Zeitschrift: Archives des sciences [2004-ff.]
Herausgeber: Société de Physique et d'histoire Naturelle de Genève
Band: 66 (2013)
Heft: 2

Artikel: L'empreinte du changement climatique sur le Léman
Autor: Anneville, Orlane / Beniston, Martin / Gallina, Nicole
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-738482

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 15.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

L'empreinte du changement climatique sur le Léman

Orlane ANNEVILLE[1], Martin BENISTON[2], Nicole GALLINA[3], Christian GILLET[4], Stéphan JACQUET[5], Jérôme LAZZAROTTO[6] et Marjorie PERROUD[7]

Ms. reçu le 11 février 2013, accepté le 24 septembre 2013

Abstract

Climate change and Lake Geneva: the evidence is here ! – *The long-term monitoring of Lake Geneva, which started at the end of the 1950s, highlights climate induced changes on the thermal properties and dynamics of that particular lake. More recent in-situ measurements have allowed drawing direct and indirect relationships between changes observed in the plankton community and meteorological variability. Analyses from long-term observations and findings of research projects both led to the same conclusion that climate change has already impacted Lake Geneva ecosystems and these impacts are likely to continue when considering the predictions based on climate models.*

Climate warming has notable effects on water temperature, the dynamic of stratification or mixing of the water column and nutrient availability. Such changes in physical and chemical characteristics of Lake Geneva impact the phenology of plankton communities. Consequently, significant changes can be observed in the seasonal dynamics of plankton and the timing of key-species growth. Furthermore, the reproductive cycle of fish is strongly impacted by water temperature. Changes in spawning-time of some species can thus be observed in Lake Geneva. Changes in the phenology of various interacting organisms disrupt the synchronisms between preys and predators, leading to changes in regulatory mechanisms of population and resulting in changes of abundance and composition in lake communities.

Finally, the impact of climate change on Lake Geneva is extremely difficult to forecast because climate change occurs simultaneously with other changes (micro-pollutants, invasive species…), and impacts precipitation and hydrology of rivers influencing chemicals inputs to the Lake. Forecasting the future of Lake Geneva is thus a particularly ambitious objective that would require complex ecological modeling.

Keywords: *Climate, temperature, thermal stratification, warming, phenology, reproduction, functioning, cyanobacteria, fish*

Résumé

Les données récoltées depuis la fin des années 1950 dans le cadre du suivi écologique du Léman mettent en évidence l'impact du réchauffement climatique sur la thermie de ce lac. Les campagnes de suivi plus récentes permettent d'établir des liens concrets entre certains changements au sein des communautés pélagiques et les fluctuations météorologiques. De par ces observations et les différentes études menées dans le cadre de projets nationaux et internationaux, il est évident que le réchauffement climatique a déjà posé son empreinte sur le Léman.

Le réchauffement du climat influence la température des eaux, les processus de stratification de la colonne d'eau, la dynamique de mélange du lac et la disponibilité en nutriments. Ces modifications dans les conditions-physico-chimiques du lac vont à leur tour perturber la phénologie du plancton. On observe ainsi de grands changements dans les dynamiques saisonnières du plancton et les dates de développement d'espèces clés pour les populations piscicoles. La physiologie de la reproduction des poissons est également fortement influencée par la température. Par conséquent, des décalages dans les dates de fraies de certaines espèces sont observées. Ces évolutions dans les phénologies de nombreux organismes bouleversent les synchronismes et modifient les mécanismes à la base de la régulation des populations et donc conduisent à des changements d'abondance et de structure dans les communautés.

[1] *Auteur pour la correspondance. INRA-UMR CARRTEL, 74203 Thonon les Bains, France, Tél; +33 (0)4 50 26 78 04.*
[2] *Université de Genève, Site de Battelle, Genève, Suisse, Tél; +41 (0)22 379 07 69.*
[3] *Université de Genève, Site de Battelle, Genève, Suisse, Tél; +41 (0)22 379 07 69.*
[4] *INRA-UMR CARRTEL, 74203 Thonon les Bains, France, Tél; +33 (0)4 50 26 78 28.*
[5] *INRA-UMR CARRTEL, 74203 Thonon les Bains, France, Tél; +33 (0)4 50 26 78 12.*
[6] *INRA-UMR CARRTEL, 74203 Thonon les Bains, France, Tél; +33 (0)4 50 26 78 21.*
[7] *Office fédéral de l'environnement OFEV, 3003 Berne, Suisse, Tél; +41 (0)31 322 94 26.*

Enfin, le changement climatique s'inscrit dans un changement global (micropolluants, espèces invasives...) et se traduit non seulement par une augmentation des températures mais aussi par une profonde altération de la dynamique des précipitations et des régimes hydriques, affectant ainsi la dynamique des apports exogènes au lac. Il est par conséquent extrêmement difficile de prédire l'impact du changement climatique sur le Léman et ses usages. Un tel exercice nécessiterait la mise au point de modèles écologiques complexes.

Mots-clés : *climat, température, stratification thermique, réchauffement, phénologie, diversité, reproduction, fonctionnement, cyanobactéries, poissons*

1. Introduction

Actuellement, le climat de la Terre se modifie rapidement. Les températures moyennes relevées ces dernières années ont été les plus chaudes jamais mesurées. La vitesse du réchauffement observée depuis 50 ans est environ deux fois plus rapide que celle observée au cours des 100 dernières années. L'augmentation des températures globales s'accompagne de modifications dans la dynamique et la répartition des précipitations. Par exemple, en Europe, on observe une augmentation de la pluviométrie dans les régions les plus au nord et au contraire une baisse dans les zones gelées une partie de l'année.

Dans son dernier rapport, le GIEC (Groupe Intergouvernemental pour l'Etude du changement Climatique) qui a été créé en 1988 par l'Organisation Météorologique Mondiale (OMM) et le Programme des Nations Unies pour l'Environnement (PNUE) et dont la mission est d'évaluer l'information scientifique sur les changements climatiques, leurs impacts et les mesures de prévention et d'adaptation envisageables, indique que le réchauffement mondial est essentiellement dû à l'activité humaine (IPCC 2007). Bien que les causes de ce réchauffement soient encore discutées, les observations de terrain témoignent d'un réel changement.

En effet, l'augmentation des températures relevée ces dernières années a déjà eu des impacts non négligeables sur différents écosystèmes (recul des glaciers, dégel du permafrost...) et sur les communautés vivantes (modification des aires géographiques, de la saisonnalité ou phénologie...).

Les rivières et les lacs présentent aussi des bouleversements liés au changement climatique. Le climat se caractérisant sur une période d'au moins 30 ans (OMM), le réchauffement climatique ne peut s'observer que sur une échelle de temps relativement longue. Il existe des chroniques sur plusieurs siècles pour les températures de l'air mais les mesures régulières faites dans les lacs remontent rarement au-delà de 20 à 30 ans... Pour ces écosystèmes il est donc souvent délicat d'imputer, sans ambigüité, les changements observés au réchauffement climatique global. En revanche, ces séries temporelles permettent facilement de mettre en évidence l'impact de l'évolution des conditions météorologiques, elles mêmes influencées par le changement global.

Le Léman fait partie de ces lacs pour lesquels nous disposons de longues séries de données. Ces données, récoltées sous la direction de la CIPEL, constituent un matériel de qualité pour l'étude des changements à long-terme et donc des modifications environnementales générées par l'évolution des conditions météorologiques. Grâce à ce jeu de données exceptionnel, le Léman est au centre des recherches sur l'impact des changements climatiques dans les écosystèmes aquatiques. Les résultats majeurs de ces études sont présentés dans cet article. Dans un premier temps, nous nous intéresserons à l'évolution du climat de la région alpine auquel est soumis le Léman et ses conséquences sur les caractéristiques physico-chimiques du lac. Ensuite, nous présenterons l'impact de l'évolution des conditions météorologiques sur certaines communautés planctoniques puis piscicoles de ce lac.

2. Des caractéristiques physico-chimiques sous influence climatique

2.1. Conditions climatiques autour du Léman

2.1.1. Changement climatique dans les Alpes au 20e siècle

Le Léman, qui se situe dans la région alpine est soumis à un forçage atmosphérique propre à sa localisation. En effet, la situation géographique et la configuration des Alpes en font une région particulièrement intéressante pour de nombreuses études climatiques et environnementales dans la mesure où ce massif se situe à un «carrefour climatique» comprenant les influences océaniques, continentales, polaires, méditerranéennes et, à l'occasion, sahariennes. Les Alpes se situent dans l'une des régions les plus chaudes des latitudes moyennes de l'hémisphère Nord grâce à la proximité de l'influence régulatrice de l'océan Atlantique et du réservoir de chaleur que représente la mer Méditerranée.

La Fig. 1 montre l'évolution des anomalies des températures annuelles moyennes au cours du 20e siècle pour trois stations représentatives en Suisse. Les anomalies des températures moyennes correspondent aux différences entre les températures annuelles et une valeur moyenne calculée sur une période de référence (1961-1990). Les données globales décrites dans Jones et Moberg (2003) sont superposées sur ce graphique pour illustrer le fait que le changement de température dans les Alpes est plus important qu'à l'échelle planétaire. L'amplitude du réchauffement dans la région dès le début des années 1980 dépasse 1,5°C pour certaines stations telles que celles du Säntis ou de la Jungfraujoch, ce qui correspond à un réchauffement trois fois plus rapide que le réchauffement planétaire global (Diaz et Bradley 1997).

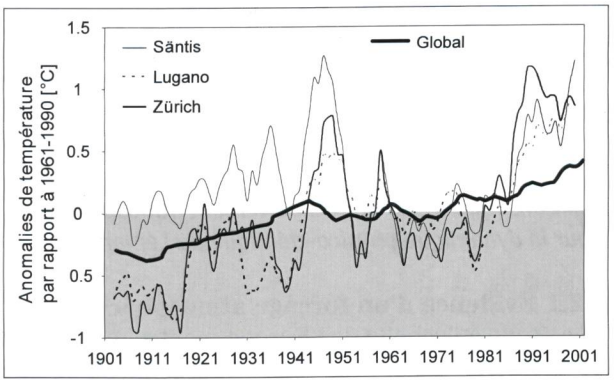

Fig. 1. Evolution des anomalies des températures moyennes en Suisse et comparaisons avec l'évolution planétaire au cours du 20e siècle.

Fig. 1. Evolution of mean temperature anomalies in Switzerland compared to the global mean changes during the 20th century.

2.1.2 Changement climatique possible et impacts sur les Alpes au 21e siècle

L'évolution climatique future a notamment été étudiée dans le cadre de projets européens tels que PRUDENCE (http;//prudence.dmi.dk) ou ENSEMBLES (www.ensembles-eu.org) en utilisant un ensemble de modèles climatiques régionaux centrés sur l'Europe, avec une résolution de 25-50 km, pour la période de référence 1961-1990 et la période future 2071-2100. Les projections des modèles montrent que le climat alpin de la dernière partie du 21e siècle sera caractérisé par des conditions hivernales plus douces et plus humides, d'une part, et des conditions estivales beaucoup plus chaudes et sèches, d'autre part. Selon les prévisions, les hausses des minimales hivernales à des altitudes relativement basses en Suisse, telles qu'à Bâle, Genève ou Zurich, atteindront 4°C, tandis que les températures estivales dépasseront de 5,5 à 6°C les valeurs de référence. La Fig. 2 illustre les variations des températures estivales sur les bords du Léman (Genève) pour 1961-1990 et 2071-2100 (Beniston 2004; Beniston et Diaz 2004). Selon les prévisions, ces variations affecteront aussi bien les valeurs moyennes (courbe inférieure) que les valeurs caniculaires, définies par le 10% des valeurs supérieures de la distribution des températures maximales (aussi appelé, statistiquement parlant, le *quantile 90%*). Les valeurs enregistrées au Léman durant la canicule de 2003 sont superposées sur cette figure à titre de comparaison. Les résultats indiquent que l'événement de 2003 ressemble fort aux étés qui se manifesteront dans un climat plus chaud vers 2100 (par exemple, Schär et al. 2004, indiquent que 50% des étés du futur ressembleront à l'événement de 2003 en Europe).

Les changements des précipitations dans les Alpes du Nord verront une augmentation d'environ 25%, alors que les précipitations estivales devraient baisser de plus de 30% (Beniston 2006); avec des changements plus modestes au printemps et en automne. Selon Christensen et Christensen (2003), la baisse des précipitations estivales moyennes pourrait être simultanément accompagnée d'une forte augmentation des pluies extrêmes, potentiellement dévastatrices, dans plusieurs parties de l'Europe, y compris dans les Alpes. Les modèles montrent, en effet, que si les précipitations annuelles moyennes restent pratiquement inchangées dans les climats actuel et futur, la fréquence des épisodes de sécheresse pourrait s'accroître de plus de 30% et celle des événements de précipitations fortes (au-delà d'un seuil

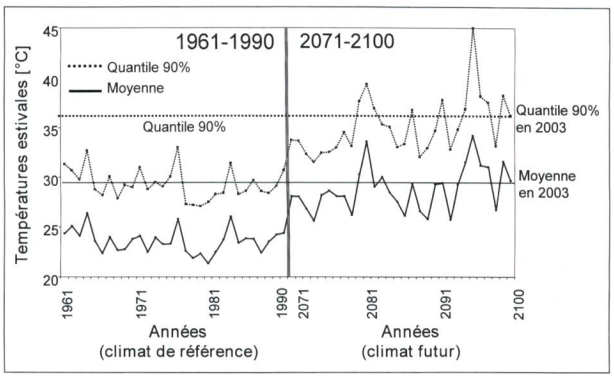

Fig. 2. Evolution des températures moyennes estivales au Léman (Genève) observées pour la période 1961-1990 et simulées pour les 30 dernières années du 21e siècle. Le quantile 90% se rapporte au 10% des températures les plus élevées. La moyenne et le quantile 90% pour 2003 sont également indiqués sur ce graphique.

Fig. 2. Evolution of mean summer temperatures in Geneva, observed for the 1961-1990 baseline period and simulated for the last 30 years of the 21st century. The 90% quantile refers to the 10% most extreme temperatures of the distribution. The mean and 90% quantile for the heat-wave summer of 2003 are also indicated on this graph.

de 50 mm/jour ou plus, ce qui peut provoquer des inondations ou des instabilités de pente) de 25-35% selon le scénario d'émissions de gaz à effet de serre.

Dans les Alpes, d'autres facteurs s'ajoutent aux régimes de précipitations pour déterminer les quantités d'eau qui s'écoulent dans des rivières comme le Rhône ou le Rhin, en particulier la neige et la glace. Selon l'ampleur du réchauffement, il est possible que 50-90% des glaciers alpins pourraient disparaître d'ici 2100, et que le volume de neige total diminue de moitié. Les systèmes hydrologiques réagiront à ces multiples facteurs – neige, glace, changements saisonniers des régimes de précipitations, chaleur estivale et douceur hivernale – comme indiqué pour la partie suisse du bassin du Rhône dans la Fig. 3 (Beniston 2012). On constate que le Rhône pourrait connaitre des risques élevés de crues hivernales mais également présenter de forts étiages estivaux. Entre le climat actuel et le climat futur, les rivières du nord des Alpes prendraient de plus en plus un caractère semblable aux rivières des Alpes méditerranéennes, comme par exemple la Durance.

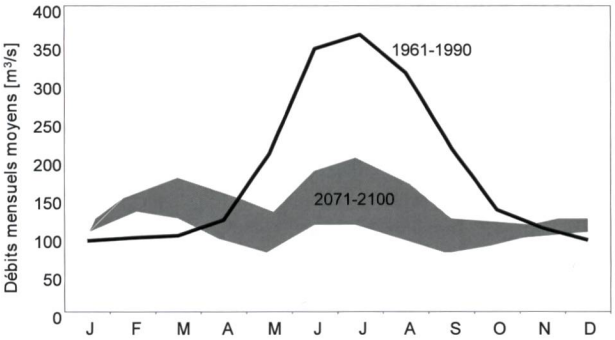

Fig. 3. Changements des régimes de débit pour la partie alpine du Rhône (principal affluent du Léman) entre le «climat actuel» (1961-1990; observé) et le «climat futur» (2071-2100; simulé), sur une base mensuelle, moyennés sur 30 ans. La zone grise indique les changements possibles en fonction de l'amplitude du réchauffement atmosphérique futur.

Fig. 3. Changes in discharge for the alpine segment of the Rhone River (principal inflow into the Lake of Geneva) between "current climate" (observations for 1961-1990) and "future climate" (simulations for 2071-2100), on a yearly basis, averaged for each 30-year period. The grey zone highlights the possible changes in surface flows according to the amplitude of future climate change.

Les conditions de sécheresse estivale à l'avenir expliquent en grande partie le réchauffement particulièrement important qui se manifestera dans les Alpes. La nébulosité sera réduite durant les mois d'été; de ce fait, il y aura plus d'énergie solaire disponible pour réchauffer la surface; en outre, la sécheresse des sols imposera une rétroaction positive sur les températures atmosphériques. C'est ce que nous avons vécu pendant la canicule de 2003 en Europe, une saison certes exceptionnellement chaude mais également particulièrement sèche. En revanche, l'accroissement des précipitations hivernales sera probablement accompagnée d'une augmentation du manteau neigeux à des altitudes plus élevées qu'aujourd'hui, et de la pluie en-dessous de 1500 m d'altitude environ (Beniston et al. 2003).

Dans un climat qui change, certains phénomènes météorologiques extrêmes pourront se manifester de manière plus fréquente et/ou intense. En raison du volume des précipitations intenses et de leur interaction avec le relief, on pourrait assister à des évènements fréquents de glissements de terrain, de coulées de boues, de laves torrentielles, etc. Des précipitations extrêmes qui se manifesteraient au printemps par exemple, associées à la fonte des neiges, pourraient accroître la fréquence des inondations et la sévérité des impacts sur l'environnement naturel et sur les infrastructures.

2.2. Conséquences d'un réchauffement atmosphérique pour la dynamique physico-chimique du Léman

2.2.1 Evidence d'un forçage atmosphérique

Une étude à l'échelle de l'Europe montre que sur les 20 dernières années les températures mesurées au fond d'une dizaine de lacs, dont le Léman, sont en augmentation (soit environ 0,1 à 0,2°C par décennie). Le réchauffement des eaux profondes du Léman n'est pas régulier mais se fait en dent de scie, au grès des aléas météorologiques hivernaux (Fig. 4A). Les chutes brutales de température correspondent à des évènements de mélange intense ou de retournement complet du lac (brassage jusqu'au fond). Cette dynamique a également été observée dans d'autres lacs profonds de la région alpine (Livingstone 1997). Toutefois, elle peut présenter des formes différentes selon les lacs car elle est fortement dépendante de leurs caractéristiques, à savoir la profondeur, l'exposition au vent, le degré de méromixicité (Livingstone 1997).

Le synchronisme dans l'évolution des températures témoigne d'un forçage commun qui s'exerce sur l'ensemble de l'Europe (Dokulil et al. 2006). Ce forçage est d'origine atmosphérique, il s'agit de l'Oscillation Nord Atlantique (NAO), un phénomène météorologique qui se mesure par la différence de pression atmosphérique entre l'anticyclone des Açores et la dépression d'Islande. Ce phénomène influence fortement les conditions météorologiques locales (températures de l'air, pluviométrie) qui à leur tour, conditionnent les échanges d'énergie entre l'atmosphère et le lac. D'après Paeth et al. (1999), les gaz à effet de

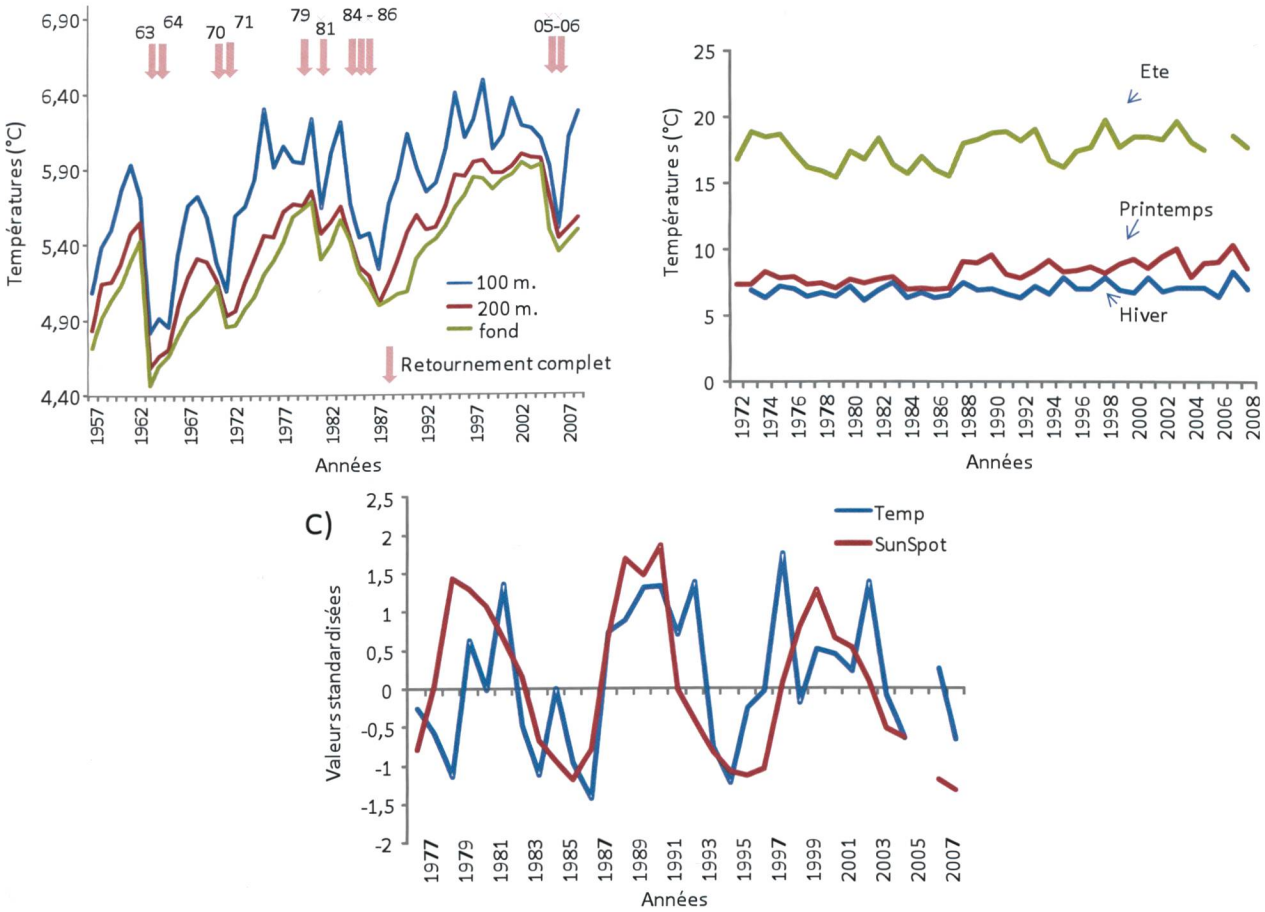

Fig. 4. A) Evolution des températures annuelles mesurées à 100, 200 et 309 m dans le Léman au cours des dernières décennies. Les années de retournement complet du lac sont indiquées par des flèches. B) Evolution des températures de surfaces (0-10 m) en hiver, au printemps et en été C) Evolution comparée des températures de surface estivales et les tâches solaires.

Fig. 4. A) Long-term changes in annual mean temperatures measured at 100, 200 and 309 m. The years with a complete mixing are indicated by an arrow. B) Long-term changes in winter, spring and summer temperatures measured in the upper 10 meters. C) Evolution of summer water temperatures (0-10 m) compared to inter-annual changes in indices of sunspots.

serre pourraient conduire à la stabilisation de la NAO dans sa phase positive. Si tel est le cas, les hivers chauds deviendraient la norme en Europe.

La NAO agit essentiellement en période hivernale. En été, son influence est moindre, les températures étant principalement contrôlées par d'autres phénomènes atmosphériques tels que ceux mesurés par l'indice nord tropical ou l'oscillation atlantique (Molinero et al. 2007).

Les températures de la strate d'eau (0-10 m) dans laquelle a lieu l'essentiel de l'activité phytoplanctonique, sont également fortement influencées par la NAO (Anneville et al. 2002a). Sur la période étudiée (1972-2008), les températures dans cette strate présentent également une tendance nette à l'augmentation. En hiver et au printemps on distingue deux périodes distinctes; une période froide puis, à partir de 1988 une période chaude (Fig. 4B). En été, la tendance au réchauffement de cette strate est minime mais s'accompagne de fluctuations thermiques caractérisées par une cyclicité fortement corrélée avec celle des tâches solaires (Fig. 4C). Cette corrélation suggère donc également une influence de l'activité solaire, en période estivale, sur les températures de surface (0-10 m) du Léman.

A l'échelle de l'année on constate que les différentes couches de la colonne d'eau ne se réchauffent pas à la même vitesse. On observe un phénomène identique dans le lac de Zurich (Livingstone 2003). Cette dynamique à plusieurs vitesses, indique une modification dans la structure thermique du lac, à savoir une intensification de la stratification (une augmentation de la différence de température entre les couches de surface chaudes et les couches de fond froides en été) et une extension de la période de stratification, celle-ci apparaissant plus tôt et disparaissant plus tard dans l'année (Figs. 5A et 5B).

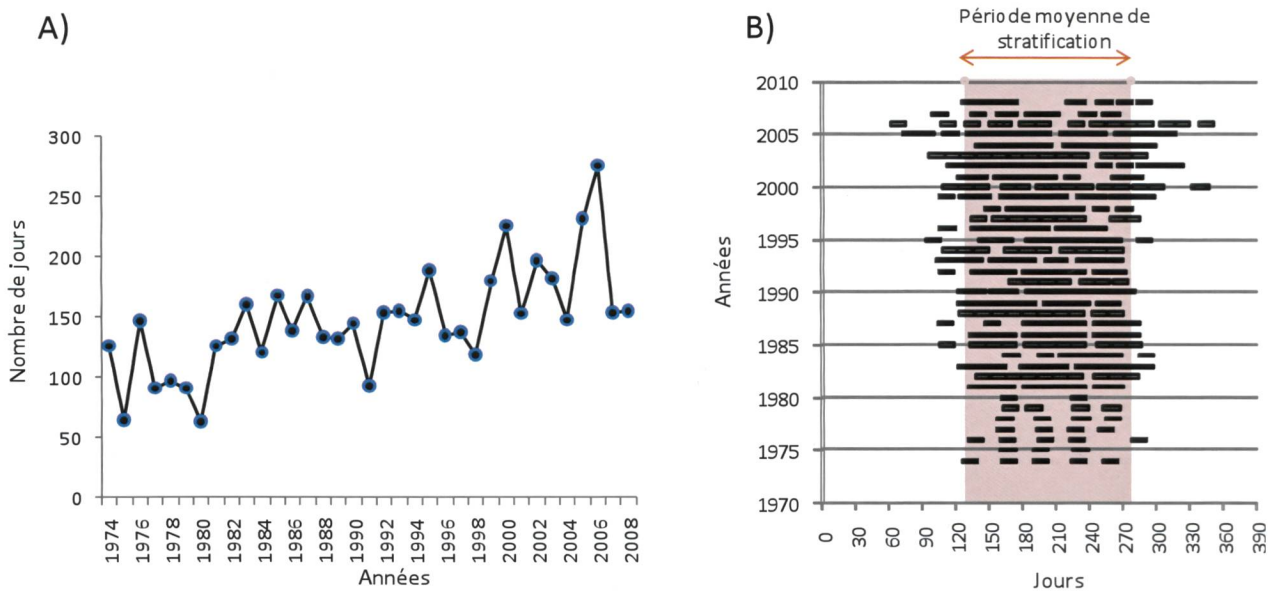

Fig. 5. A) Evolution interannuelle de la durée de la période de stratification thermique. B) Evolution des dates d'apparition et de disparition de la stratification thermique.

Fig. 5. A) Inter-annual changes in the duration of the thermal stratification. B) Changes in the date of occurrence and disappearance of the thermal stratification.

2.2.2. Projection des impacts du climat futur

L'évaluation des impacts du climat dans le futur se réalise à l'aide de modèles numériques. Pour le Léman, plusieurs modèles hydrodynamiques ont été testés et jugés sur leur capacité à reproduire les conditions thermiques observées au point central du lac (station de référence) qui correspond à sa zone la plus profonde. Le modèle à une dimension, SIMSTRAT s'est montré performant et a été sélectionné (Perroud et al. 2009). Les entrants météorologiques qui ont servi à piloter ce modèle de lac, proviennent de modèles de climat utilisant différents scénarios d'émission de CO_2 (Perroud et Goyette 2010; 2012). Que l'on soit face à un doublement ou à un triplement des concentrations en CO_2 par rapport aux valeurs de l'aire préindustrielle (scénario pessimiste), les simulations indiquent que le lac dans son entier pourrait se réchauffer.

Par exemple, une simulation avec un triplement des concentrations (limite supérieure de la fourchette des prévisions émises par le GIEC) indique une augmentation annuelle des températures relativement homogène du fond du lac jusqu'à 20 m de profondeur, avec des variations comprises entre 2,1°C et 2,3°C. En revanche, plus proche de la surface, les augmentations de température sont plus marquées (entre 2,3°C et 3,2°C à la surface). Cette différence entre couches intensifie le gradient de température dans le métalimnion et tend à augmenter la stabilité de la colonne d'eau. En période stratifiée, le lac sera alors segmenté en 3 parties, avec des tendances bien distinctes au réchauffement; +4°C dans les 4 premiers mètres (soit une augmentation plus forte que celle des températures annuelles de l'air), +2°C dans la couche moyenne, alors que dans l'hypolimnion, les changements correspondent à ceux observés avant la stratification. Pour ce même scénario, les augmentations de température de l'épilimnion fluctuent au gré des saisons. On observera ainsi des minima en hiver et des maxima en été. Toutefois, l'augmentation mensuelle des températures dans cette couche superficielle reste inférieure à celle des températures de l'air. A la fin de l'hiver, le refroidissement des eaux de surface sera atténué par le mélange avec des eaux hypolimniques plus chaudes, maintenant ainsi l'épilimnion à des températures proches de celles de l'hypolimnion. La thermocline sera à la même profondeur qu'aujourd'hui (sauf en automne) mais elle sera plus marquée. La période de stratification sera plus longue d'environ 3 semaines (précocité de la mise en place et retard dans la déstratification en raison d'une plus forte stabilité de la colonne d'eau). Les brassages complets seront moins fréquents, principalement en raison du raccourcissement de la période faiblement stratifiée. Néanmoins, les augmentations de température, similaires dans toute la colonne en début d'année, laissent penser que des renversements (brassages complets) pourraient toujours avoir lieu occasionnellement.

Ces résultats donnent une idée sur la manière dont un fort changement de climat pourrait affecter la thermie du Léman. Toutefois, cette étude n'est pas exhaustive. La meilleure façon d'augmenter le niveau de confiance serait d'utiliser conjointement plusieurs modèles de climat de grande échelle, diverses tech-

niques de réduction d'échelle, afin de dériver un climat local et de prendre en compte plusieurs scénarios d'émissions.

2.2.3. Impact du forçage météorologique sur la chimie du lac

Le Léman est le siège d'un cycle annuel comportant 3 mécanismes fondamentaux contrôlés par les conditions atmosphériques; la production, la consommation et la décomposition. Ces trois mécanismes s'enchaînent le long de la colonne d'eau et au cours de l'année (Lazzarotto 2005) et conditionnent les teneurs en éléments minéraux et oxygène nécessaires à la biocénose.

Le cycle annuel commence à la fin de l'hiver avec le brassage des eaux. Ce dernier résulte du refroidissement des couches supérieures et de l'action mécanique du vent. Au printemps, l'augmentation de la température de l'air et l'ensoleillement réchauffent les couches superficielles et conduisent à une stratification thermique qui permettra le développement du phytoplancton. Cette production végétale consomme les nutriments présents dans la couche superficielle. Ces nutriments proviennent d'une part des apports du bassin versant et d'autre part de la remise à disposition des nutriments minéralisés dans les couches profondes du lac. La matière organique végétale qui sédimente au fond du lac est décomposée en substances minérales par l'activité bactérienne. Ce processus de minéralisation remet donc à disposition les nutriments mais consomme l'oxygène dissous ou à défaut d'autres composés pouvant être réduits.

En homogénéisant chimiquement l'ensemble de la colonne d'eau, le brassage du lac est donc un évènement essentiel au fonctionnement biologique. Le mélange des eaux entraîne deux phénomènes majeurs; la réoxygénation des couches profondes à partir de la surface et la remise à disposition en surface des nutriments qui avaient été minéralisés dans les couches inférieures. Cependant le Léman étant considéré comme un lac creux (rapport profondeur moyenne / superficie; 6.3), le brassage se limite alors généralement aux couches supérieures entre 100 et 200 m et ne permet pas régulièrement une homogénéisation de l'ensemble de la colonne d'eau.

La dynamique du phosphore au fond du lac est dépendante de l'oxygénation du fond, et donc du brassage. Dans des conditions oxydantes, le phosphore reste au fond du lac et peut être «piégé» dans les sédiments du fait principalement de liaisons avec des hydroxydes de fer et de manganèse. En conditions réductrices, ce phosphore peut être remis en suspension dans les couches profondes. Un brassage après une longue période anoxique peut donc entraîner une augmentation ponctuelle du phosphore dans la couche euphotique. Mais plusieurs brassages consécutifs maintenant une bonne oxygénation du fond limiteront la remise en suspension du phosphore. En ce cas, les nutriments disponibles pour la production photosynthétique proviennent principalement des apports du bassin versant.

Nous observons que depuis 1999 le fond du lac est toujours réoxygéné au-dessus de 2 mgO_2/L alors que ce n'était pas le cas dans le reste de la chronique. Entre 1979 et 2008, le brassage complet du lac a été observé 7 fois (Fig. 4A). Malgré le radoucissement des hivers, aucune tendance n'est actuellement visible concernant la fréquence des brassages complets. Ainsi les évolutions observées en termes de teneurs en oxygènes dans le fond du lac semblent plus liées au processus de réoligotrophisation qu'à une influence climatique.

Avec la réoligotrophisation du Léman (Anneville et al. 2002a), la dynamique annuelle de composition du lac en phosphore dissous a changé. Avant les années 2000, le phosphore dissous était en excès et pas entièrement consommé. Depuis les années 2000, il est très vite consommé au printemps et reste à l'état de trace toute l'année. Si le brassage n'est pas assez important, comme lors de l'hiver 2007 qui fut particulièrement chaud, la couche superficielle est déjà déphosphatée avant la reprise de l'activité photosynthétique printanière. Le fait que le brassage soit efficace ou non détermine désormais une partie importante du stock initial de phosphore dissous en surface et donc disponible pour le développement du phytoplancton.

Si les prédictions des modèles hydrodynamiques sont avérées et que le réchauffement climatique réduise la fréquence des brassages complets, les couches superficielles ne seraient alors plus enrichies en nutriments. Ce qui, au début de la stratification thermique, constituerait des conditions limitantes pour le développement du phytoplancton. L'essentiel du

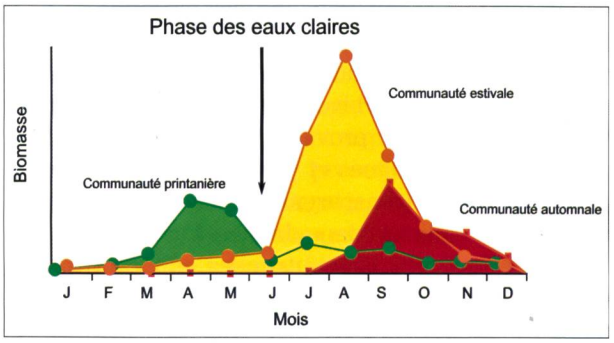

Fig. 6. Exemple de dynamique saisonnière de la communauté phytoplanctonique au Léman.
Fig. 6. Annual pattern of seasonal successions of phytoplankton community in Lake Geneva.

phosphore des couches superficielles proviendraient principalement des apports du bassin versant. A l'inverse, les couches profondes, enrichies en nutriments par la minéralisation, voir le relargage des sédiments, renfermeraient un stock en attente pouvant être remis à disposition de façon occasionnelle et contribuant ainsi à une fertilisation accrue du lac.

3. Climat et peuplement pélagique

3.1. Evidences de la sensibilité du plancton au forçage météorologique

Les données planctoniques sont obtenues dans le cadre du suivi réalisé par la CIPEL. Les prélèvements sont mensuels et, depuis 1981, bimensuels en période de développement phytoplanctonique (printemps, été et automne). L'échantillonnage est réalisé en un point situé au milieu du lac (station SHL2). Le phytoplancton est prélevé avec une bouteille intégratrice Pelletier (Brevet INRA 1978). L'échantillonnage était réalisé sur les 10 premiers mètres jusqu'en 2000, les échantillons sont maintenant prélevés sur les 18 premiers mètres. Les échantillons d'eau sont ensuite fixés au Lugol et les espèces phytoplanctoniques sont identifiées et comptées à la station d'hydrobiologie lacustre INRA-CARRTEL selon la méthode d'Utermöhl (1958). Le zooplancton est prélevé à l'aide d'un filet de vide de maille de 200µm lors de traits verticaux depuis 50 m jusqu'à la surface. Les échantillons sont fixés au formol. L'identification des espèces et le dénombrement sont réalisés sous microscope à la station d'hydrobiologie lacustre INRA-CARRTEL.

Dans les lacs profonds périalpins, les communautés planctoniques présentent une dynamique saisonnière (Fig. 6) caractérisée par une faible production et de faibles abondances en hiver. Au début de printemps, l'arrivée des beaux jours se caractérise par l'accroissement de l'intensité lumineuse, le réchauffement des eaux et le développement d'une stratification thermique qui, dans les lacs profonds comme le Léman, permet la stabilisation de la colonne d'eau et la croissance du plancton. Par la suite, la prédation du zooplancton herbivore sur le phytoplancton devient telle, qu'elle provoque une baisse de l'abondance des micro-algues et par conséquent une augmentation de la transparence; d'où l'expression de «phase des eaux claires» donnée à cet évènement caractéristique des lacs eutrophes et mésotrophes. Après la phase des eaux claires, une nouvelle communauté d'algues s'installe. Elle est constituée d'espèces de grande taille. A la fin de l'été, ces dernières font place à un autre cortège floristique dont les espèces présentent des caractéristiques leur permettant de résister aux conditions automnales.

Au fil des ans, les forçages physico-chimiques (variations des températures, de la stratification…) qui contribuent à l'existence des successions d'espèces au cours des saisons, évoluent en intensité et dans leur date d'apparition. Les dynamiques saisonnières du phytoplancton et du zooplancton s'en voient donc modifiées. Par ailleurs, ces deux compartiments étant fortement liés, des modifications dans l'un provoquent, par effet «top-down» ou «bottom-up», des modifications sur l'autre. Ainsi, les modifications liées à l'évolution du changement climatique sont principalement des changements dans la phénologie d'évènements clés et dans l'abondance de certains taxons.

3.1.1. Variations dans la date d'apparition de la phase des eaux claires

Avec l'évolution des conditions météorologiques, on observe, dans le Léman, des changements dans la date d'occurrence de certaines étapes de la dynamique saisonnière. Depuis le milieu des années 1970, on note des variations dans la date du démarrage du zooplancton au printemps. Ce démarrage du zooplancton est fortement lié aux températures de fin d'hiver/début printemps (Anneville et al. 2002a). Ainsi, les températures plus clémentes observées depuis 1988 (Fig. 4B) permettent un développement précoce des organismes zooplanctoniques. Par conséquent, la pression de prédation qu'exerce le zooplancton sur le phytoplancton a lieu également plus tôt dans l'année, ce qui se traduit par un décalage de la date d'apparition de la phase des eaux claires, cette dernière étant plus précoce dans les années 1988-2000 que dans les années 1970-80 (Fig. 7A). Il est intéressant de noter que cette modification dans la date d'apparition de la phase des eaux claires s'observe à l'échelle de l'Europe et pas uniquement dans le Léman (Straile et al. 2003). Une telle observation confirme donc une origine climatique (Fig. 7B).

3.1.2. Modification des modèles de successions saisonnières

Les cladocères présentent un modèle de succession très marqué et caractérisé par des individus herbivores au printemps puis les grandes espèces carnivores en été. L'année 2003, référencée comme une année record en termes de température, est marquée par un profond bouleversement de cette dynamique (Anneville et al. 2010). Pendant l'été 2003, c'est-à-dire au moment de la canicule, certaines espèces herbivores sont plus abondantes que d'ordinaire. Et paradoxalement, le modèle des successions saisonnières est très proche de celui du Lac d'Annecy, un écosystème oligotrophe. Pour cette communauté zooplanctonique, la canicule semble donc avoir eu un effet «oligotrophisant». L'hypothèse avancée pour expliquer cette anomalie dans les successions saisonnières est liée à la présence d'une stratification thermique exceptionnelle. En effet, cette stratification li-

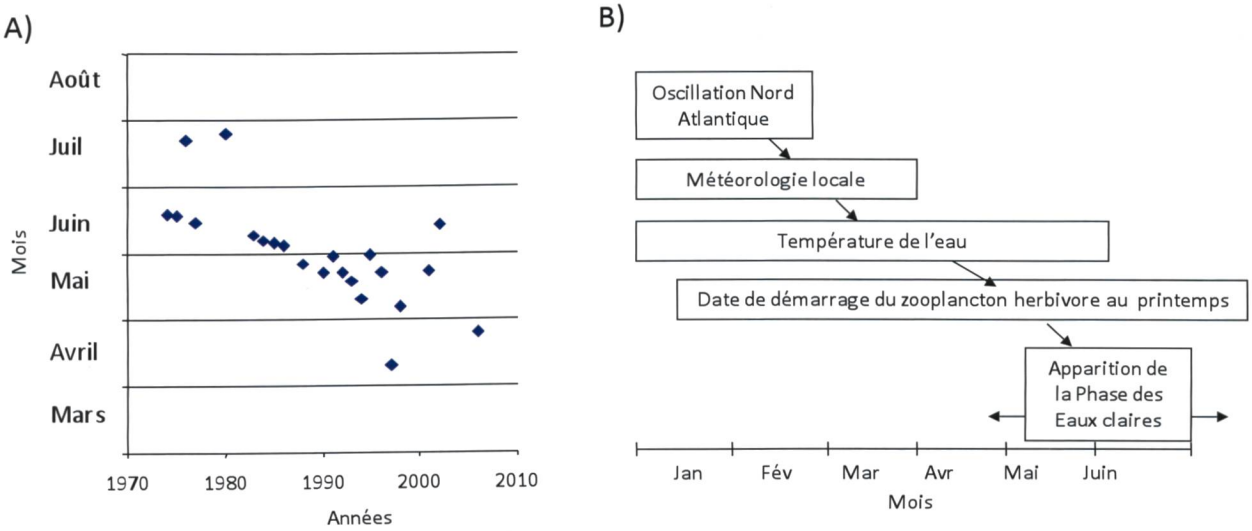

Fig. 7. A) Evolution interannuelle du début de la phase des eaux claires. B) Schéma explicatif de la variabilité dans la date d'apparition de la phase des eaux claires observées dans les lacs d'Europe Centrale (d'après Straile 2002).

Fig. 7. A) Inter-annual changes in the timing of the clear-water phase. B) Schematic diagram explaining variability in the timing of the clear-water phase observed in several lakes of Central Europe (from Straile, 2002).

miterait les apports de nutriments depuis le métalimnion et par conséquent réduirait le développement du phytoplancton dans les couches supérieures et conduirait à des conditions épilimniques proches de celles observées dans les lacs oligotrophes (Anneville et al. 2010).

3.1.3. Variations dans les abondances de certains taxons phytoplanctoniques, exemple des cyanobactéries

En hiver, le phytoplancton est actuellement plus abondant que dans les années 1970 et 1980. On peut supposer ici qu'il s'agisse de la conséquence d'hivers plus doux (Anneville et al. 2008). Cette communauté phytoplanctonique pompe les nutriments du milieu, ce qui entraine, avec la baisse globale des concentrations en phosphore, une déplétion plus précoce en phosphore et sur une plus grande profondeur. Ce changement dans la dynamique du phosphore a vraisemblablement des conséquences sur la dynamique des successions phytoplanctoniques et est probablement l'explication pour l'apparition dès l'été de formes habituellement automnales (Anneville et al. 2002a,b).

De nombreuses études prédisent que le réchauffement climatique favorisera la manifestation d'évènements caractéristiques des milieux eutrophes comme le développement des cyanobactéries. L'observation détaillée des données phytoplanctoniques récoltées par la CIPEL depuis 1974 met en évidence une légère augmentation de l'abondance des cyanobactéries au cours du temps. Depuis le début des années 2000, les cyanobactéries, sont constamment présentes. La prudence est toutefois de rigueur en ce qui concerne les concentrations rapportées car la méthode d'échantillonnage a changé en 2000-2001, avec un échantillonnage réalisé avant cette date entre 0 et 10 m puis entre 0 et 20 m par la suite. La diversité des cyanobactéries a d'ailleurs significativement augmenté entre ces deux périodes (entre 10 et 12 puis entre 14 et 19 taxons) si bien qu'il est difficile de savoir si l'augmentation observée sur la période 1974-2008 est un artefact ou une réalité. Pour ces différentes raisons, d'autres études ont été réalisées sur la période 2000-2011 qui est homogène et pour laquelle la stratégie d'échantillonnage pour les cyanobactéries est adaptée. Ces études portaient sur l'impact d'évènements météorologiques particulièrement chauds qui peuvent être considérés comme proxy d'un climat futur (Gallina et al. 2011). Si les données prélevées au Léman ne permettent pas, pour le moment, de conclure à une quelconque influence des canicules estivales sur l'abondance des cyanobactéries, des hivers plus chauds au contraire, sont associés avec des abondances relatives et absolues de cyanobactéries plus importantes.

On peut également s'interroger sur l'invasion possible du Léman par de nouvelles espèces d'origine tropicale ou d'espèces déjà présentes dans la région périalpine comme *Microcystis aeruginosa* dont des développements exceptionnels ont été vus dans le lac voisin du Bourget durant l'été 2009.

Toutes ces modifications dans la phénologie et l'abondance du plancton auront des impacts en cascades sur les réseaux trophiques supérieures. Toutefois, selon la date et l'intensité à laquelle ces changements apparaissent, ils ne toucheront pas de la même façon

toutes les espèces piscicoles. A savoir que dans le cycle de vie des poissons, il existe des phases critiques pendant lesquelles les individus sont très sensibles aux conditions environnementales. L'impact des changements météorologiques sur les réseaux trophiques supérieurs est abordé en détail dans les paragraphes suivants.

3.2. Effet des variations de température sur les espèces piscicoles inféodées aux eaux froides

3.2.1. Un cycle de reproduction contrôlé par la température

L'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) et le corégone (*Coregonus lavaretus*) encore appelé Féra ou Lavaret, pondent dans le Léman à partir de la fin novembre jusqu'à la mi-janvier. Le pic d'activité de fraie se produit généralement pendant la première quinzaine de décembre pour l'omble chevalier et pendant la deuxième quinzaine de décembre pour le corégone.

C'est au cours des étapes qui précèdent ou qui suivent la fraie que l'omble chevalier se révèle particulièrement inféodé aux eaux froides. L'omble recherche pour frayer des milieux particulièrement froids. L'omble chevalier du Léman constitue avec celui du Bourget les populations naturelles les plus au sud de l'aire de répartition de cette espèce. Il n'est donc pas surprenant que le réchauffement climatique puisque constituer une menace potentielle pour sa reproduction.

Une série d'expérimentations sur l'omble chevalier du Léman réalisées dans les installations expérimentales de l'INRA à Thonon, qui sont situées en bordure du lac et alimentées avec de l'eau pompée sous la thermocline, ont mis en évidence le rôle de la température de l'eau sur le déclenchement de l'ovulation (l'obtention des œufs) chez ce poisson et sur la qualité des gamètes. Les premiers essais de production d'œufs avec un cheptel de géniteurs d'omble chevalier en écloserie, ont abouti à de mauvais résultats (blocage de la ponte, production d'œufs présentant une mauvaise viabilité) au Canada (Papst et Hopky 1984) comme en France (Gillet 1991b). Ces mauvais résultats ont été le point de départ des travaux de recherche sur les effets de la température sur le cycle reproducteur de l'omble chevalier.

Chez l'omble chevalier du Léman acclimaté dans des bacs à température contrôlée, l'ovulation des femelles et la spermiation des mâles (obtention de la laitance) sont complètement bloqués lorsque la température de l'eau dépasse 10°C. A 5°C, l'émission des œufs et de la laitance se produisent spontanément et l'ensemble de la population de femelles mûrit en 1,5 mois environ, ce qui correspond à peu près à la durée de la période de ponte des poissons sauvages (Gillet 1991b). Lorsque les femelles sont maintenues dans un bac à 8°C pendant la période de fraie, les ovulations spontanées sont peu nombreuses et la période de fraie de l'ensemble de la population dure beaucoup plus longtemps qu'à 5°C. Le transfert des poissons de 10 à 5°C permet de lever l'inhibition de l'ovulation en 1 à 2 semaines et le passage de 8 à 5°C accélère le rythme des ovulations. D'autres observations réalisées dans les installations expérimentales de l'INRA confirment le rôle stimulant de la baisse des températures sous le seuil de 7°C pour le déclenchement de l'ovulation; les ovulations des femelles sont plus précoces les années où la température de l'eau décroît rapidement à la fin de l'automne tandis que lorsque l'eau reste à 8°C jusqu'à la fin de décembre, la période des ovulations est tardive, la majorité des femelles ovule début janvier. Ainsi, en automne les températures de l'eau du lac doivent descendre à des valeurs inférieures à 7°C pour que se produisent les phénomènes endocriniens qui déclenchent l'ovulation et la spermiation (Gillet et Breton 2009; Gillet et al. 2011).

On ne dispose pas d'autant d'observations sur les effets de la température au cours de la période de reproduction du corégone. A 10°C, les corégones du Léman élevés en bac d'élevage n'arrivent pas à ovuler (Gillet, données non publiées). Des observations anciennes réalisées dans le lac de Constance montrent que la date de fraie du corégone (le *Coregonus lavaretus wartmani*, très proche de celui du Léman) est d'autant plus précoce que la température moyenne des eaux de surface du lac est froide en décembre (Numann 1970). Dans ce lac, il semble qu'il soit nécessaire que la température s'abaisse sous un seuil de 7°C pour stimuler le début de la fraie (donc l'ovulation des femelles). Il est vraisemblable qu'un seuil thermique du même ordre contrôle le déclenchement de la fraie des corégones du Léman. En effet les pêches de géniteurs, pour faire des œufs destinés au repeuplement, sont réalisées plus tôt dans l'année, dès la mi-décembre les années où la température est plus froide que la moyenne. Il est possible d'avancer l'hypothèse selon laquelle l'apparition de populations de corégone allant frayer dans les affluents du Léman mais aussi dans ceux d'autres lacs périalpins (Rhulé et Kindle 1992) serait une conséquence du réchauffement climatique car l'eau des affluents décroît plus rapidement sous le seuil de 7°C que celle de la zone littorale des lacs, en raison de l'inertie thermique de ceux-ci.

3.2.2. Un taux de survie des œufs assujetti aux variations des températures

La température de l'eau influence fortement la survie des œufs produits par l'omble chevalier. Au cours du développement embryonnaire les mortalités aug-

mentent dès que la température de l'eau dépasse 8°C (Jungwrith et Winkler 1984). Lorsque les femelles ovulent à 5°C, la plupart des pontes présentent une survie élevée (environ 90% de survie au stade oeillé*) tandis que celles qui ovulent vers 8°C produisent des œufs dont la survie au stade oeillé est seulement de 58% et celles qui ovulent à des températures supérieures produisent des œufs dont la survie est presque nulle (Gillet 1991b; Gillet et al. 1996). Des expérimentations ont montré que les ovules perdent en 3 ou 4 jours après l'ovulation leur aptitude à être fécondée lorsque la température dépasse 8°C tandis qu'ils restent fécondables pendant plus de 8 jours à 5°C (Gillet 1991b).

Des expériences sur le corégone ont également montré que, pour cette espèce, la survie des œufs de corégone est diminuée lorsque la température de l'eau dépasse 8°C pendant la fraie (Gillet 1991a).

3.2.3. Effet de la température sur l'abondance des stocks

Actuellement la fraie du corégone tend à devenir un peu plus tardive qu'autrefois en raison du réchauffement de l'eau, mais ce phénomène est compensé par un développement embryonnaire légèrement accéléré par le réchauffement de l'eau. Aussi les œufs du corégone du Léman continuent à éclore à peu près dans le même intervalle de temps qu'autrefois. En revanche, les hivers plus doux liés aux phases positives de la NAO provoquent un démarrage plus précoce du zooplancton (Anneville et al. 2002a) dont se nourrissent les larves de corégone. Ainsi, depuis la fin des années 1980, les larves de corégones apparaissent dans un environnement déjà riche en nourriture. Par ailleurs, divers études ont mis en évidence le rôle de la température sur la vitesse de croissance des larves de corégone (Rey et Eckmann 1989; Perrier et al. 2012). Ces études montrent que dans un environnement plus chaud, les larves grandissent plus vite. Des larves qui grandissent vite sont moins longtemps sensibles à la prédation par les autres poissons (Hoagman 1973) et sont donc plus nombreuses à atteindre le stade adulte (Houde 1987). Dans le Léman, l'augmentation des températures a donc favorisé le recrutement des larves de corégone (Anneville et al. 2009).

Enfin, le corégone est un poisson très sensible au niveau trophique du milieu (Gerdeaux et al. 2006), le taux de survie des œufs étant très faible dans les milieux eutrophes (Müller 1992). Ainsi dans le Léman, le couplage entre un meilleur recrutement des larves de corégone et le retour du lac à un stade mésotrophe a permis une expansion de cette population de corégone et un stock qui atteint aujourd'hui des abondances records.

3.2.4. Conséquences de la poursuite du réchauffement

Le réchauffement, associé à l'amélioration de l'état trophique du lac, est pour le moment favorable au corégone. Mais cette population reste fragile car un réchauffement plus prononcé pourrait perturber le synchronisme entre la larve de corégone et ses proies ou diminuer la survie embryonnaire et/ou la viabilité des œufs. De plus, de nombreuses maladies bactériennes ou parasitaires sont favorisées par une élévation de la température de l'eau.

Au début de la fraie de l'omble, la température du Léman aux profondeurs (40-80 m) où sont situées la majorité des omblières se rapproche de 7°C. Lorsque la température aura dépassé ce seuil (Perroud et al. 2009), la reproduction de l'omble chevalier ne se déroulera plus dans un environnement thermique très favorable. On observera un étalement important de la période de ponte et une augmentation des pontes tardives. Au dessus de 8°C, la survie embryonnaire sera diminuée, d'autant plus que les besoins en oxygène des embryons augmenteront et que les valeurs actuelles de ce paramètre sont probablement encore critiques à cause de l'eutrophisation (Rubin 1990). Si la température se rapprochait de 10°C, la reproduction naturelle de l'omble deviendrait impossible dans le Léman.

3.3. Effet des variations de température sur les espèces piscicoles inféodées aux eaux chaudes (perche et gardon).

3.3.1. Une phénologie du cycle de ponte modulé par la température

La perche (*Perca fluviatilis*) du Léman pond durant la plus grande partie du mois de mai. Ce poisson dépose sa ponte sur des branchages, des plantes aquatiques ou des rochers dans la zone littorale du lac (Lang et Büttiker, 1985). La perche a la particularité de pondre tous ses œufs en une seule fois, sous la forme du ruban d'œufs dont la longueur et la largeur sont proportionnelles à la taille de la femelle génitrice. En dénombrant les pontes dans une surface donnée et en mesurant leurs largeurs, il est possible d'évaluer la quantité de femelles génitrices présentes et d'estimer la distribution en taille de celles-ci (Lang 1987; Gillet et al. 1995; Dubois et al. 1996; Lang 1999; Gillet et Dubois 2007.) De plus il est possible d'attirer fortement les perches sur des frayères artificielles ce qui permet d'examiner un grand nombre de pontes en observant ces frayères (Gillet et Dubois 1995). En utilisant cette technique, un suivi du déroulement de la fraie de la perche du Léman a été réalisé de 1984 à 2009 en zone littorale devant la station de l'INRA à Thonon. Chaque année, des frayères artificielles ont été immergées pendant la deuxième quinzaine d'avril

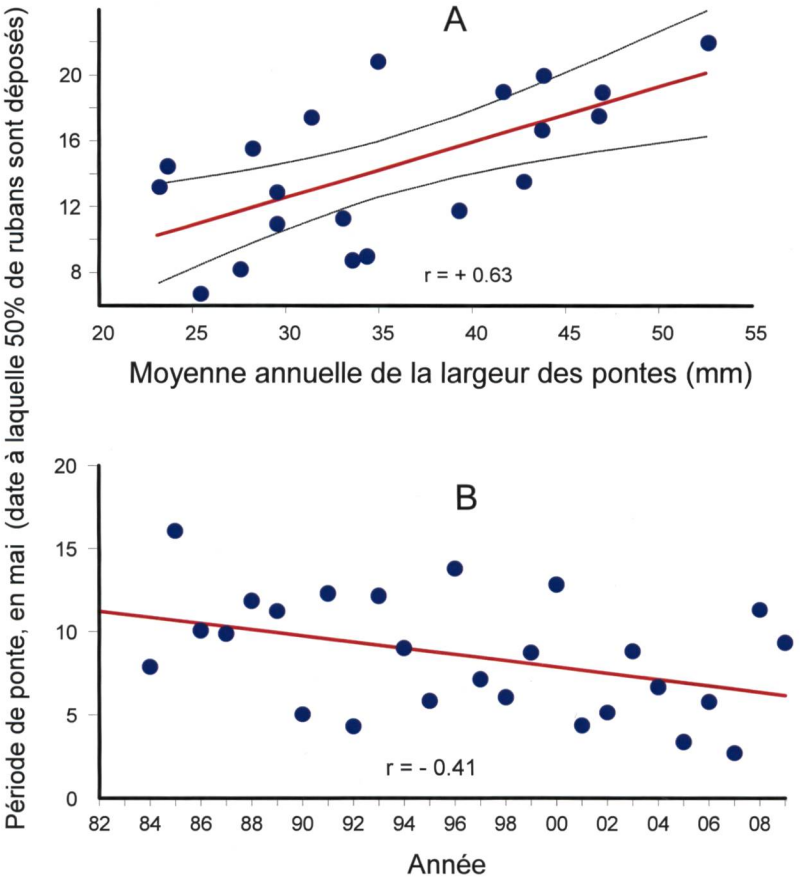

Fig. 8. A) Corrélation entre la date de ponte des perches et la taille moyenne des femelles. B) Evolution de la date de fraie estimée au cours des années.

Fig. 8. A) Correlation between the date of perch spawning period and the mean size of females. B) Evolution of the estimated date of perch spawning period from 1984 and 2009.

à 3 profondeurs; 4, 8 et 12 mètres. L'inspection bi ou tri-hebdomadaire des frayères, le dénombrement et la mesure de la largeur des pontes a permis d'estimer la durée de la fraie, son intensité et la taille moyenne des femelles génitrices. L'enregistrement de la température des eaux de surface ainsi que celles de l'eau à chacune des profondeurs où les frayères sont installées a permis d'établir des relations entre la température de l'eau et la date du début de la fraie, la durée de la période de fraie, l'intensité de l'activité de fraie et le choix, par les perches, des profondeurs où déposer leurs pontes.

Les perches commencent à frayer à la fin du mois d'avril lorsque la température de l'eau de surface atteint 10°C au cours de la deuxième quinzaine d'avril. Lorsque la température de l'eau reste vers 8°C à cette période, les perches commencent à frayer au début du mois de mai. Dans tous les cas, l'activité de fraie ne devient importante que lorsque la température de l'eau s'élève à 12°C vers 4 m (Gillet et Dubois 2007). A la fin de la fraie (fin mai ou début juin), lorsque la température de l'eau atteint ou dépasse 14°C à 4 et 8 m, les perches vont frayer plus en profondeur à 12 m. On a aussi constaté que dans le Léman la fraie était généralement plus précoce les années où les petites pontes d'une largeur d'environ 20 mm étaient abondantes que les années où la majorité des pontes sont de grande taille (largeur de 40 à 100 mm). Le réchauffement des eaux de surface du Léman est particulièrement important au mois de mai. L'augmentation de la moyenne mensuelle de température en mai est d'environ 2°C entre 1980 et 2009. Malgré cette augmentation des températures, il n'est pas possible de déceler un effet significatif du réchauffement de l'eau du lac sur la date de ponte des perches entre 1984 et 2009 en analysant les données brutes des dates de fraie car la forte corrélation qui existe entre la taille des femelles et leurs dates de ponte, associée aux fortes fluctuations interannuelles de la taille des perches, introduit une variabilité qui masque les effets du climat sur la phénologie de la fraie. Cependant si l'on retire statistiquement cette variabilité interannuelle due aux fluctuations de la taille des perches (Fig. 8A) il est possible de mettre en évidence que la fraie devient de plus en plus précoce en réponse au réchauffement climatique (Fig. 8B). Le gain de précocité est d'environ 5 jours en 26 ans.

Les gardons (*Rutilus rutilus*) du Léman frayent habituellement au cours de la deuxième quinzaine de mai ou de la première quinzaine de juin (Gillet et Dubois 1995). Le rythme annuel de développement des ovaires des gardons a été suivi dans le Léman pendant 8 années consécutives et la date du début de la fraie a été enregistrée chaque année sur les zones de frayère situées devant les ports de l'INRA et de Rives à Thonon depuis 1983. En 20 ans, la fraie du gardon a été avancée d'une quinzaine de jours (Gillet et Quétin 2006) en réponse au réchauffement de la température des eaux de surface du Léman (Fig. 9A).

3.3.2. Mécanismes impliqués dans le contrôle de la ponte chez le gardon

Lorsqu'on exprime le développement des ovaires en fonction du nombre de degrés jours écoulés depuis le 1er octobre, le développement des ovaires devient proportionnel au temps mesuré en somme de degrés jours (Figs. 9B et 9C). Cela signifie que le rythme de développement des ovaires est d'autant plus rapide et

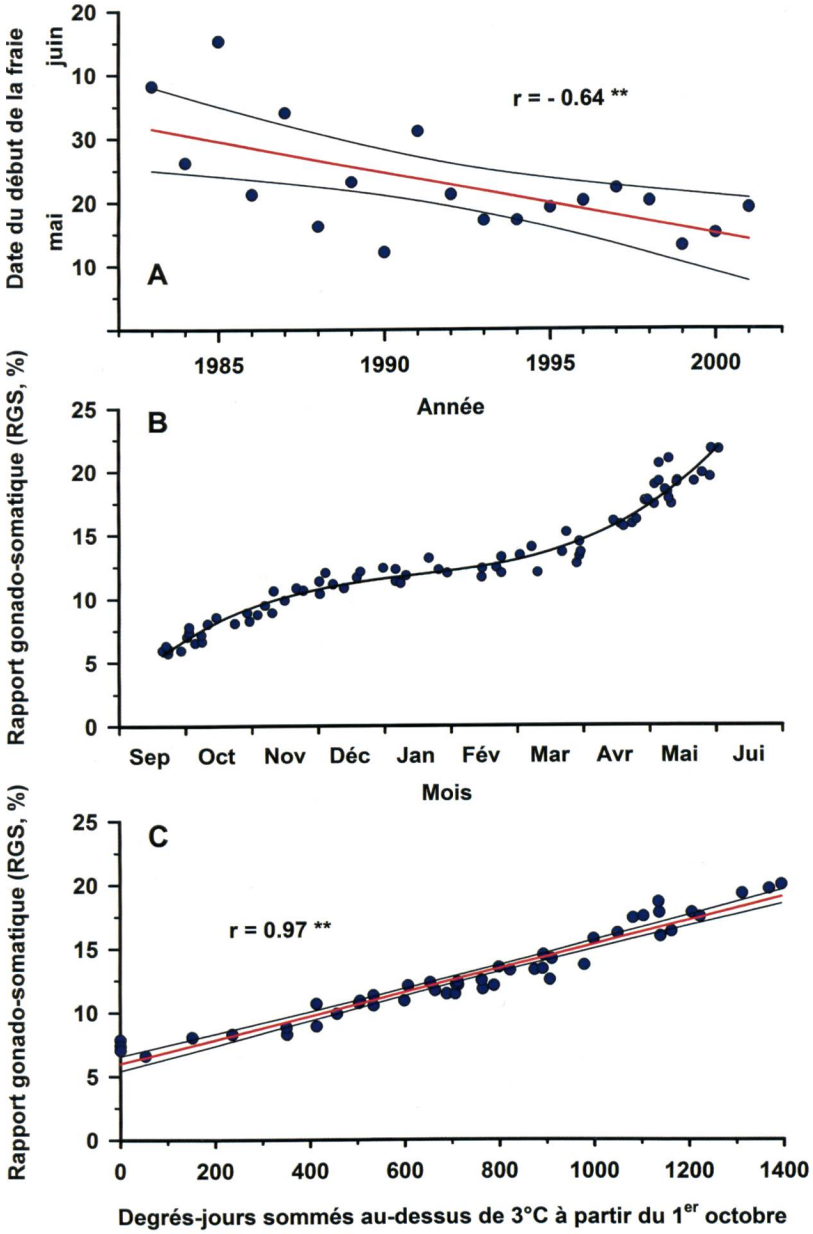

*Fig. 9. A) Evolution de la date de fraie du gardon de 1983 à 2001. (**: P< 0.01). B) Rythme de développement des ovaires d'octobre à mai, estimé par le rapport gonado-somatique (100×poids des ovaires/poids du corps) au cours de 8 années consécutives (d'octobre 1982 à mai 1989). C) Mêmes données, le temps en abscisse étant exprimé en degrés-jours, sommé au-dessus de 3°C (valeur correspondant au seuil thermique au-dessous duquel les ovaires arrêtent leur développement).*

Fig. 9. A) Evolution of the roach spawning period from 1983 to 2001. B) Dynamic of ovary development from October to May, estimated by gonado somatic index (100×ovary weight/body weight) during 8 following years (from October 1982 to May 1989). C) same data, time on the X axis was expressed as degrees days summed above 3°C (value corresponding to the thermal threshold below which ovaries stopped their growth).

les œufs sont d'autant plus gros chez les gardons du Léman que le lac se réchauffe. Aussi, le réchauffement climatique accélèrerait donc la vitesse de développement des gonades.

Le déclenchement de la fraie survient en mai ou en juin lorsque la température de l'eau se réchauffe. En 20 ans d'observation, nous avons constaté que la fraie se produisait lorsque la somme des températures des 15 jours précédant la fraie atteignait la valeur de 190 degrés jours. Ce seuil thermique doit être franchi pour que se produisent les phénomènes endocriniens qui provoquent l'ovulation, phénomène qui a été observé chez les gardons du Léman (Breton et al. 1988).

3.3.3. Impact de la température sur la croissance et l'abondance des perches

Le réchauffement de l'eau aurait pu stimuler la croissance des perches du Léman car l'optimum de croissance (24°C) est supérieur à la température estivale du lac. Il aurait pu aussi améliorer le recrutement en augmentant la survie des larves et augmenter ainsi les tonnages des captures. Or la croissance des perches ne semble pas bénéficier des températures plus clémentes car le réchauffement du lac intervient dans un contexte de ré-oligotrophisation et d'accroissement de la compétition interspécifique en raison de l'explosion de zooplanctonophages comme le corégone.

En effet, la population de perche du Léman évolue aussi en réponse aux changements trophiques qui ont affecté le Léman depuis la fin des années 1950 (Dubois et al. 2008). Pendant la période de ré-oligotrophisation, la croissance, particulièrement celle des jeunes nés dans l'année, décroît et les tonnages des captures sont en baisse. Ce phénomène est la conséquence d'une diminution de la nourriture disponible. Cette baisse de la quantité de nourriture disponible est probablement due à la ré-oligotrophisation et à l'augmentation de la pression de prédation par le corégone. Il existe des corrélations positives entre croissance des perches et biovolume de zooplancton produit annuellement par le Léman ainsi qu'entre les tonnages des captures de perche et le biovolume de zooplancton.

La nourriture disponible pour les perches est de moins en moins abondante. Cela constitue un facteur de plus en plus limitant pour la croissance. Pour la perche du Léman, le réchauffement ne compense pas le manque de nourriture.

En conclusion, le réchauffement climatique devrait favoriser le gardon qui se reproduira plus tôt et produira des œufs plus gros, il devrait avoir peu d'influence sur la perche et un effet négatif sur les salmonidés. Il est donc possible que le réchauffement favorise l'établissement d'un peuplement caractéristique de milieux eutrophes associé à de fortes abondances de gardon et des salmonidés faiblement représentés (Gerdeaux et al. 2006).

4. Conclusion générale

L'augmentation des températures de l'air est manifeste dans la région alpine. De nombreux exemples témoignent de la sensibilité du Léman à cette évolution des températures. La mutation du climat a d'ores et déjà posé son empreinte sur la thermique, la dynamique des brassages et la stratification de la colonne d'eau de ce lac. Ces modifications physiques, qui influencent la disponibilité des nutriments dans la couche euphotique, perturbent indirectement l'abondance et la composition floristique de la communauté phytoplanctonique. Par effet de domino, la dynamique du zooplancton s'en trouve également perturbée; et les conséquences s'enchainent jusqu'aux compartiments supérieurs de la chaine trophique.

Si tous les maillons du réseau trophique sont sensibles à l'évolution des conditions météorologiques, les espèces présentent toutefois des réponses contrastées. En influençant la phénologie de certains acteurs du milieu pélagique, le réchauffement climatique bouleverse le schéma de synchronisme et renouvelle les règles de régulation de certaines populations en affectant leur abondance. Et, par effet de cascade, c'est l'ensemble de l'écosystème qui voit son fonctionnement évoluer.

Enfin, parce que le réchauffement intervient dans un contexte de changement global (ré-oligotrophisation, micropolluants, espèces invasives...) il est intéressant de voir que les modifications observées sont parfois contre-intuitives, comme l'augmentation du corégone (espèces inféodées aux eaux froides) et la baisse des perches (espèce inféodée aux eaux chaudes). Il est donc difficile de prédire avec exactitude comment sera le Léman dans un climat plus chaud, d'autant plus que les modèles climatiques prévoient non seulement une augmentation des températures mais également des modifications dans les dynamiques des précipitations et les régimes de débit du Rhône. Ceci conduira à une modification dans la temporalité et l'intensité des apports exogènes (nutriments, matière organique...) au Léman. Même si les modèles actuels convergent vers des changements de composition des communautés planctoniques, piscicoles et une baisse de la qualité écologique des écosystèmes aquatiques, l'impact du changement climatique est difficile à prévoir et nécessite des modèles écosystémiques complexes prenant en compte l'ensemble lac-bassin versant.

Bibliographie

- **Anneville O, Kaiblinger C, Tadonléké RD, Druart J-C, Dokulil MT.** 2008. Contribution of Long-term monitoring to the European Water Framework Directive implementation. *Proceedings of Taal 2007: The 12th World Lake Conference*, Sengupta M., & Dalwani R. (Ed.), 1122-1131.
- **Anneville O, Molinero JC, Souissi S, Gerdeaux D.** 2010. Seasonal and interannual variability of cladoceran communities in two peri-alpine lakes: uncoupled response to the 2003 heat wave. Journal of Plankton Research, 32: 913-925.
- **Anneville O, Souissi S, Ginot V, Ibanez F, Druart J-C, Angeli N.** 2002a. Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva: annual and interannual changes in their patterns of succession. Limnology and Oceanography, 47: 1355-1366.
- **Anneville O, Ginot V, Druart J-C, Angeli N.** 2002b. Long-term study (1974-1998) of seasonal changes in the phytoplankton in Lake Geneva: a multitable approach. Journal of Plankton Research, 24: 993-1007.
- **Anneville O, Souissi S, Gammeter S, straile D.** 2004. Seasonnal and inter-annual scales of variability in phytoplankton assemblages: comparison of phytoplankton dynamics in three peri-alpine lakes over a period of 28 years. Freshwater Biology, 49:98-115.
- **Anneville O, Souissi S, Molinero JC, Gerdeaux D.** 2009. Influences of human activity and climate on the stock-recruitment dynamics of whitefish, *Coregonus lavaretus*, in Lake Geneva. Fisheries Management and Ecology, 16: 492-500.
- **Beniston M.** 2004. The 2003 heat wave in Europe. A shape of things to come? Geophysical Research Letters, 31: L02022.
- **Beniston M.** 2006. The August 2005 intense rainfall event in Switzerland: not necessarily an analog for strong convective events in a greenhouse climate. Geophysical Research Letters, 33: L5701.
- **Beniston M.** 2007. Entering into the «greenhouse century»: recent record temperatures in Switzerland are comparable to the upper temperature quantiles in a greenhouse climate. Geophysical Research Letters, 34: L16710.

- **Beniston M.** 2012. Impacts of climatic change on water and associated economic activities in the Swiss Alps. Journal of Hydrology, 412-413: 291-296.
- **Beniston M, Diaz HF.** 2004. The 2003 heat wave as an example of summers in a greenhouse climate? Observations and climate model simulations for Basel, Switzerland. Global and Planetary Change, 44: 73-81.
- **Beniston M, Keller F, Koffi B, Goyette S.** 2003. Estimates of snow accumulation and volume in the Swiss Alps under changing climatic conditions. Theor. and Appl. Clim., 76:125-140.
- **Breton B, Sambroni E, Gillet C.** 1988. Gonadotropin releasing hormone (GnRH) and gonadotropin (GtH) variations around the spawning period in a wild population of roach (*Rutilus rutilus*) from Leman lake. I The female. Aquatic Living Resources, 1: 93-99.
- **Christensen JH, Christensen OB.** 2003. Severe summer-time flooding in Europe. Nature, 421: 805-806.
- **Diaz HF, Bradley RS.** 1997. Temperature variations during the last century at high elevation sites. Climatic Change, 36: 253-279.
- **Dokulil M, Jagsch A, George GD, Anneville O, Jankowski T, Wahl B, Lenhart B, Blenckner T, Teubner K** 2006. Twenty years of spatially coherent deepwater warming in lakes across Europe related to the North Atlantic Oscillation. Limnology and Oceanography, 51: 2787-2793.
- **Dubois JP, Gillet C, Bonnet S, Chevalier-Weber Y.** 1996. Correlation between the size of mature female perch (*Perca fluviatilis* L.) and the width of their egg strands in Lake Geneva. Ann. Zool. Fennici, 33: 417-420.
- **Dubois JP, Gillet C, Hilgert N, Balvay G.** 2008. The impact of trophic changes over 45 years on the Eurasian perch, Perca fluviatilis, population of Lake Geneva. Aquatic Living Resources, 21: 401–410.
- **Gallina N, Anneville O, Beniston M.** 2011. Impacts of extreme air temperatures on cyanobacteria in five deep peri-alpine lakes. Journal of Limnology, 70: 186-196.
- **Gerdeaux D, Anneville O, Hefti D.** 2006. Fishery changes during re-oligotrophication in 11 peri-alpine Swiss and French lakes over the past 30 years. Acta Oecologica, 30: 161–167.
- **Gillet C, Breton B, Mikolajczyk T, Bodinier P, Fostier A.** 2011. Disruption of the secretion and action of 17,20b-dihydroxy-4-pregnen-3-onein response to a rise in temperature in the Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. Consequences on oocyte maturation and ovulation. General and Comparative Endocrinology, 172: 392–399.
- **Gillet C. Breton B.** 2009. LH secretion and ovulation following exposure of Arctic charr to different temperature and photoperiod regimes: Responsiveness of females to a gonadotropin-releasing hormone analogue and a dopamine antagonist. General and Comparative Endocrinology, 162: 210-218.
- **Gillet C, Quetin P.** 2006. Effect of temperature changes on the reproductive cycle of roach in Lake Geneva from 1983 to 2001. Journal of Fish Biology, 69: 518–534.
- **Gillet C, Dubois JP.** 1995. A survey of the spawning of perch (*Perca fluviatilis*), pike (*Esox lucius*), and roach (*Rutilus rutilus*), using artificial spawning substrates in lakes. Hydrobiologia, 300-301: 409-415.
- **Gillet C, Dubois JP.** 2007. Effect of water temperature and size of females on the timing of spawning of perch *Perca fluviatilis* L. in Lake Geneva from 1984 to 2003. Journal of Fish Biology, 70: 1001-1014.
- **Gillet C, Dubois JP, Bonnet S.** 1995. Influence of temperature and size of females on the timing of spawning of perch, *Perca*. Environ. Biol. Fish. 42: 355–363.
- **Gillet C.** 1991a. Egg production in a whitefish (*Coregonus schinzi palea*) brood stock: Effects of photoperiod on the timing of spawning and the quality of eggs. Aquatic Living Resources, 4: 33-39.
- **Gillet C.** 1991b. Egg production in an Arctic charr broodstock: Effects of temperature on the timing of spawning and the quality of eggs. Aquatic Living Resources, 4: 109-116.
- **Hoagman WJ.** 1973. Vital activity parameters as related to the early life history of larval and post-larval lake whitefish (*Coregonus Clupeaformis*). Proceedings of an International Symposium on the Early Life History of Fish., 547-558.
- **Houde ED.** 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. American Fisheries Society, Symposium 2, 17-29.
- **IPCC, GIEC** (2007). Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Équipe de rédaction principale, Pachauri,R.K. et Reisinger, A. (publié sous la direction de~)]. GIEC, Genève, Suisse: 103 pp.
- **Jones, PD, Moberg A.** 2003. Hemispheric and large-scale surface air temperature variations: an extensive revision and an update to 2001. Journal of Climate, 16: 206-223
- **Jungwrith M, Winkler H.** 1984. The temperature dependence of embryonic development of grayling (*Thymallus thymallus*), Danube salmon (*Hucho hucho*), Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta fario*). Aquaculture, 38: 315-327.
- **Lang C.** 1987. Mortality of perch, *Perca fluviatilis* L., estimated from the size and abundance of egg-strands. Journal of Fish Biology, 31: 715-720.
- **Lang C.** 1999. Abondance et taille des chaînes d'œufs et des femelles reproductrices dans la population de perche (*Perca fluviatilis* L.) du Léman. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 86, 175-184.
- **Lang C, Büttiker B.** 1985. Abondance et survie des oeufs de perche dans le Léman et le lac de Joux. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 77: 285-295.
- **Lazzarotto J.** 2005. Evolution physico-chimique du Léman de 1957 à nos jours. Archives des Sciences, 58: 175-182.
- **Livingstone DM.** 1997. An example of the simultaneous occurrence of climate-driven "sawtooth" deep-water warming/cooling episodes in several Swiss lakes. Verh. Internat. Verein. Limnol., 26: 822-828.
- **Livingstone DM.** 2003. Impact of Secular Climate Change on the Thermal Structure of a Large Temperate Central European Lake. Climatic change, 205-225.
- **Molinero JC, Anneville O, Souissi S, Lainé L, Gerdeaux D.** 2007. Decadal changes in water temperature and ecological time-series in Lake Geneva, Europe – relationship to subtropical Atlantic climate variability. Climate Research, 34:15-23.

- **Müller R.** 1992. Trophic state and its implication for natural reproduction of salmonid fish. Hydrobiologia, 243-244: 261-268.
- **Numann W.** 1970. The Blaufelchen of Lake Constance, *Coregonus wartmani,* under negative and positive influence of man. *In*: Lindsey CC, Woods C.S. (eds), Biology of Coregonid fishes, University of of Manitoba press, 531-552.
- **Paeth H, Hense A, Glowienk-Hense R, Voss R, Cubasch U.** 1999. The North Atlantic Oscillation as an indicator for greenhouse-gas induced regional climate change. Climate Dynamics, 15: 953-960.
- **Papst MH, Hopky GE.** 1984. Development of an Arctic char (Salvelinus alpinus L.) brood stock. Aquaculture, 43: 323-331.
- **Perrier C, Molinero J.C, Gerdeaux D, Anneville O**. 2012. Effects of temperature and food supply on the growth of whitefish *Coregonus lavaretus* larvae in an oligotrophic peri-alpine lake. Journal of fish biology, 81: 1501-1513.
- **Perroud M, Goyette S.** 2010. Impacts of a warmer climate on Lake Geneva water temperature profiles. Boreal Env. Res., 15: 255–278.
- **Perroud M, Goyette, S** 2012. Interfacing a one-dimensional lake model with a single-column atmospheric model: 2. Thermal response of the deep Lake Geneva, Switzerland under a $2 \times CO_2$ global climate change. Water Resources Research, 48: W06522.
- **Perroud M, Goyette S, Martynov A, Beniston M, Anneville O**. 2009. Simulation of multiannual thermal profiles in deep Lake Geneva: A comparison of one-dimensional lake-models. Limnology and Oceanography, 54: 1574-1594.
- **Rey P, Eckmann R.** 1989. The influence of lake temperature on growth of *Coregonus lavaretus L.* larvae. Archiv Fur Hydrobiologie 116: 191-198.
- **Rhulé C, Kindle T.** 1992. Morphological comparison of river spawning whitefish of the alpine Rhine with whitefish of Lake Constance. Polsk. Arch. Hydrobiol. 29: 159-178.
- **Rubin J-F.** 1990. Biologie de l'omble chevalier, *Salvelinus alpinus* (L) dans le Léman (Suisse). Thèse Univ. Lausanne, 169p.
- **Schär C, Vidale PL, Lüthi D, Frei C, Häberli C, Liniger M, Appenzeller C**. 2004. The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves, Nature, 427: 332-336.
- **Straile D.** 2002. North Atlantic Oscillation synchronizes food-web interactions in central European lakes. Proc. R. Soc. Lond. B., 269, 391-395.
- **Straile D, Livingstone D M, Weyhenmeyer GA, George DG.** 2003. The response of freshwater ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. In: J. W. Hurrell, Y. Kushnir, G. Ottersen and M. Visbeck (eds), The North Atlantic Oscillation: Climatic Significance and Environmental Impact. Geographical Monograph, 263-279.
- **Utermöhl H.** 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplanktonmethodik. Mitt. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol. 9: 1-38.