

**BIOMASSE CHLOROPHYLLIENNE ET PRODUCTION PRIMAIRE
DANS LE LÉMAN**

**CHLOROPHYLL A BIOMASS AND PRIMARY PRODUCTION
IN LAKE GENEVA**

CAMPAGNE 2016

PAR

Marie-Elodie PERGA, Brigitte LEBERRE et Pascal PERNEY

STATION D'HYDROBIOLOGIE LACUSTRE (INRA-UMR CARTEL), BP 511, F-74203 THONON-LES-BAINS CEDEX

RÉSUMÉ

Au cours de l'année 2016, 19 campagnes de prélèvement ont été effectuées à la station SHL2 du Léman afin d'évaluer l'évolution temporelle et verticale de la biomasse chlorophyllienne et de la production primaire.

En 2016, la biomasse chlorophyllienne et la production primaire moyennes ont été parmi les plus faibles observées au cours des deux dernières décennies. Même si ces deux paramètres algaux montrent une dynamique bimodale typique de celle attendue pour les lacs mésotrophes, les variations saisonnières de la production primaire sont relativement peu marquées avec moins d'un facteur 6 entre les maxima et minima saisonniers. Les variations saisonnières de la biomasse chlorophyllienne sont plus marquées en 2016, avec une moindre accumulation d'algues filamenteuses qu'au cours de l'année précédente.

1. INTRODUCTION

Ce rapport présente les données de production primaire (PP) et de biomasse phytoplanctonique (estimée par la concentration en chlorophylle *a*) mesurées à la station SHL2 du Léman au long de l'année 2016. L'évolution des mêmes caractéristiques phytoplanctoniques au cours des 20 années précédentes est également présentée pour comparaison avec l'année 2016.

2. MÉTHODES

L'échantillonnage a été réalisé au cours de 19 campagnes entre le 20 janvier et le 15 décembre 2016 aux profondeurs habituelles (0, 1, 2, 3.5, 5, 7.5, 10, 15, 20, 30 m). La transparence de l'eau a été mesurée à l'aide d'un disque de Secchi noir et blanc de 20 cm de diamètre. La pénétration de la lumière a été évaluée par le capteur PAR (photosynthetically active radiations) de la sonde multiparamètre de profilage vertical, permettant ainsi le calcul de la limite inférieure de la couche euphotique définie comme la profondeur de 1% de lumière incidente résiduelle.

Les méthodes de mesures des concentrations en chlorophylle *a* sont les mêmes que celles utilisées lors des années précédentes, mais 2013 a fait l'objet de modifications dans les méthodes de calculs des concentrations en Chlorophylle *a* (ici notée Chl *a*). La concentration en Chl *a* utilisée ici comme estimateur de la biomasse phytoplanctonique, a été analysée au spectrophotomètre. Historiquement, la concentration brute en Chlorophylle *a* (ici notée Chl A) a été calculée suivant l'équation de (STRICKLAND et PARSONS 1968) à partir des absorbances mesurées aux longueurs d'ondes suivantes (750, 665 ; 645 et 630 nm ; Norme NF T90-117 AFNOR 1999). L'adoption de la méthode de SCOR-UNESCO depuis 2013 nécessite de mesurer en plus l'absorbance à 410 nm, correspondant aux phéopigments, dans l'objectif de corriger la concentration brute pour la dégradation de la chlorophylle (notée Chl *a*, NF T90-117 AFNOR 1999). Le taux de dégradation étant en moyenne <3%, les deux mesures de la concentration en chlorophylle *a* (Chl A et Chl *a*) sont intimement corrélées ($R^2 > 97\%$). Les deux mesures seront donc présentées pour le suivi de l'année 2016, tandis que l'évolution des biomasses chlorophylliennes sera quantifiée à partir des valeurs moyennes de Chl A sur les eaux de surface (0-30m).

La production primaire a été mesurée selon le nouveau protocole établi en 2014 (PERGA, TADONLEKE & PERNEY, 2015), par méthode d'incubation et d'incorporation du $\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$. La production primaire est exprimée, par unité de surface (production primaire totale sur la couche éclairée) ou de volume (production primaire moyenne), en quantité de C fixée par incubation et par heure. Il est important de noter que la méthode de mesure de la production primaire a été modifiée entre 2013, date jusqu'à laquelle elle reposait sur l'incorporation de ^{14}C , et 2015, année pour laquelle l'utilisation des isotopes radioactifs a été abandonnée, au bénéfice du ^{13}C . Les résultats obtenus par les deux protocoles finaux n'ont pu être strictement comparés (cf. PERGA, TADONLEKE & PERNEY, 2015), biais potentiel qui sera explicitement pris en compte dans l'interprétation des tendances interannuelles.

L'épaisseur de la couche d'eau pour laquelle la production primaire est possible est directement déterminée par l'absorption de la lumière. Dans le Léman, cette zone euphotique (épaisseur d'eau pour laquelle la lumière est supérieure à 1% de la lumière incidente) ne dépasse que rarement 20 m, justifiant la limitation des mesures de la production primaire à ces profondeurs. La présence de biomasse chlorophyllienne dépend non seulement de la production mais aussi du transport convectif, de la sédimentation et de l'accumulation à certaines barrières de densités (dans le métalimnion en été par exemple). La concentration en chl *a* peut donc, tant pendant le brassage hivernal que lors des périodes de fortes stratifications estivales, montrer des valeurs relativement importantes à des profondeurs supérieures à celles de la seule zone euphotique. Ces différences de processus expliquent que la biomasse chlorophyllienne soit mesurée chaque mois sur une plus grande épaisseur d'eau (0-30m) que la production primaire (0-20 m).

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1 DYNAMIQUE SAISONNIERE

Tableau 1 : Principaux paramètres de la biomasse chlorophyllienne en 2016 (Concentrations brutes Chl A et corrigées pour la dégradation des pigments chlorophylliens, Chl a). Biomasse chlorophyllienne totale sur 0-30 m, concentrations en chlorophylle moyennes sur 0-30m, production primaire horaire totale et moyenne sur 0-20 m, profondeur de la zone euphotique déterminée comme profondeur de 1% de transmission de la lumière incidente (PAR) pour chaque date de prélèvement.

Table 1 : Main parameters of phytoplankton biomass in Lake Geneva in 2016 (chlorophyll concentrations : Chl A ; Raw values and Chl a ; values corrected for degradation). Total chl biomass and average concentration average over 0-30 m depths, total and average hourly primary production in the productive surface layer (0-20 m), depth of the euphotic zone (as depth of 1% transmission of incident light) at each sampling date.

| Date | biomasse 0-30m (mg.m-2) | | concentration moyenne 0-30m (mg.m-3) | | Production primaire horaire | | Transparence Secchi (m) | Profondeur de la zone euphotique (m) |
|----------|-------------------------|-------------|--------------------------------------|-------------|-----------------------------|------------------|-------------------------|--------------------------------------|
| | Methode Strickland | SCOR UNESCO | Methode Strickland | SCOR UNESCO | mgC fixé.h-1.m-2 | mgC fixé.h-1.m-3 | | |
| 20.01.16 | 118.4 | 76.8 | 5.3 | 5.1 | 38.5 | 1.9 | 9.9 | 14 |
| 01.03.16 | 92.5 | 57.2 | 4.1 | 3.8 | 53.4 | 2.7 | 8.5 | 25 |
| 15.03.16 | 78.6 | 47.8 | 3.5 | 3.2 | 51.1 | 2.6 | 11.7 | 16 |
| 04.04.16 | 61.0 | 39.9 | 2.6 | 2.4 | 50.1 | 2.5 | 8.4 | 25 |
| 21.04.16 | 103.9 | 79.3 | 4.3 | 4.1 | 78.3 | 3.9 | 4 | 14 |
| 09.05.16 | 97.9 | 77.2 | 4.0 | 3.9 | 93.6 | 4.7 | 5.3 | 10 |
| 24.05.16 | 147.4 | 100.7 | 6.5 | 6.5 | 97.8 | 4.9 | 6.2 | 13 |
| 06.06.16 | 128.2 | 81.2 | 5.8 | 5.6 | 76.3 | 3.8 | 5.9 | 19 |
| 23.06.16 | 78.1 | 52.5 | 3.3 | 3.1 | 72.9 | 3.6 | 6.7 | 19 |
| 05.07.16 | 55.9 | 42.0 | 2.3 | 2.2 | 94.3 | 4.7 | 9.4 | 19 |
| 18.07.16 | 66.6 | 47.9 | 2.8 | 2.7 | 125.7 | 6.3 | 3.9 | 19 |
| 08.08.16 | 128.5 | 104.0 | 5.0 | 4.7 | 116.3 | 5.8 | 5.5 | 10 |
| 24.08.16 | 105.8 | 79.0 | 4.3 | 4.0 | 111.0 | 5.6 | 6.3 | 15 |
| 07.09.16 | 61.7 | 46.9 | 2.5 | 2.2 | 81.2 | 4.1 | 5.4 | 12 |
| 19.09.16 | 74.0 | 59.3 | 2.9 | 2.8 | 77.5 | 3.9 | 5.9 | 17 |
| 17.10.16 | 42.4 | 35.7 | 1.6 | 1.5 | 32.1 | 1.6 | 7 | 20 |
| 15.11.16 | 87.0 | 60.7 | 3.7 | 3.6 | 54.6 | 2.7 | 7.5 | 15 |
| 30.11.16 | 53.0 | 40.7 | 2.2 | 2.1 | 28.6 | 1.4 | 10.2 | 20 |
| 15.12.16 | 78.7 | 63.0 | 3.2 | 3.2 | 40.6 | 2.0 | 9.1 | 17 |

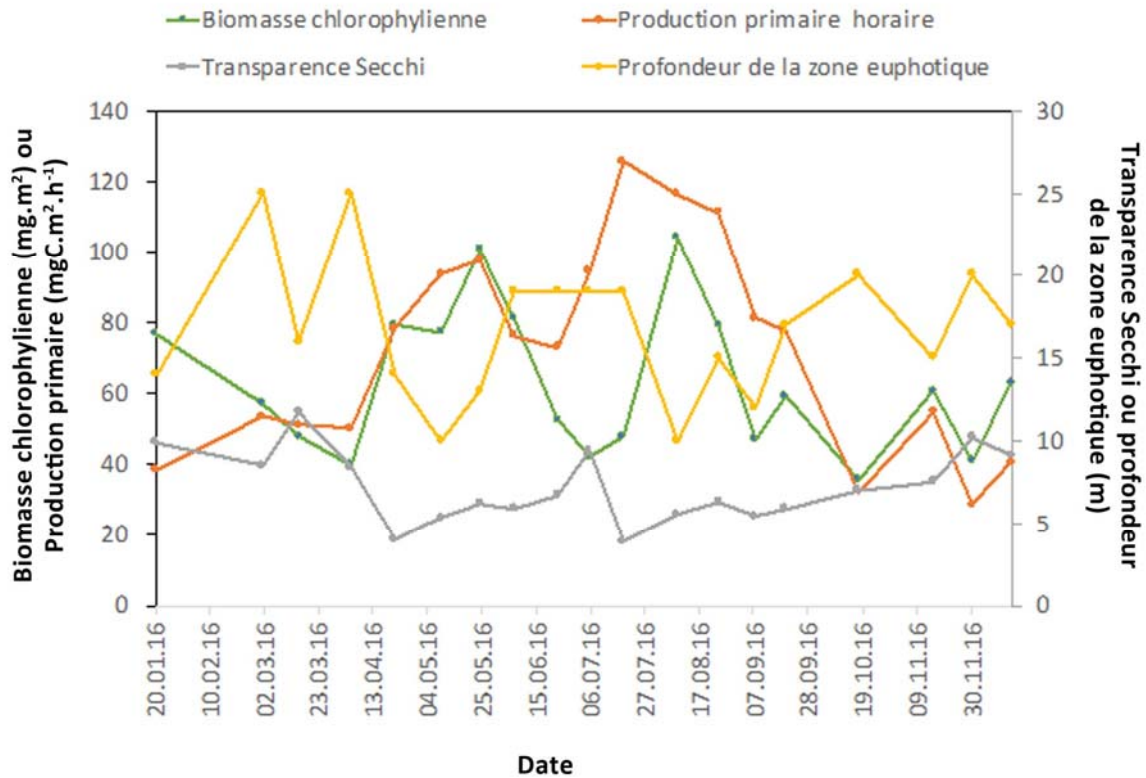


Figure 1 : Variations saisonnières de la concentration volumique en Chl a et de la production primaire volumique par heure dans les eaux de surface (0-20m) et relations avec la transparence des eaux du Léman en 2016.

Figure 1 : Seasonal dynamics of Chl A concentrations and primary production in Lake Geneva surface waters (0-20m) in 2016 and relationships to water transparency.

Dans les grands lacs clairs et profonds, la présence de phytoplancton en suspension est le facteur principal d'atténuation de la lumière dans les eaux, et donc le principal facteur de régulation de l'épaisseur de la couche euphotique, surtout au printemps et début d'été (PERGA, ANNEVILLE & LAFORGUE, 2015). Typiquement les dynamiques saisonnières de ces deux variables sont en opposition de phase mais en 2016, cette corrélation négative n'est pas significative au risque classique de 5% ($r=-0,4$, $p=0,09$; Figure 1). Le rôle d'atténuation de la lumière par la biomasse algale s'illustre toutefois par l'opposition de phase entre profondeur de la zone euphotique et la biomasse chlorophyllienne ($r=-0,7$, $p=0,003$; Figure 1). La zone euphotique est la plus épaisse (25 m) et la transparence importante (8-11 m) alors que la biomasse chlorophyllienne est basse (40 mg.m⁻²). La phase de croissance algale printanière augmente l'opacité des eaux, réduisant l'épaisseur de la couche euphotique à 10m en mai, pour une transparence des eaux de 4 m. Ce minimum de transparence est globalement plus élevé qu'au cours des années précédentes (pour lesquelles une transparence minimum de 2 m n'est pas rare). La biomasse chlorophyllienne diminue à partir de la fin de mai pour atteindre des minima début juillet, et ce en dépit d'un maintien d'une production primaire élevée, voire croissante. Ce minimum de chlorophylle de 42 mg .m⁻² le 5 juillet 2016 correspond à un maximum de transparence des eaux de 9.4 m qui résulte d'un broutage intensif de la biomasse algale, plutôt qu'à une diminution de la production (contrôle descendant). Succède à la phase des eaux claires une reprise de l'accumulation de biomasse algale en été puis une diminution progressive au cours de l'automne et de l'hiver.

La biomasse et la production algales sont aussi corrélées ($r=0,5$, $p=0,04$) mais dans une moindre mesure. L'augmentation printanière de la biomasse chlorophyllienne résulte bien évidemment de la stimulation de la production primaire en avril par le renouvellement des nutriments sur les couches superficielles, l'allongement de la photopériode et la mise en place de la stratification thermique. On n'observe pas en 2016 des période pendant lesquelles la biomasse reste élevée en dépit de la diminution de la production primaire, comme en juin 2015 par exemple. Au contraire, le broutage semble avoir joué un rôle important dans la régulation de la biomasse chlorophyllienne au cours de l'été, limitant dans une certaine mesure l'accumulation d'algues. Ainsi, alors que la zygophycée *Mougeotia gracillima* représentait près de 40% de la biomasse annuelle du phytoplancton en 2015, (RIMET 2016), la contribution des espèces filamenteuses s'est maintenue autour de 20% en 2016, dont la moitié au moins provient d'apports de crues (RIMET 2017).

3.2 REPARTITION VERTICALE

Chl A ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) ou Production primaire ($\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$)

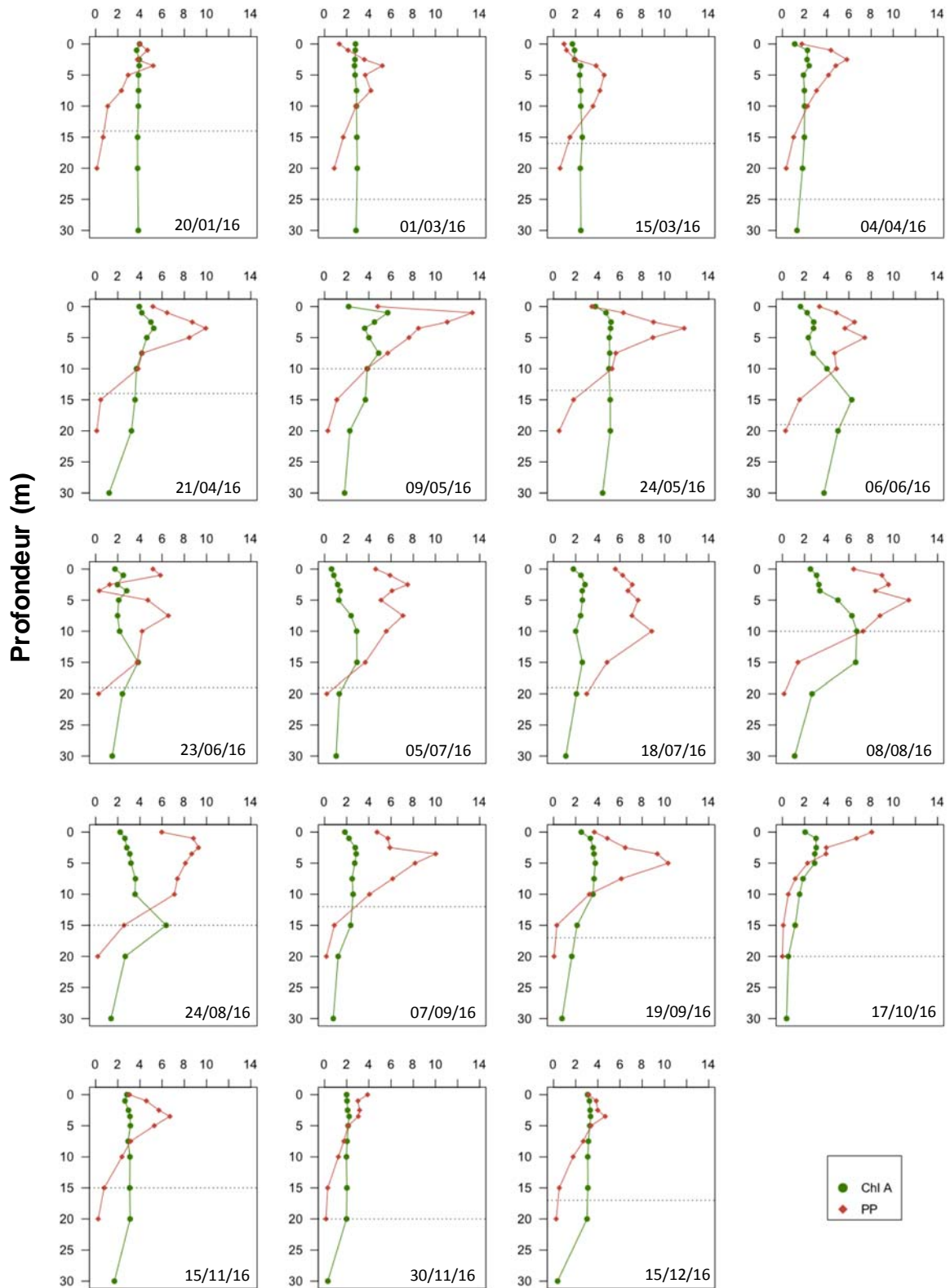


Figure 2 : Profils verticaux de la concentration chlorophyllienne (Chl A) et de la production primaire au point SHL2 en 2016, en relation avec la profondeur de la zone euphotique (traitillé horizontal).

Figure 2 : Vertical profiles of chlorophyll a (Chl A) concentrations and primary production at the SHL 2 sampling point in Lake Geneva in 2016, and relationships to the euphotic depth (horizontal dotted line).

L'analyse des profils verticaux permet de mieux relier la dynamique de croissance phytoplanctonique et de l'accumulation de biomasse chlorophyllienne avec le développement de la stratification des eaux (Figure 2).

En 2016, la production primaire a essentiellement eu lieu sur les couches les plus superficielles (< 10m) tout au long de l'année. En période de brassage des eaux (jusqu'au début du mois d'avril), la biomasse phytoplanctonique, constamment remise en suspension, est uniformément répartie sur les 30 premiers mètres, et la production primaire n'est pas négligeable ($5 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$). L'explosion/intensification de la production primaire correspond à la période de mise en place de la stratification, le 21/04/16, et avec une légère accumulation de biomasse chlorophyllienne en surface. La production primaire reste élevée jusqu'à la fin du mois de mai, sur les couches <10 m; elle correspond à la zone euphotique qui est relativement peu profonde (entre 10 et 14 mètres).

Contrairement à l'année 2015, la production primaire reste importante en juillet et août et sa répartition verticale suit les fluctuations saisonnières de l'épaisseur de la couche euphotique. Il existe toutefois un décalage entre la profondeur de production primaire (globalement dans la moitié supérieure de la zone euphotique) et le pic de concentration chlorophyllienne (souvent à la limite inférieure de la zone euphotique) en période de stratification. Ce décalage vertical atteste d'une accumulation des algues entre deux eaux, soit par sédimentation vertical, soit par transfert latéral via des épisodes de crues (comme cela semble être le cas pour *Ulnaria acus* en août 2016, espèce typique de milieux de faibles profondeurs RIMET 2017). Ainsi, le maximum de la biomasse chlorophyllienne s'enfonce de juin à septembre, suivant l'épaississement progressif de la couche épilimnétique.

La production primaire reste élevée tout au long de l'automne, même si sa zone de production maximale se rapproche de la surface. La répartition verticale de la biomasse chlorophyllienne s'homogénéise avec la perte progressive de la stratification en début d'hiver.

3.3 TENDANCE INTERANNUELLE DE LA BIOMASSE CHLOROPHYLLIENNE ET DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

Les concentrations en phosphore dans le Léman ont été réduites de moitié au cours des 20 dernières années, mais, comme mentionné dans les rapports précédents, cette diminution n'est que marginalement reflétée à l'échelle des biomasses chlorophylliennes et productions primaires moyennes annuelles (Figure 4). La diminution des biomasses chlorophylliennes moyennes annuelles est en limite de significativité (test de Mann Kendall, $\tau = -0,3$, $p = 0,06$) tandis que la production primaire n'a pas d'évolution temporelle claire (test de Mann Kendall, $\tau = 0,07$, $p = 0,67$). Reste néanmoins que la biomasse chlorophyllienne moyenne observée en 2016 est une des plus faibles depuis 20 ans, alors que la biomasse algale de 2016 est proche des objectifs fixés par la CIPEL (RIMET 2017). La production primaire moyenne de 2016 est la plus faible valeur observée depuis 20 ans, même s'il reste difficile de totalement exclure un biais dû au changement du protocole de mesure en 2015 dans cette observation. L'absence de relation directe entre concentrations en nutriments et réponses phytoplanctoniques a été partiellement expliquée par les facteurs climatiques et trophiques (Anneville et al, 2002, Tadonlélé et al, 2009). Deux tendances saisonnières ressortent toutefois au cours des 20 dernières années. Si les biomasses chlorophylliennes printanières, estivales et hivernales ne montrent pas de tendance monotone claire, la diminution marginale des biomasses annuelles serait liée à la diminution significative des biomasses automnales ($\tau = -0,5$, $p = 0,003$). Puisque cette tendance ne s'accompagne pas d'une baisse de la production primaire correspondante, elle résulterait plutôt de l'amélioration de la qualité nutritionnelle des cortèges algaux automnaux sous l'effet de l'apparition d'une limitation par les nutriments à cette saison (pas d'accumulation). A aucune saison, la production primaire ne semble répondre à la diminution des concentrations en nutriments. On observe au contraire une tendance à l'augmentation de la production primaire hivernale ($\tau = 0,31$, $p = 0,06$), qui serait ainsi une conséquence des forçages climatiques plutôt que liés aux nutriments.

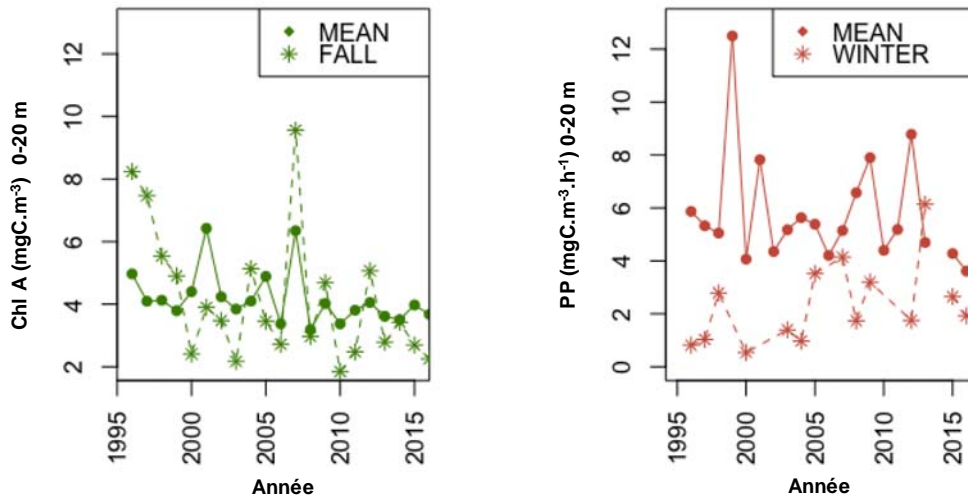


Figure 4 : Evolution annuelle et automnale des concentrations en chlorophylle a sur la couche 0-20 m du point SHL2 du Léman entre 1996 et 2016. b. Evolution annuelle et hivernale de la production primaire sur la couche 0-20 m du point SHL2 du Léman entre 1996 et 2016.

Figure 3 : Changes in surface (0-20 m depths) chlorophyll a concentrations averaged over the year or in fall in Lake Geneva between 1996 and 2016. b Changes in surface (0-20 m depths) primary production averaged over the year or in winter in Lake Geneva between 1996 and 2016.

4. CONCLUSION

En 2016, la biomasse chlorophyllienne et la production primaire moyennes ont été parmi les plus faibles observées au cours des deux dernières décennies. Même si ces deux paramètres algaux montrent une dynamique bimodale typique de celle attendue pour les lacs mésotrophes, les variations saisonnières de la production primaire sont relativement peu marquées avec moins d'un facteur 6 entre les maxima et minima saisonniers. Les variations saisonnières de la biomasse chlorophyllienne sont plus marquées en 2016, avec une moindre accumulation d'algues filamenteuses.

BIBLIOGRAPHIE

- ANNEVILLE O, GINOT V, DRUART JC, ANGELI, N. 2002. Long-term study (1974-1998) of seasonal changes in the phytoplankton in Lake Geneva: a multi-table approach. *J. Plankton Res.* 24: 993-1007.
- PERGA ME, ANNEVILLE O., LAFORGUE M. 2015. A quoi est due la couleur des eaux d'un lac?, in *Le tour des grands lacs alpins naturels en 80 questions*, edited by B. C. Montuelle, A., pp. 48-49, ZABR, Lyon, France.
- PERGA ME, TADONLEKE R. PERNEY P. 2015. Mesures de la production primaire : Transition des protocoles ¹⁴C - ¹³C. *Rep., Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 2014.* 163-171 pp,
- RIMET F. 2016. Le phytoplancton du Léman, Suivi 2015. CIPEL
- RIMET F. 2017. Le phytoplancton du Léman, Suivi 2016. CIPEL
- TADONLEKE RD, LAZZAROTTO J, ANNEVILLE O, *et al.* 2009. Phytoplankton productivity increased in Lake Geneva despite phosphorus loading reduction. *J. Plankton Res.* 31: 1179-1194.
- STRICKLAND, J.D.H. et PARSONS, T.R. 1968. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board Canada*, 167, 311 p.