (Hipsey, 2022). La calibration spécifique au lac (Tableau S2) s'est concentrée sur des paramètres liés à :

1. Flux d'oxygène et de phosphore à l'interface sédiment-eau : flux sédimentaire d'oxygène et de phosphore ( $F_{sed\_oxy}$ ,  $F_{sed\_frp}$ ), concentration à demi-saturation contrôlant ces flux ( $K_{sed\_oxy}$ ,  $K_{sed\_frp}$ ), coefficient d'Arrhenius pour la température appliqué au flux de phosphore sédimentaire ( $\theta_{sed\_frp}$ ) ;
2. Taux de transformation de la matière organique : coefficient d'Arrhenius pour la minéralisation ( $\theta_{minerl}$ ), taux de minéralisation de la matière organique dissoute ( $R_{dom}$ ), taux d'hydrolyse de la matière organique particulaire ( $R_{poc\_hydrol}$ ,  $R_{pon\_hydrol}$ ,  $R_{pop\_hydrol}$ ) ;
3. Croissance et mortalité du phytoplancton : taux de croissance maximal ( $R_{growth}$ ), températures standard, maximale et optimale ( $T_{std}$ ,  $T_{opt}$ ,  $T_{max}$ ), coefficient d'atténuation spécifique ( $K_{ePHY}$ ), constante à demi-saturation pour la limitation lumineuse de la croissance ( $I_K$ ), taux de respiration/métabolisme ( $R_{resp}$ ), coefficient d'Arrhenius pour la respiration du phytoplancton ( $\theta_{resp}$ ), fraction de la production primaire perdue par exudation ( $f_{pr}$ ), fraction des pertes métaboliques sous forme de respiration vraie et de matière organique dissoute ( $k_{fres}$  et  $k_{fdom}$ ).

Nous avons utilisé un ensemble de paramètres génériques pour représenter le nitrate, l'ammonium et la silice, car ces éléments n'étaient pas l'objet principal de cette analyse.

Tableau S2 : Les paramètres AED sélectionnés, leur valeur initiale, leur plage typique et leur valeur calibrée.

Table S2 : Selected AED parameters, their initial value, typical range, and calibrated value.

Symbol	Description	Valeur initiale	Intervalle	Valeur assignée
<b>Oxygène</b>				
Fsed_oxy	Flux de sédimentation pour l'oxygène dissous à 20 °C (mmol/m²/j)	-6	-300 – 300	-40.0
Ksed_oxy	Concentration d'oxygène à demi-saturation contrôlant le flux d'oxygène (mmol/m³)	20	20 – 100	100
<b>Phosphore</b>				
Fsed_frp	Flux de sédimentation pour le phosphore réactif filtrable à 20 °C (mmol/m²/j)	0.125	-30 – 30	0.001
Ksed_frp	Concentration de demi-saturation contrôlant le flux de phosphore réactif filtrable (mmol/m³)	20	20 – 100	20
theta_sed_frp	Multiplicateur de température Arrhenius pour flux de phosphore réactif filtrable dans les sédiments	1.08	1.0 – 1.2	1.001458
<b>Matière organique</b>				
Rdom_minerl	Taux de minéralisation de la matière organique dissoute à 20 °C (/j)	0.01	0.0001 – 0.5	0.002
Rpoc_hydol	Taux d'hydrolyse du carbone organique particulaire à 20 °C (/j)	0.01	0.0001 – 0.5	0.03
Rpon_hydol	Taux d'hydrolyse de l'azote organique particulaire à 20 °C (/j)	0.01	0.0001 – 0.5	0.008
Rpop_hydol	Taux d'hydrolyse du phosphore organique particulaire à 20 °C (/j)	0.01	0.0001 – 0.5	0.0009
theta_minerl	Multiplicateur de température Arrhenius pour la minéralisation	1.08	1.0 – 1.2	1.012966
<b>Phytoplancton</b>				
R_growth	Taux de croissance maximal du phytoplancton à 20 °C (/j)	3.1	0.6 – 4.0	1.9
theta_std	Température standard (°C)	18.0	15.0 – 24.0	18.0
theta_opt	Température optimale (°C)	28.0	9.0 – 30.0	21.0
theta_max	Température maximale (°C)	39.0	18.0 – 40.0	32.0
KePHY	Coefficient d'atténuation spécifique (mmol/m²/j)	0.00408	0.0001 – 0.005	0.00408
I_K	Constante de demi-saturation pour la limitation de la croissance par la lumière (W/m²)	100	10 – 100	100
R_resp	Taux respiratoire maximal du phytoplancton à 20 °C (/j)	0.02	0.01 – 0.20	0.075
theta_resp	Multiplicateur de température Arrhenius pour la respiration	1.08	1.0 – 1.2	1.2
f_pr	Fraction de la production primaire perdue à cause de l'exsudation	0.025	0.002 – 0.1	0.075
k_fres	Fraction de la perte métabolique qui est la respiration véritable	0.1	0.1 – 0.6	0.6
k_fdom	Fraction de la perte métabolique qui est constituée de matière organique dissoute	0.3	0.05 – 0.3	0.3

Une combinaison de techniques de calibration manuelle et automatique a été appliquée afin d'améliorer la reproductibilité de l'amplitude, des dynamiques saisonnières et du moment des pics pour les variables sélectionnées. Dans un premier temps, les valeurs des paramètres ont été ajustées manuellement pour améliorer le comportement général du modèle et restreindre l'espace des paramètres ; puis, dans un second temps, l'algorithme d'optimisation CMA-ES (Covariance Matrix Adaptation Evolution Strategy (Hansen, 2016)) a été utilisé pour certains paramètres afin de minimiser l'erreur quadratique moyenne (RMSE) entre les données simulées et observées.

Compte tenu du caractère intégrateur de cette étude, les sorties du modèle pour le phosphore total (TP), l'oxygène dissous (DO), la chlorophylle-a (chl-a) et le carbone organique total (TOC) ont été comparées aux mesures de terrain pour des couches intégrées de l'épilimnion (0 – 30 m) et de l'hypolimnion profond (270 – 300 m), plutôt qu'à des profondeurs discrètes. Les paramètres du modèle ont été calibrés de manière itérative, puis figés avant de passer à l'étape suivante, selon l'ordre suivant : phosphore total, oxygène dissous, carbone organique total, puis chlorophylle-a. La calibration a été réalisée sur 300 itérations pour chaque variable. Cette démarche de calibration est conforme à d'autres études de modélisation des écosystèmes aquatiques (Ladwig et al., 2021 ; Fenocchi et al., 2019 ; Mi et al., 2020).

Les paramètres calibrés ont ensuite été validés à l'aide des données de terrain restantes sur les périodes 1957–1991 et 2002 – 2020. Les périodes antérieures et postérieures à la période de calibration ont été utilisées pour valider le modèle, afin de le soumettre à des conditions écologiques contrastées.

#### **Validation du modèle pour les tendances long terme**

Après la calibration et la validation du modèle à une échelle temporelle fine à partir des données de terrain, les concentrations modélisées de phosphore total (TP) et d'oxygène ont été comparées qualitativement aux données paléolimnologiques afin d'évaluer la capacité du modèle à reproduire la tendance à long terme sur la période 1860 – 2018, en termes d'amplitude, de synchronisation et de dynamique. La première décennie de simulation (1850 – 1860) a été considérée comme une période de préchauffage, durant laquelle les sorties du modèle n'ont pas été analysées.

Une évaluation quantitative des performances n'a pas été possible, car les concentrations mesurées dans les sédiments ne peuvent pas être directement traduites en concentrations dans la colonne d'eau. Le proxy paléolimnologique du volume hypoxique reflète en effet une combinaison entre la durée et l'intensité des conditions de faible teneur en oxygène dans les eaux profondes, plutôt qu'un simple dépassement d'un seuil de concentration.

---

## **RESULTATS**

### **Performance du modèle**

Sept indicateurs ont été calculés pour quantifier les écarts entre les mesures in situ et les résultats de modélisation : l'erreur quadratique moyenne (RMSE), l'erreur quadratique moyenne relative (RRMSE), l'erreur absolue moyenne (MAE), l'erreur absolue moyenne normalisée (NMAE), le coefficient de détermination ( $R^2$ ), le biais, et l'efficacité de Nash-Sutcliffe (NSE).

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (S_i - O_i)^2} \quad (5)$$

$$RRMSE = \frac{RMSE}{|\max(O) - \min(O)|} \quad (6)$$

$$MAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |S_i - O_i| \quad (7)$$

$$NMAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{|S_i - O_i|}{O_i} \quad (8)$$

$$R^2 = \frac{[\sum_{i=1}^n (S_i - \bar{S})(O_i - \bar{O})]^2}{[\sum_{i=1}^n (S_i - \bar{S})^2 \sum_{i=1}^n (O_i - \bar{O})^2]} \quad (9)$$

$$BIAS = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (S_i - O_i) \quad (10)$$

$$NSE = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (S_i - O_i)^2}{\sum_{i=1}^n (O_i - \bar{O})^2} \quad (11)$$

Où  $\bar{O}$  et  $S$  représentent respectivement les mesures observées et les données simulées moyennées en profondeur dans l'épilimnion (0 – 30 m) et dans l'hypolimnion profond (270 – 300 m) ;  $\bar{S}$  et  $\bar{\bar{O}}$  sont leurs valeurs moyennes respectives ; et  $n$  correspond au nombre de campagnes de terrain sur la période considérée. Des niveaux de confiance appropriés pour juger de la performance du modèle sont généralement établis avec une RMSE inférieure à 3 mg/L pour l'oxygène dissous (DO), une RRMSE inférieure à 50 % pour le carbone organique total (TOC) et inférieure à 100 % pour la chlorophylle-a (Chl-a) (Soulignac et al., 2019).

Les métriques de performance étaient meilleures lorsque les concentrations journalières moyennes sur l'ensemble du lac étaient comparées. La RMSE pour le phosphore total (TP), l'oxygène dissous (DO) et le carbone organique total (TOC) était respectivement de 11.28 µg/L, 1.70 mg/L et 0.29 mg/L sur l'ensemble de la période de simulation disposant de données de terrain pour comparaison (1957 – 2020 ; Tableau S3). L'ajustement moyen était meilleur dans l'hypolimnion que dans l'épilimnion pour les concentrations simulées de TP et DO. Le modèle a prédit la chlorophylle-a avec une MAE de 3.28 µg/L et une RRMSE de 0.21 dans l'épilimnion. Les résultats démontrent que la simulation des variables d'état ciblées par le modèle reste dans l'ordre de grandeur des concentrations mesurées in situ, à la fois dans l'épilimnion et dans l'hypolimnion profond entre 1957 et 2020, bien que le modèle ait capté une variabilité moindre du DO dans l'épilimnion et présente une tendance systématique à sous-estimer les concentrations de TOC en profondeur.

### ***Fiabilité du modèle et limites***

La procédure de modélisation a suivi des techniques standard bien établies, à savoir une calibration basée sur des mesures de terrain sur une période représentative et une validation contre un jeu de données indépendant (Hipsey et al., 2020), conformément à d'autres études de modélisation des écosystèmes aquatiques (Ladwig et al., 2021 ; Fenocchi et al., 2019 ; Mi et al., 2020), en s'appuyant sur des comparaisons avec des mesures collectées au point le plus profond du lac sur une période de 64 ans (1957 – 2020 (Rimet et al., 2015)). Pour tester la robustesse du modèle, des périodes antérieures et postérieures à celle de calibration ont été utilisées pour la validation, afin de l'évaluer dans des contextes écologiques contrastés. Certaines erreurs de performance étaient inférieures aux niveaux de confiance généralement acceptés (RMSE < 3 mg/L pour l'oxygène dissous, RRMSE < 50 % pour le COT et le phosphore total, et < 100 % pour la chlorophylle-a (Soulignac et al., 2019), tandis que d'autres métriques (ex. coefficient de détermination, efficacité de Nash-Sutcliffe) affichaient des valeurs relativement élevées par rapport à d'autres études, souvent réalisées à court terme. Cela s'explique par le fait que la majorité de ces études portent sur des échelles temporelles plus courtes (Soares & Calijuri, 2021) et sur des systèmes moins soumis à une variabilité importante des nutriments (TP variant de 10 à 90 µg/L), ce qui facilite en général la capacité du modèle à reproduire la dynamique des écosystèmes.

On peut en conclure que notre approche simplifiée ne permet pas au modèle de représenter avec précision certains processus de court terme. Toutefois, le choix des métriques de performance dépend fortement de l'objectif de la modélisation ; dans notre cas, les métriques traditionnelles utilisées pour l'évaluation de modèles à court terme ne sont pas adaptées pour juger de la capacité du modèle à reproduire des dynamiques à long terme. Pour cette raison, une analyse complémentaire a été menée afin d'évaluer quantitativement la capacité du modèle à reproduire la dynamique de l'oxygène dissous dans l'hypolimnion profond à long terme, cœur de la présente étude. Des fonctions de distribution cumulée (CDF) des concentrations modélisées et mesurées ont été comparées pour décrire la distribution des concentrations d'oxygène, indiquant un bon accord dans la fréquence d'occurrence des valeurs (Figure S4a). En complément, l'analyse des quantiles simulés et observés montre un coefficient de détermination aussi élevé que 0,993 (Figure S4b). Ces résultats confirment que, bien que le modèle ne soit pas adapté à la représentation de certains processus à court terme, il montre des performances satisfaisantes pour la modélisation des dynamiques à l'échelle décennale. Par exemple, le modèle reproduit correctement les cycles de recharge en oxygène dissous observés à long terme dans le fond du lac, caractérisés par une réoxygénération à la suite de brassages complets suivie d'une consommation progressive sous stratification thermique marquée (Figure S5).

Tableau S3 : Métriques de performance des concentrations modélisées de phosphore total, d'oxygène dissous, de carbone organique total et de chlorophylle-a comparées aux mesures de terrain dans l'épilimnion et l'hypolimnion, durant les périodes de calibration, de validation, ainsi que sur l'ensemble de la période de simulation disposant de données de terrain pour comparaison. RMSE : erreur quadratique moyenne ; RRMSE : erreur quadratique moyenne relative ; MAE : erreur absolue moyenne ; NMAE : erreur absolue moyenne normalisée ; R<sup>2</sup> : coefficient de détermination ; biais : écart systématique ; NSE : coefficient d'efficacité de Nash-Sutcliffe.

Table S3 : Performance metrics for modeled concentrations of total phosphorus, dissolved oxygen, total organic carbon, and chlorophyll-a compared to field measurements in the epilimnion and hypolimnion during the calibration and validation periods, as well as over the entire simulation period for which field data were available for comparison. RMSE: root mean square error; RRMSE: relative root mean square error; MAE: mean absolute error; NMAE: normalized mean absolute error; R<sup>2</sup>: coefficient of determination; bias: systematic deviation; NSE: Nash-Sutcliffe efficiency coefficient.

	Cal.	Val.	Compl.	Cal.	Val.	Compl.	Cal.	Val.	Compl.
<i>TP épilimnion</i>				<i>TP hypolimnion</i>			<i>TP total lac</i>		
RMSE ( $\mu\text{g/L}$ )	34.59	29.40	30.08	21.79	24.95	22.90	<b>5.61</b>	<b>12.29</b>	<b>11.28</b>
RRMSE	0.97	0.18	0.18	0.21	0.07	0.06	<b>0.12</b>	<b>0.08</b>	<b>0.07</b>
MAE ( $\mu\text{g/L}$ )	32.65	24.51	25.78	17.06	17.57	16.06	<b>4.69</b>	<b>7.90</b>	<b>7.26</b>
NMAE	2.17	1.22	1.39	0.17	0.33	0.29	<b>0.10</b>	<b>0.20</b>	<b>0.18</b>
R <sup>2</sup>	0.07	0.54	0.51	0.33	0.62	0.62	<b>0.59</b>	<b>0.82</b>	<b>0.81</b>
Bias ( $\mu\text{g/L}$ )	32.65	4.89	3.92	-14.41	-0.70	-0.56	<b>0.63</b>	<b>3.23</b>	<b>2.72</b>
NSE	-10.75	-0.63	-0.98	-0.18	0.53	0.54	<b>0.98</b>	<b>0.87</b>	<b>0.89</b>
<i>DO épilimnion</i>				<i>DO hypolimnion</i>			<i>DO total lac</i>		
RMSE (mg/L)	2.09	1.73	1.79	1.91	2.87	2.74	<b>2.43</b>	<b>1.48</b>	<b>1.70</b>
RRMSE	0.39	0.26	0.26	0.29	0.27	0.25	<b>0.63</b>	<b>0.25</b>	<b>0.28</b>
MAE (mg/L)	1.77	1.41	1.46	1.78	2.41	2.34	<b>2.43</b>	<b>1.26</b>	<b>1.44</b>
NMAE	0.19	0.14	0.15	0.49	0.59	0.64	<b>0.31</b>	<b>0.15</b>	<b>0.18</b>
R <sup>2</sup>	0.11	0.02	0.03	0.44	0.001	0.02	<b>0.03</b>	<b>0.17</b>	<b>0.12</b>
Bias (mg/L)	1.59	1.00	1.10	-0.33	0.46	0.58	<b>2.24</b>	<b>1.14</b>	<b>1.35</b>
NSE	-2.65	-10.59	-1.62	-0.40	-4.53	-0.68	<b>-8.23</b>	<b>-6.45</b>	<b>-1.56</b>
<i>TOC épilimnion</i>				<i>TOC hypolimnion</i>			<i>TOC total lac</i>		
RMSE (mg/L)	0.39	0.39	0.39	0.79	0.57	0.63	<b>0.27</b>	<b>0.29</b>	<b>0.29</b>
RRMSE	0.19	0.22	0.19	0.46	0.28	0.31	<b>0.18</b>	<b>0.16</b>	<b>0.16</b>
MAE (mg/L)	0.35	0.29	0.30	0.75	0.50	0.56	<b>0.20</b>	<b>0.24</b>	<b>0.23</b>
NMAE	0.29	0.29	0.29	0.78	0.59	0.64	<b>0.18</b>	<b>0.26</b>	<b>0.24</b>
R <sup>2</sup>	0.17	0.13	0.15	0.16	0.01	0.04	<b>0.05</b>	<b>0.04</b>	<b>0.06</b>
Bias (mg/L)	0.17	0.06	0.09	-0.74	-0.48	-0.54	<b>-0.14</b>	<b>-0.14</b>	<b>-0.14</b>
NSE	-2.13	-1.62	-0.23	-13.87	-6.54	-6.31	<b>-0.99</b>	<b>-1.34</b>	<b>-0.29</b>
<i>Chl-a épilimnion</i>									
RMSE ( $\mu\text{g/L}$ )	<b>5.09</b>	<b>4.18</b>	<b>4.38</b>						
RRMSE	<b>0.30</b>	<b>0.20</b>	<b>0.21</b>						
MAE ( $\mu\text{g/L}$ )	<b>3.81</b>	<b>2.98</b>	<b>3.28</b>						
NMAE	<b>1.20</b>	<b>1.03</b>	<b>1.07</b>						
R <sup>2</sup>	<b>0.04</b>	<b>0.11</b>	<b>0.09</b>						
Bias ( $\mu\text{g/L}$ )	<b>1.50</b>	<b>0.78</b>	<b>1.11</b>						
NSE	<b>-1.27</b>	<b>-0.92</b>	<b>-1.29</b>						

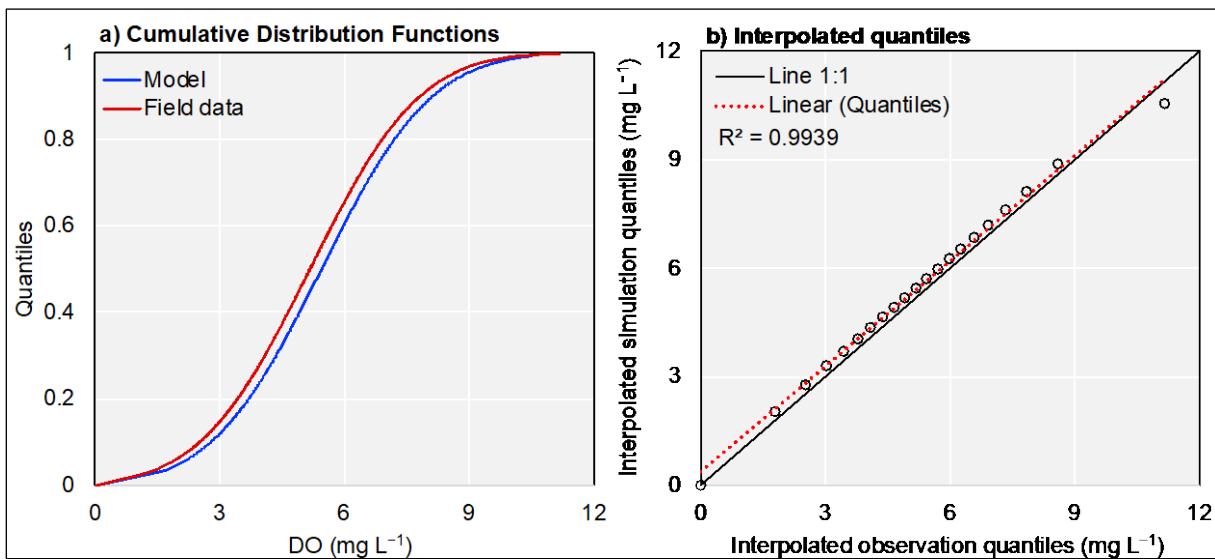


Figure S4 : Analyse complémentaire des performances du modèle pour la concentration en oxygène dissous dans l'hypolimnion profond : a) Fonctions de distribution cumulée des concentrations modélisées et des mesures sur le terrain. b) Corrélation entre les quantiles simulés interpolés et observés.

Figure S4 : Additional analysis of model performance for dissolved oxygen concentration in the deep hypolimnion : a) Cumulative distribution functions of modeled concentrations and field measurements. b) Correlation between simulated interpolated and observed quantiles.

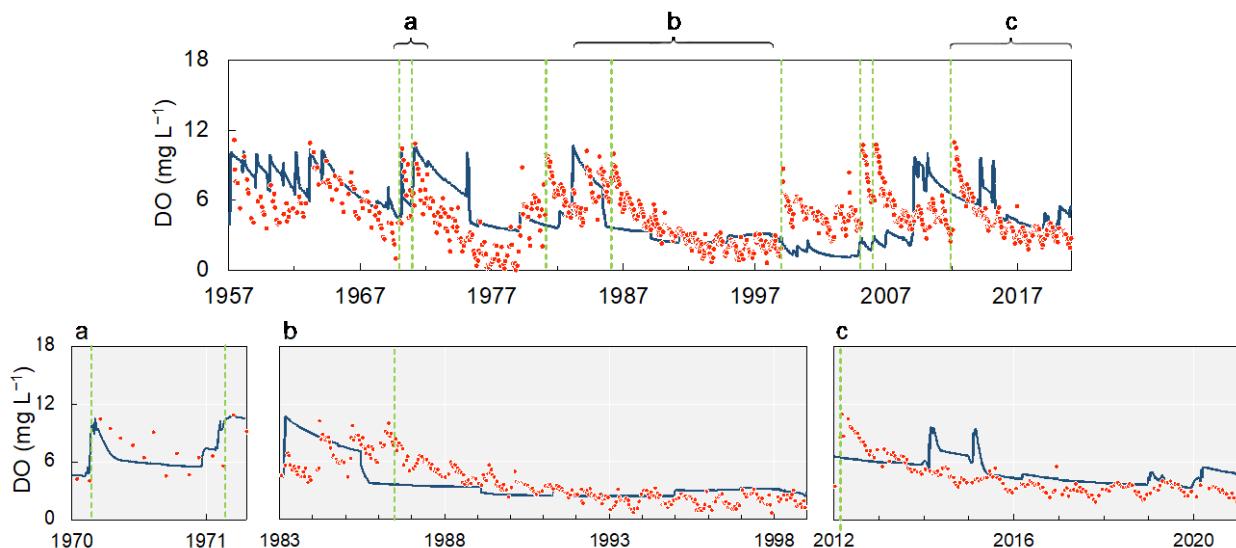


Figure S5 : Simulation de l'oxygène dissous (ligne bleue) comparée aux mesures sur le terrain (points rouges) dans l'hypolimnion profond moyené en profondeur (270–300 m) de 1957 à 2020. Les événements de mélange complet (Gaillard et al., 2022) sont représentés par des lignes vertes.

Figure S5 : Simulation of dissolved oxygen (blue line) compared to field measurements (red dots) in the deep hypolimnion averaged at depth (270–300 m) from 1957 to 2020. Complete mixing events (Gaillard et al., 2022) are represented by green lines.

L'évaluation des performances du modèle à représenter l'oxygène au fond et le régime d'hypoxie à différentes échelles temporelles confirme la fiabilité du cadre méthodologique pour fournir des tendances modélisées robustes à long terme de l'oxygène au fond, en termes de comportement général, d'amplitude et de temporalité. La capacité du modèle couplé GLM-AED2 à reproduire l'oxygène profond dans le lac Léman à l'échelle saisonnière, décennale et centennale est résumée dans la Figure S6.

Les écarts entre les résultats modélisés et les données observées sont principalement attribués à l'incapacité du module hydrodynamique à reproduire le timing des brassages profonds en utilisant les projections climatiques ISIMIP, au lieu des séries météorologiques issues d'une station proche, car la dynamique de l'oxygène au fond du lac est fortement liée à la survenue d'événements stochastiques de brassage profond.

Néanmoins, le modèle couplé GLM-AED2 a pu saisir d'importantes transitions à long terme de l'oxygène au fond du lac Léman à l'échelle décennale. Par exemple, il a correctement prévu les motifs récurrents à long terme d'oxygène dissous au fond du lac, comme la recharge décennale en oxygène après des événements de brassage complet, suivie d'une consommation sous stratification thermique bien établie.

Enfin, même si le modèle n'est pas adapté pour représenter avec précision certains processus à court terme, il constitue néanmoins un outil robuste pour décrire adéquatement l'évolution à long terme du régime d'hypoxie dans le lac sur 250 ans, ce qui représentait un manque particulièrement critique dans la recherche lacustre. Pour répondre de manière adaptative avec succès, notre compréhension des risques futurs doit intégrer ces incertitudes (John et al., 2020).

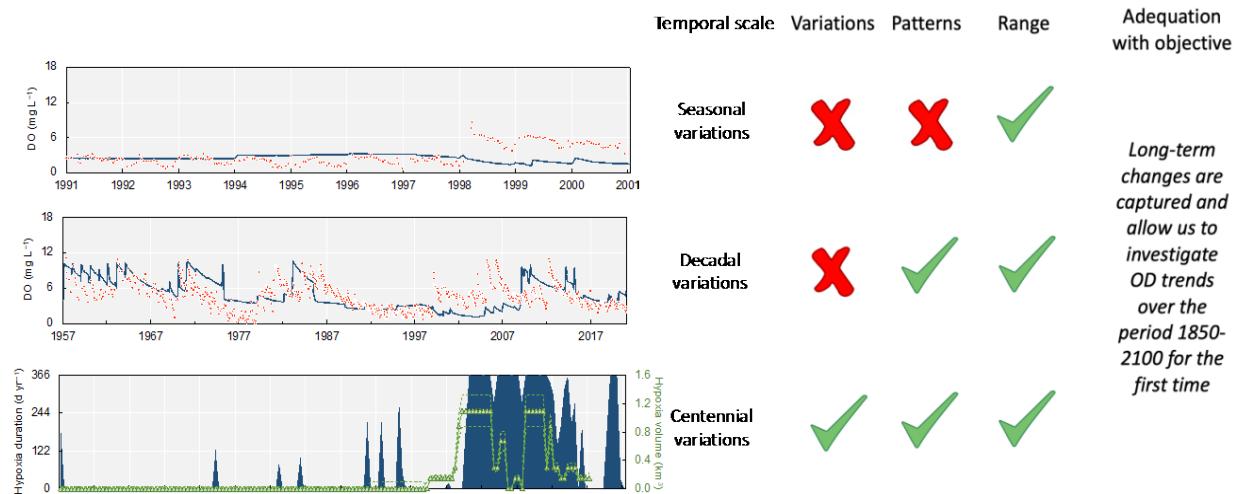


Figure S6 : Résumé de la capacité du modèle GLM-AED2 à reproduire l'oxygène en profondeur dans le lac Léman aux échelles temporelles saisonnière, décennale et centennale. Les symboles verts indiquent que la dynamique de l'oxygène est bien simulée.

Figure S6 : Summary of the GLM-AED2 model's ability to reproduce oxygen at depth in Lake Geneva at seasonal, decadal, and centennial time scales. Green symbols indicate that oxygen dynamics are well simulated.

## BIBLIOGRAPHIE

- Rimet, F. et al. The Observatory on Lakes (OLA) database: Sixty years of environmental data accessible to the public. *International Journal of Limnology* (2015) doi:10.4081/jlimnol.2020.1944i.
- Eawag & FOEN. NADUF - National long-term surveillance of Swiss rivers (2022-1) (Version 2022-1) [Data set]. (2022) doi:<https://doi.org/10.25678/00069G>.
- Berthon, V., Alric, B., Rimet, F. & Perga, M. E. Sensitivity and responses of diatoms to climate warming in lakes heavily influenced by humans. *Freshw Biol* 59, 1755–1767 (2014).
- Sternier, R. W. & Elser, J. J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. (Princeton University Press, <http://www.jstor.org/stable/j.ctt1jktrp3>. Accessed 13 July 2023., 2002).
- Jenny, J. P. et al. Inherited hypoxia: A new challenge for reoligotrophicated lakes under global warming. *Global Biogeochem Cycles* 28, 1413–1423 (2014).
- Golub, M. et al. A framework for ensemble modelling of climate change impacts on lakes worldwide: The ISIMIP Lake Sector. *Geosci Model Dev* 15, 4597–4623 (2022).
- Desgué-Itier, O. et al. Past and future climate change effects on the thermal regime and oxygen solubility of four peri-alpine lakes. *Hydrol Earth Syst Sci* 27, 837–859 (2023).
- MétéoSuisse Data Warehouse. Data management. <https://www.meteoswiss.admin.ch> (2023).
- Schwefel, R., Gaudard, A., Wüest, A. & Bouffard, D. Effects of climate change on deepwater oxygen and winter mixing in a deep lake (Lake Geneva): Comparing observational findings and modeling. *Water Resour Res* 52, 8811–8826 (2016).
- Bueche, T., Hamilton, D. P. & Vetter, M. Using the General Lake Model (GLM) to simulate water temperatures and ice cover of a medium-sized lake: a case study of Lake Ammersee, Germany. *Environ Earth Sci* 76, 461 (2017).
- Ladwig, R. et al. Lake thermal structure drives interannual variability in summer anoxia dynamics in a eutrophic lake over 37 years. *Hydrol Earth Syst Sci* 25, 1009–1032 (2021).
- Jalinoux, R., Pasquini, F. & SILA. Comment et pourquoi le niveau des lacs est-il régulé ? in *Le tour des grands lacs alpins naturels en 80 questions* (eds. Montuelle, B. & Clemens, A.) (Lyon, 2015).
- Schwefel, R., Gaudard, A., Wüest, A. & Bouffard, D. Effects of climate change on deepwater oxygen and winter mixing in a deep lake (Lake Geneva): Comparing observational findings and modeling. *Water Resour Res* 52, 8811–8826 (2016).
- Toffolon, M. & Piccolroaz, S. A hybrid model for river water temperature as a function of air temperature and discharge. *Environmental Research Letters* 10, (2015).
- Jones, H. F. E. et al. Modelling interactive effects of multiple disturbances on a coastal lake ecosystem: Implications for management. *J Environ Manage* 207, 444–455 (2018).
- Calamita, E. et al. Sixty years since the creation of Lake Kariba: Thermal and oxygen dynamics in the riverine and lacustrine sub-basins. *PLoS One* 14, 1–22 (2019).
- Burger, D. F., Hamilton, D. P. & Pilditch, C. A. Modelling the relative importance of internal and external nutrient loads on water column nutrient concentrations and phytoplankton biomass in a shallow polymictic lake. *Ecol Model* 211, 411–423 (2008).
- Özkundakci, D., Hamilton, D. P. & Trolle, D. Modelling the response of a highly eutrophic lake to reductions in external and internal nutrient loading. *N Z J Mar Freshwater Res* 45, 165–185 (2011).
- Farrell, K. J. et al. Ecosystem-scale nutrient cycling responses to increasing air temperatures vary with lake trophic state. *Ecol Model* 430, (2020).
- Weng, W. et al. Coupling Natural and Human Models in the Context of a Lake Ecosystem: Lake Mendota, Wisconsin, USA. *Ecological Economics* 169, 106556 (2020).
- Fenocchi, A. et al. Applicability of a one-dimensional coupled ecological-hydrodynamic numerical model to future projections in a very deep large lake (Lake Maggiore, Northern Italy/Southern Switzerland). *Ecol Model* 392, 38–51 (2019).
- Ladwig, R. et al. Lake thermal structure drives inter-annual variability in summer anoxia dynamics in a eutrophic lake over 37 years. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions* 1–45 (2020) doi:10.5194/hess-2020-349.
- Bucak, T. et al. Modeling the effects of climatic and land use changes on phytoplankton and water quality of the largest Turkish freshwater lake: Lake Beyşehir. *Science of the Total Environment* 621, 802–816 (2018).
- Bruce, L. C. et al. A multi-lake comparative analysis of the General Lake Model (GLM): Stress-testing across a global observatory network. *Environmental Modelling and Software* 102, 274–291 (2018).
- Gaillard, R., Perroud, M., Goyette, S. & Kasparian, J. Multi-column modelling of Lake Geneva for climate applications. *Sci Rep* 12, (2022).
- Dresti, C., Fenocchi, A. & Copetti, D. Modelling physical and ecological processes in medium-to-large deep European perialpine lakes: A review. *J Limnol* 80, (2021).

- Perroud, M., Goyette, S., Martynov, A., Beniston, M. & Anneville, O. Simulation of multiannual thermal profiles in deep Lake Geneva: A comparison of one-dimensional lake models. *Limnol Oceanogr* 54, 1574–1594 (2009).
- Hipsey, M. R. et al. A General Lake Model (GLM 3.0) for linking with high-frequency sensor data from the Global Lake Ecological Observatory Network (GLEON). *Geosci Model Dev* 12, 473–523 (2019).
- Hipsey, M. R. Modelling Aquatic Eco-Dynamics: Overview of the AED modular simulation platform. Preprint at (2022).
- Hipsey, M. R. et al. A system of metrics for the assessment and improvement of aquatic ecosystem models. *Environmental Modelling and Software* 128, (2020).
- Hansen, N. The CMA Evolution Strategy: A Tutorial. <https://arxiv.org/abs/1604.00772> (2016).
- Mi, C. et al. Ensemble warming projections in Germany's largest drinking water reservoir and potential adaptation strategies. *Science of the Total Environment* 748, 141366 (2020).
- Souignac, F. et al. Contribution of 3D coupled hydrodynamic-ecological modeling to assess the representativeness of a sampling protocol for lake water quality assessment. *Knowl Manag Aquat Ecosyst* 42 (2019) doi:10.1051/kmae/2019034.
- Soares, L. M. V. & Calijuri, M. do C. Deterministic modelling of freshwater lakes and reservoirs: Current trends and recent progress. *Environmental Modelling and Software* vol. 144 Preprint at <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2021.105143> (2021).
- John, A., Nathan, R., Horne, A., Stewardson, M. & Angus Webb, J. How to incorporate climate change into modelling environmental water outcomes: A review. *Journal of Water and Climate Change* vol. 11 327–340 Preprint at <https://doi.org/10.2166/wcc.2020.263> (2020).