

BIOMASSE CHLOROPHYLLIENNE ET PRODUCTION PRIMAIRE DANS LE LÉMAN

CHLOROPHYLL A BIOMASS AND PRIMARY PRODUCTION IN LAKE GENEVA

CAMPAGNE 2015

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 2015, 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. Il s'agit d'autre part de la première année du protocole de mesure de la production primaire avec la méthode d'incubation au ^{13}C . Les valeurs moyennes de biomasses chlorophylliennes ou de production primaire observées en 2015 sont comparables aux années précédentes et sont cohérentes avec le statut mésotrophe du Léman. L'année 2015 a été remarquable par sa dynamique atypique, marquée par l'absence de phase des eaux claires. La transparence des eaux a été faible et les biomasses chlorophylliennes élevées tout au long du printemps, en lien avec l'apparition précoce des zygothécées *Mougeotia gracillima*. L'année 2015 a été la plus chaude jamais observée à l'échelle planétaire, il est donc tentant de relier cette dynamique atypique avec les conditions thermiques exceptionnelles et une mise en place très précoce d'une stratification forte des eaux.*

ABSTRACT

*In 2015, 19 sampling campaigns have been carried out at the SHL 2 sampling point of Lake Geneva, in order to evaluate the vertical and temporal dynamics of chlorophyll a concentrations and primary production. 2015 was the first year for which primary production was measured from the new protocol based on ^{13}C incubation. Averaged annual chlorophyll concentration and primary production fell within the range of values observed over the latest 20 years and expected for an mesotrophic trophic status. 2015 had however a remarkably atypical seasonal dynamics, without any clear-water phase. Water transparency remained low for the 3 months of spring, as a consequence of the accumulation of high biomasses of the filamentous algae *M. gracillima*. Because 2015 has been the warmest year ever observed at the global scale, it is tempting to relate such an atypical dynamic to these exceptional thermal conditions, and the fast and early settlement of a strong thermal stratification in 2015.*

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 2015. L'évolution des mêmes caractéristiques phytoplanctoniques au cours des 20 années précédentes est également présentée pour comparaison avec l'année 2015.

2. MÉTHODES

L'échantillonnage a été réalisé au cours de 19 campagnes entre le 27 janvier et le 17 décembre 2015 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.

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 2015, tandis que l'évolution des biomasses chlorophylliennes sera quantifiée à partir des valeurs moyennes de Chl A sur les eaux de surface (0-20m).

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 ou de volume, 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.

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1 DYNAMIQUE SAISONNIERE

Tableau 1 : Principaux paramètres de la biomasse et production phytoplanctoniques dans le Léman en 2015. Concentrations moyennes et maximales volumiques en Chl A dans la zone de production (0-20 m) et de mesure (0-30m), production primaire moyenne par temps d'incubation, estimation de production journalière et horaire ; transparence des eaux pour chaque date de prélèvement.

Table 1 : Main parameters of phytoplankton biomass and production in Lake Geneva in 2015. Maximum and average concentrations of Chl A in the productive surface layer (0-20 m) and layers of measure (0-30m), measured primary production during incubation, and estimated daily and hourly production, water transparency at each sampling date.

Date	CHL A moyenne (0-20 m)	CHL A moyenne (0-30 m)	CHL A max (0-30 m)	PP moyenne	PP moyenne journalière	PP moyenne	Transparence des Eaux
	mg.m ⁻³			mgC.m ⁻² .inc ⁻¹	mgC.m ⁻² . jour ⁻¹	mgC.m ⁻³ .h ⁻¹	m
27/01/15	3,6	3,6	3,6	295	648	18,06 ^E	13,5
19/02/15	1,9	1,9	2,0	198	435	9,82 ^E	14
09/03/15	2,1	2,0	2,5				12,9
23/03/15	3,4	3,3	3,5	156	344	8,19 ^E	9,2
13/04/15	6,4	5,6	11,9	1203	2646	92,58 ^E	4,1
29/04/15	6,9	6,2	7,7	443	975	31,97 ^E	4,9
11/05/15	6,9	5,6	13,5	687	1511	51,15 ^E	3,6
28/05/15	5,3	4,4	7,3	577	1268	37,66 ^E	4,2
18/06/15	6,8	6,0	10,2	423	930	29,22 ^E	4,2
29/06/15	5,6	4,5	9,7	295	650	18,94 ^E	8,6
16/07/15	4,2	4,0	7,5	293	645	16,35 ^E	9,7
05/08/15	3,9	4,4	7,5	281	619	15,75 ^E	6,8
18/08/15	6,0	5,2	9,0	516	1136	32,55 ^E	6,8
09/09/15	2,2	2,0	2,5	675	1486	34,17 ^E	7,9
05/10/15	3,7	3,3	4,3	388	853	26,53 ^E	7,4
26/10/15	2,4	1,9	3,5	290	638	22,28 ^E	7,9
16/11/15	2,5	2,1	4,5	336	739	26,00 ^E	7,9
02/12/15	3,5	3,4	3,8	253	556	19,46 ^E	7,9
17/12/15	5,8	5,2	6,6	193	425	17,54 ^E	9,8

□

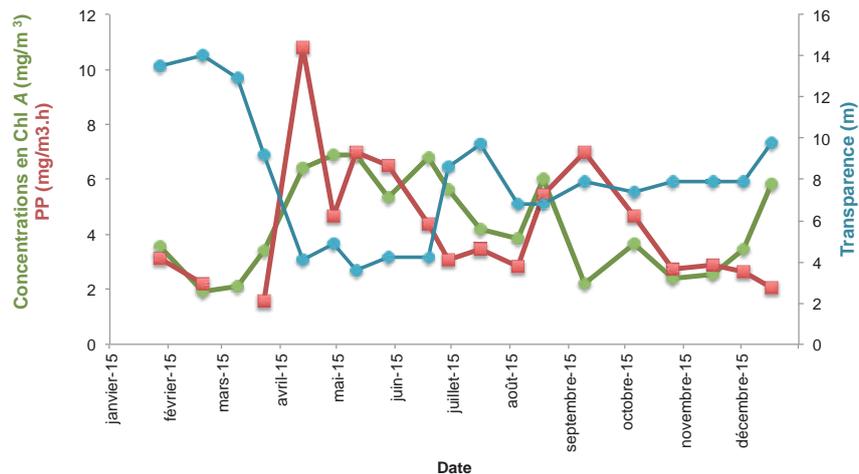


Figure 1 : Variations saisonnières de la concentration en Chl A et de la production primaire horaire dans les eaux de surface (0-20m) et relations avec la transparence des eaux du Léman en 2015.

Figure 1 : Seasonal dynamics of Chl A concentrations and primary production in Lake Geneva surface waters (0-20m) in 2015 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 la transparence des eaux, surtout en printemps et début d'été (PERGA, ANNEVILLE & LAFORGUE, 2015). En 2015, comme pour les années précédentes, les dynamiques saisonnières de ces deux variables sont en opposition de phase (ou corrélation négative, $r=-0,7$, $p=0,001$; Figure 2). La transparence hivernale est maximale (14 m) alors que la biomasse chlorophyllienne est basse (2 mg.m⁻³). Les eaux deviennent rapidement plus opaques lors de croissance algale printanière pour atteindre des valeurs minimales de 4 m entre avril et juin. 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). Par contre, ce minimum est traditionnellement très transitoire car vite interrompu par la phase des eaux claires en mai. En 2015, ce minimum de transparence printanier est remarquable par sa durée (3 mois) et induit une absence totale de phase des eaux claires. Cette dynamique particulière est à relier à la dynamique thermique exceptionnelle de 2015, conduisant au développement massif et précoce d'algues filamenteuses (RIMET, 2016). La relation entre transparence et biomasse algale est typiquement moins forte à partir du milieu de l'été, et ce en raison de la stagnation sur la thermocline de la biomasse algale (Fig 1-2).

La biomasse et la production algales sont aussi corrélées ($r=0,5$, $p=0,03$) 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 stratification thermique, particulièrement rapide en 2015. Les périodes pendant lesquelles la biomasse reste élevée en dépit de la diminution de la production primaire, comme en juin 2015 par exemple, correspondent à des phases d'accumulation d'algues difficilement consommables par le zooplancton (telle que la zygophycée *Mougeotia gracillima*). A contrario, les phases pour lesquelles la production primaire est élevée mais les biomasses décroissantes correspondent à des périodes pendant lesquelles la communauté phytoplanctonique est composée d'espèces plus petites et consommables (disparition de *M. gracillima* au bénéfice des petites dinophycées et chrysophycées en septembre 2015, RIMET 2016).

3.2 REPARTITION VERTICALE

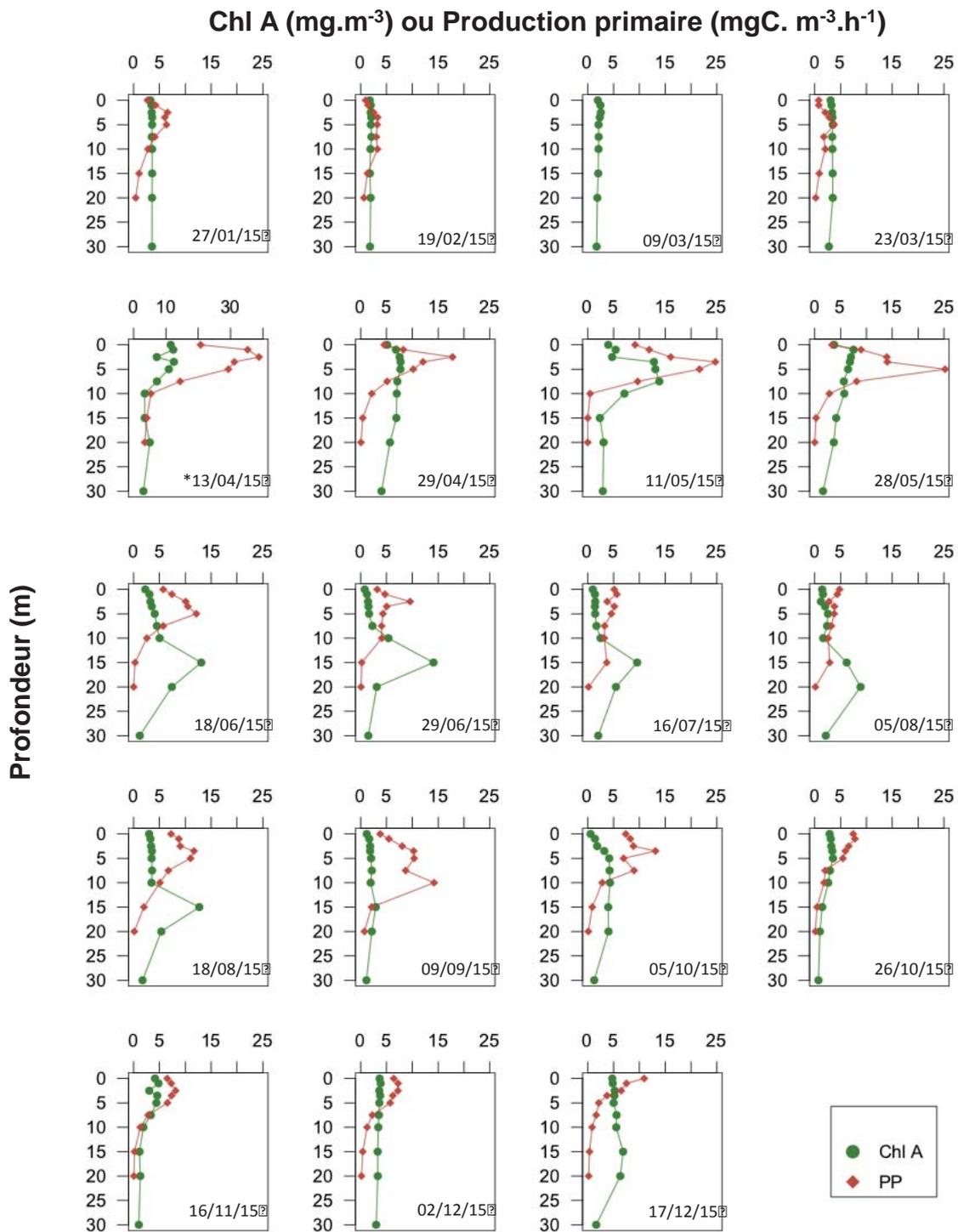


Figure 2 : Profils verticaux de la biomasse chlorophyllienne (Chl A) et de la production primaire au point SHL2 en 2015. Noter que les échelles de concentration et de production sont différentes à la date du 13/04/2015.

Figure 2 : Vertical profiles of chlorophyll a (Chl A) concentrations and primary production at the SHL 2 sampling point in Lake Geneva in 2015. Note that concentration and production scales are different for 13/04/15.

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, cf BARBIER et al, 2016).

En 2015, 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'à fin mars), la biomasse phytoplanctonique, constamment remise en suspension, est uniformément répartie sur les 20 premiers mètres, mais la production primaire n'est pas négligeable ($5 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$; équivalente à celle observée en juillet à la surface). L'explosion de la production primaire correspond à la période de mise en place de la stratification, le 13/04/15, et avec l'accumulation de biomasse chlorophyllienne en surface. La production primaire reste élevée jusqu'à la fin du mois de juin, sur les couches >10 m, puisque la transparence des eaux est faible, tandis que le maximum de la biomasse chlorophyllienne s'enfonce rapidement, suivant l'épaississement progressif de la couche épilimnétique.

La production primaire est faible en juillet et août, notamment en raison de la déplétion en nutriments des couches de surface par la consommation phytoplanctonique printanière, même si les biomasses accumulées à la thermocline restent significatives. L'automne voit la reprise typique de la croissance algale, un peu plus en profondeur (>10m), et pourtant sans maximum profond de thermocline suggérant la mobilité et de la « digestibilité » des cortèges algaux automnaux.

La répartition verticale uniforme de la chlorophylle en décembre atteste du brassage superficiel, avec cependant des niveaux de production primaire notable en surface.

3.3 TENDANCE INTERANNUELLE DE LA BIOMASSE CHLOROPHYLLIENNE (1986-2014)

Comparaison des dynamiques saisonnières

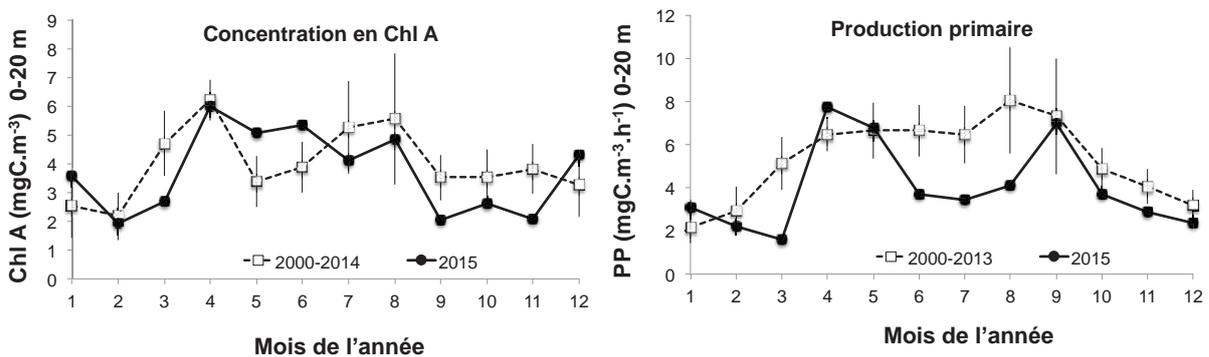


Figure 3 : Dynamique mensuelle moyenne (\pm écart-type) des concentrations en chlorophylle a et de la production primaire sur la couche 0-20m du point SHL2 du Léman entre 2000 et 2014 (noter l'absence de données de PP pour l'année 2014) et comparaison à la dynamique observée en 2015.

Figure 3 : Average monthly dynamics of chlorophyll a (Chl A) concentrations and primary production at the SHL 2 sampling point in Lake Geneva (0-20 m depths) over 2000-2014 (note the absence of PP data for 2014) and comparison to the dynamics observed in 2015.

La dynamique chlorophyllienne 2015 est atypique, par rapport à celle constatée en moyenne sur les 15 dernières années (Figure 3). Le maximum de concentrations en chlorophylle correspond en 2015, comme sur la dynamique moyenne, à la reprise phytoplanctonique printanière (visible par l'augmentation de la production primaire), avec des valeurs en 2015 tout à fait cohérentes à celle observées en moyenne sur 2000-2014. Par contre, le minimum de biomasse chlorophyllienne de fin de printemps, marquant traditionnellement la phase des eaux claires en mai/juin, n'a pas eu lieu en 2015, et ce en dépit d'un minimum local évident de la production primaire. Comme mentionné précédemment, cette incohérence entre dynamique de la biomasse chlorophyllienne et production primaire résulte de l'accumulation d'une biomasse algale non consommable par les organismes zooplanctoniques, qui échappe de la zone euphotique progressivement par sédimentation et dégradation microbienne au cours de la période estivale.

Tendances interannuelles

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, $\tau = 0,07$, $p = 0,67$). Cette 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, TADONLÉKÉ 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.

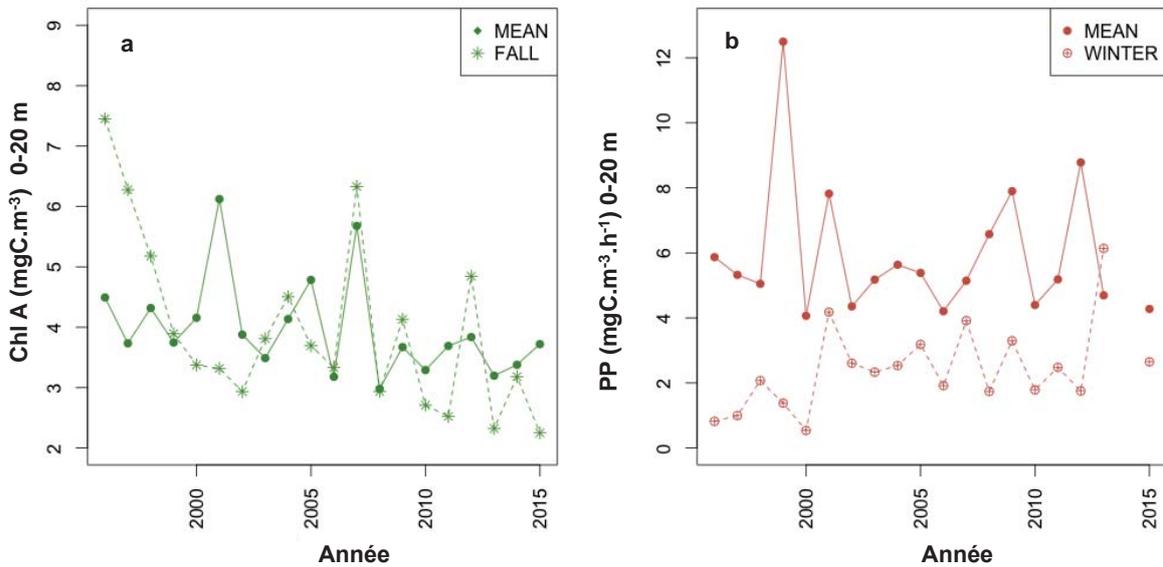


Figure 4 : a) Evolution annuelle et automnale des concentrations en chlorophylle a) sur la couche 0-20 m du point SHL2 du Léman entre 1996 et 2015. b) Evolution annuelle et hivernale de la production primaire sur la couche 0-20 m du point SHL2 du Léman entre 1996 et 2015.

Figure 4 : a) Changes in surface (0-20 m depths) chlorophyll a) concentrations averaged over the year or in fall in Lake Geneva between 1996 and 2015. B) Changes in surface (0-20 m depths) primary production averaged over the year or in winter in Lake Geneva between 1996 and 2015.

4. CONCLUSION

L'année 2015 a été remarquable, non pas par les valeurs moyennes de biomasses chlorophyllienne ou de production primaire observées, mais par leur dynamique atypique marquée par l'absence de phase des eaux claires. La transparence des eaux a été faible et les biomasses chlorophylliennes élevées tout au long du printemps, en lien avec l'apparition précoce des zygothécées *M. gracillima*. L'année 2015 a été la plus chaude jamais observée à l'échelle planétaire, il est donc tentant de relier cette dynamique atypique avec les conditions thermiques exceptionnelles et une mise en place très précoce d'une stratification forte des eaux.

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.
- BARBIER C, QUETIN P (2016) Evolution physico-chimique des eaux du Léman (SHL2) Rapp. Comm. Int. Prot. Eaux Léman contre pollut., Campagne 2015, p. 17-63.
- 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
- 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.