

IMPACT DE LA BAISSÉ DES CONCENTRATIONS EN PHOSPHORE SUR LE RESEAU TROPHIQUE LACUSTRE – UNE SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

IMPACT OF PHOSPHORUS REDUCTION ON THE LAKE FOODWEB – A REVIEW

STAGE 2023

PAR

Robin NOYER

SECRETARIAT DE LA COMMISSION INTERNATIONALE POUR LA PROTECTION DES EAUX DU LÉMAN -
CHANGINS, CASE POSTALE 1080, CH - 1260 NYON 1

RÉSUMÉ

Le phosphore est à la fois un nutriment essentiel, permettant la croissance du phytoplancton, et ainsi le transfert de l'énergie entre les différents niveaux trophiques, et un élément persona non grata des lacs, synonyme d'un possible retour de l'eutrophisation. Cette dualité rend complexe la gestion du phosphore et peut mener à des dissensions au sein des acteurs du Léman. L'étude de la littérature ne permet pas de statuer sur un seuil de phosphore idéal assurant une atteinte de tous les objectifs formulés par la CIPEL. La considération de l'existence d'autres facteurs d'influences, à l'image des changements climatiques et de l'hydrodynamisme du lac, est alors essentielle pour apporter une réponse efficace à cette problématique. Néanmoins, malgré une importance à relativiser, le contrôle du phosphore occupe assurément une part non négligeable dans la réalisation de ces objectifs. A la vue des connaissances actuelles et des évolutions récentes du Léman, et en regard des objectifs fixés, il paraît pertinent de ne pas diminuer la concentration de phosphore en dessous de 15 µgP·L⁻¹. La conduite de nouvelles études avec des données plus récentes aboutirait, sans doute, à une discrimination plus fine des effets attribuables au phosphore de ceux imputables au concours d'autres facteurs d'influence.

ABSTRACT

Phosphorus is both an essential nutrient, enabling the development of phytoplankton and thus the transfer of energy and matter between different trophic levels, and a persona non grata element in lakes, bringing with it the threat of a return to eutrophication. This double role complicates its management and can lead to dissension among the stakeholders in Lake Geneva. The study of the literature does not allow us to decide on an ideal phosphorus threshold to ensure that all the objectives formulated by the CIPEL can be met. Consideration of the existence of various other influencing factors, such as climate change and the lake's hydrodynamics, is therefore essential to provide an effective response. Nevertheless, despite its importance, phosphorus control certainly plays a significant role in achieving the CIPEL objectives. In the light of actual knowledge and recent trends in Lake Geneva, and in relation to the objectives fixed, it seems relevant to stabilize phosphorus concentrations around 15 µgP·L⁻¹. New studies based on more recent data would undoubtedly lead to a finer discrimination of the effects attributable to phosphorus, from those attributable to other influencing factors.

1. INTRODUCTION

Le phosphore est un élément essentiel à la vie, permettant le développement du phytoplancton et ainsi le transfert de matière organique aux niveaux trophiques supérieurs. Cependant, présent en trop grande quantité dans les eaux, le phosphore conduit à une croissance algale excessive. Cette croissance prodigieuse du phytoplancton mène à une sur consommation de l'oxygène dissous en raison de la dégradation de ce surplus de matière organique ainsi produit, dans la colonne d'eau en profondeur, prétéritant le devenir des autres organismes lacustres. Mais présent en faible quantité, il limite la croissance phytoplanctonique pouvant conduire à une diminution des populations piscicoles, menaçant le secteur halieutique. Le Léman, étant un lac de grand intérêt socio-économique, rend chaque jour de nombreux services à ses riverains : loisir, pêche, production d'eau potable et tourisme. Le Léman est un véritable couteau-suisse au service de l'économie régionale. De ce point de vue, trouver le juste équilibre du paramètre phosphore apparaît comme réellement capital. Seule ombre au tableau, ces différents services « rendus » par le Léman ne nécessitent pas forcément tous, la même teneur en phosphore, les mêmes seuils, pour nous satisfaire pleinement. Ainsi si l'on souhaite maximiser l'ensemble de ces services, il est nécessaire de déterminer une concentration optimale en phosphore.

L'idée d'un maintien d'une production piscicole satisfaisante tout en limitant le risque de développement des efflorescences algales a motivé l'établissement du précédent seuil phosphore en 2011. Originellement fixé à 20-30 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, l'objectif a été révisé afin de limiter les proliférations de *Mougeotia sp.* qui perturbaient les activités de pêche au début des années 2000 (Rimet et al., 2009). Le nouveau seuil de concentration en phosphore, établie à hauteur de 10-15 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, devait donc permettre d'assurer la réalisation de différents objectifs pour le Léman¹:

- La production d'eau potable à partir du Léman.
- Un peuplement piscicole de qualité dominé par des poissons « nobles » (corégones/féra, truites, ombles-chevaliers), se reproduisant naturellement.
- La pratique des activités de loisirs et touristiques, dont la baignade.
- Des concentrations en oxygène suffisantes dans les zones profondes, permettant d'éviter le relargage du phosphore des sédiments et d'assurer la présence des invertébrés (vers, insectes, crustacés, mollusques), éléments de la chaîne alimentaire.

Alors que les efforts entrepris ces dernières décennies permettent d'atteindre des concentrations avoisinant les 15 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, il est aujourd'hui, plus de dix ans après, pertinent de réévaluer ce seuil et de dresser le bilan de l'avancée de ces différents objectifs. Il est tout à fait imaginable qu'un changement de l'ordre de quelques $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ne créé pas une révolution majeure dans la production d'eau potable à partir de l'eau du Léman. En revanche, d'autres points à l'instar de l'objectif sur le peuplement piscicole, cristallisent plus d'inquiétudes. Les baisses de rendements du secteur de la pêche, amateur et professionnelle, font s'élever les voix et questionnent l'adéquation du seuil phosphore actuel avec la pratique pérenne de leurs activités.

A cet effet, la réévaluation de la position de la CIPEL sur cette problématique, parfois clivante, qu'est la concentration en phosphore du Léman, est essentielle et attendue. Une réponse éclairée et dument motivée pourra permettre d'orienter les actions futures mais également de donner le signal d'une prise en compte des préoccupations des différents partis.

Le présent travail prend la forme d'une synthèse bibliographique sur les effets de la baisse de phosphore sur le réseau trophique lacustre. L'objectif premier de ce rapport est alors d'apporter un éclairage sur la thématique, ou du moins, d'amener des points de réflexions sur la base des observations rapportées dans la littérature, dans le cadre du processus de réévaluation du seuil phosphore par la CIPEL.

¹ Plan d'action de la CIPEL 2011-2020

2. METHODOLOGIE

Cette section présente le processus de sélection des articles pour la réalisation de la synthèse bibliographique :

1) Définition de la problématique de recherche :

La revue de la littérature a été orientée dans l'optique de permettre d'apporter des éléments de réponses à la question suivante :

« Quels sont les effets associés à une diminution du phosphore sur le réseau trophique lacustre dans un contexte de ré-oligotrophisation ? »

2) Traduction de la problématique en mots-clés :

Après avoir défini la question de recherche, il est nécessaire de la traduire en mots-clés et créer la syntaxe de recherche pour *Web of Science* :

(re-oligotrophication or reoligotrophication or "phosphorus decreas" or "phosphorus reduction" or "phosphorus depletion" or oligotrophication* or "decrease in phosphorus" or "reduction in phosphorus") and lake* and ("trophic chain*" or benth* or fish* or coregon* or alga* or plankt* or phytoplankt* or zooplankt* or macrophyt* or cyanobacter* or bacter* or communit* or foodweb*)*

C'est en tout 435 résultats (màj le 19.04.2023) qui ont été identifiés via la base de données bibliographiques *Web of Science* auxquels s'ajoutent 25 articles supplémentaires obtenus par recherche sur *Google Scholar*, montant à 460 le total des études identifiées (Figure 1).

3) *Screening* sur le titre et l'abstract :

Un filtrage préliminaire des articles a été effectué uniquement sur la base du titre et du résumé des articles. Cette étape a été effectuée via l'utilisation du package R *metagear*². La sélection s'est opérée sur la base de différents critères de sélection permettant de cibler au mieux les études visées. Les articles traitant d'environnements lotiques, marins ou tidaux, de même que les lacs ayant fait l'objet d'un quelconque traitement (*liming*, fertilisation etc.) ou acidifiés ont ainsi été écartés. Les articles devaient également avoir testé le paramètre de la baisse de phosphore sur un ou plusieurs des maillons principaux de la chaîne trophique (phytoplancton, zooplancton ou poisson) et ce sur plusieurs années (variabilité interannuelle). Aussi, les articles rapportant les observations d'expérimentations, de reconstitutions paléo-environnementales ou d'études prédictives (modélisation) n'ont pas été considérés. Cette opération a été effectuée en duplicata pour limiter de possibles biais de sélection. A cette fin également, ni la date ni le nom des auteurs de l'étude ne sont consultables lors de ce processus.

4) *Screening* sur l'article :

Les 190 articles ayant passé la sélection précédente ont ensuite fait l'objet d'une sélection sur le contenu du corps du texte. Les critères de sélection sont les mêmes que ceux présentés ci-dessus. A l'issue de ce processus, 65 articles sont retenus et formeront le cœur de la synthèse bibliographique (Figure 1).

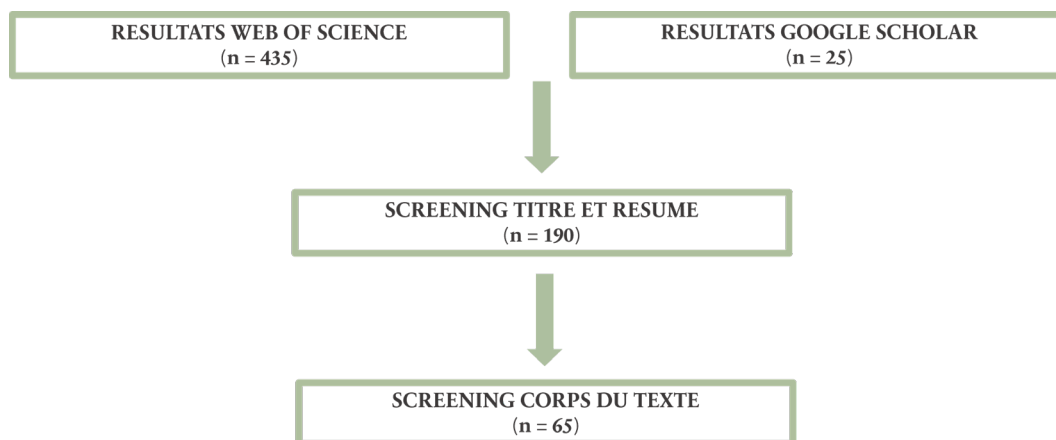


Figure 1. Diagramme présentant le processus de sélection des articles pour la synthèse bibliographique

Figure 1. Diagram showing the process for selecting articles for the literature review

² <https://cran.r-project.org/web/packages/metagear/index.html>

3. RESULTATS

3.1. GÉNÉRALITÉS

Sur les 65 articles identifiés 32 ont évalué la réponse du phytoplancton à la baisse du phosphore, 21 celle du zooplancton et des poissons, soit respectivement 49 et 32 % de la littérature. A noter qu'un article peut traiter d'un ou plusieurs groupes trophiques (Figure 2a). De manière générale les publications sont relativement anciennes avec un âge moyen de 13 ans. 39% des publications sont âgées de 15 ans ou plus (25 articles) et seulement 13% (9 articles) ont moins de 5 ans (Figure 2b).

Les données présentées dans les différentes études proviennent de plus de 40 lacs, principalement européens. Les lacs suisses sont particulièrement bien représentés et font l'objet de plus de 70 % des études. La gamme de phosphore étudiée va de centaines de $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ à des valeurs inférieures à $5 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ et 55 % des études ont évalué la réponse des différents groupes trophiques à des valeurs égales ou inférieures au seuil ($<15 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) fixé par la CIPEL ce qui est plutôt intéressant dans le cadre de cette étude (Annexe 1).

Les sections suivantes vont présenter plus en détails les résultats de la revue de la littérature pour chacun des groupes trophiques suivants : le phytoplancton, le zooplancton et les poissons.

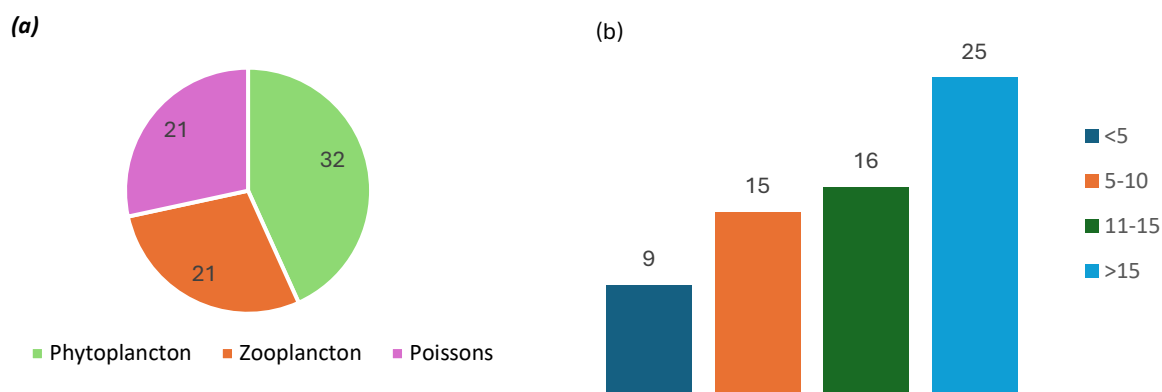


Figure 2. (a) Nombre d'articles par groupes trophiques (phytoplancton, zooplancton et poisson) et (b) Répartition de l'âge des publications en 4 catégories (>15 ans, 11-15 ans, 5-10 ans, <5 ans)

Figure 2. (a) Number of articles by trophic group (phytoplankton, zooplankton and fish) and (b) Age distribution of publications in 4 categories (>15 years, 11-15 years, 5-10 years, <5 years)

3.2. 3.2 PHYTOPLANCTON

3.2.1. Généralités

Les résultats de la revue de la littérature donnent lieu à des observations parfois contrastées mais paradoxalement cohérentes, malgré une réponse du phytoplancton inégale face à la baisse de phosphore, entre les différents lacs et études, permettant ainsi l'identification de certaines tendances. La littérature examinée nuance, mais confirme l'idée d'un développement phytoplanctonique intimement lié au niveau de nutriments présents dans le lac. En effet, si l'influence d'autres facteurs n'est pas écartée, le phosphore est présenté comme le facteur principal dans la détermination des populations phytoplanctoniques, pouvant favoriser certaines espèces aux dépens d'autres. Les résultats des différentes études identifiées se focalisent principalement sur 4 grands groupes phytoplanctoniques : les diatomées, les cyanobactéries, les chlorophycées et les espèces mixotrophes figurant respectivement dans 53, 34, 25 et 19% des études (figure 3a). En accord avec les tendances globales présentées précédemment, l'âge des publications traitant de la réponse du phytoplancton est plutôt élevé avec près de 31 % des publications ayant plus de 15 ans et seulement 13% ayant moins de 5 ans. L'âge moyen des publications s'élève ainsi à 13 ans également (figure 3b). Le tableau 1 présente les différentes études ayant évalué la réponse du phytoplancton à la baisse du phosphore sur le long terme et leurs différentes caractéristiques (lacs, organismes, phosphore etc.).

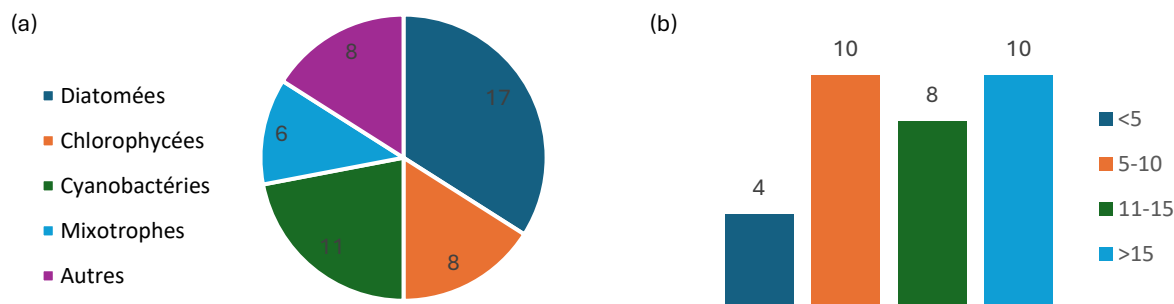


Figure 3. (a) Nombre d'articles par groupes phytoplanctoniques et (b) répartition de l'âge des publications en 4 catégories (>15 ans, 11-15 ans, 5-10 ans, <5 ans)

Figure 3. (a) Number of articles by phytoplanktonic group and (b) age distribution of publications in 4 categories (>15 years, 11-15 years, 5-10 years, <5 years)

3.2.2. Synthèse des résultats de la littérature

L'utilisation de la mesure de la biomasse phytoplanctonique totale pour évaluer la réponse phytoplanctonique à la baisse de phosphore, est une pratique très généralisée dans la littérature. Elle apparaît pourtant comme un indicateur faiblement révélateur des changements ou du moins présente un intérêt limité dans l'explication de la dynamique phytoplanctonique. En effet, si un grand nombre d'études ont rapporté une baisse significative de la biomasse phytoplanctonique totale, parallèlement à une baisse du phosphore, par mesure directe de la biomasse/biovolume phytoplanctonique (Gaedke et Schweizer, 1993 ; Grönlund et al., 2012 ; Jaquet et al., 2014 ; Jeppesen et al., 2005 ; Jochimsen et al., 2012 ; Manca et Ruggiu, 1998 ; Özkan et al., 2016 ; Phillips et al., 2005 ; Pomati et al., 2020 ; Ruggiu et al., 1998) ou/et via le suivi de la chlorophylle a (Bernat et al., 2020 ; Finger et al., 2013 ; Jeppesen et al., 2005 ; Kerimoglu et al., 2013 ; Manca et Ruggiu, 1998 ; Ruggiu et al., 1998 ; Özkan et al., 2016 ; Phillips et al., 2005), une part non-négligeable de la littérature fait état d'une tendance inverse à savoir le maintien de la biomasse phytoplanctonique, voire d'une augmentation des indicateurs phytoplanctoniques, malgré des baisses de phosphore souvent comparables (Anneville et al., 2005 ; Anneville et al., 2018 ; Anneville et al., 2019 ; Horn et al., 2015 ; Lepori et al., 2021 ; Pomati et al., 2012 ; Ruggiu et al., 1998 ; Tadonlélé et al., 2009 ; Voutilainen et al., 2012 ; Wentzky et al., 2018). Les informations et les paramètres de ces différentes études sont compilés et présentés dans le Tableau 1.

De plus, il est essentiel de noter que si diminution de la biomasse phytoplanctonique il y a, elle ne survient pas directement après la baisse du phosphore. En effet, malgré le taux de renouvellement élevé des populations phytoplanctoniques, les effets de la baisse du phosphore ne sont pas immédiatement visibles sur ces dernières et la littérature relate des délais plus ou moins importants entre un changement de l'état trophique et la diminution de la productivité primaire (Finger et al., 2013 ; Gaedke et Schweizer, 1993 ; Jaquet et al., 2014 ; Jeppesen et al., 2005 ; Jochimsen et al., 2012 ; Kerimoglu et al., 2013 ; Manca et Ruggiu, 1998 ; Phillips et al., 2005 ; Ruggiu et al., 1998). Il semblerait qu'il soit nécessaire d'atteindre un certain niveau d'appauvrissement en phosphore suffisant pour entrevoir les prémices d'une diminution de la biomasse phytoplanctonique. Jochimsen et al., 2012, rapporte une stabilité de la biomasse phytoplanctonique jusqu'à 10 ans après le début de la baisse de phosphore dans le lac de Constance. Il a été nécessaire de diminuer de près de 50% la concentration en phosphore total (TP) dans le lac ($87 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$ à $\sim 40 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$) pour commencer à voir une réponse significative de la biomasse phytoplanctonique. Si dans cette étude, le seuil de $40 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$ marque le début d'une réponse de la biomasse phytoplanctonique, il faut atteindre des valeurs inférieures à $15 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$ pour observer une baisse nette de cette dernière pour le lac Majeur (Manca et Ruggiu, 1998 ; Ruggiu et al., 1998). Ce postulat est partagé par Jeppesen et al., 2005 qui constate, par une méta-analyse comparative sur 35 lacs, un délai de 5 à 15 ans entre le moment de la réduction de nutriment et la réponse de la biomasse phytoplanctonique.

Tableau 1. Tableau regroupant les études, et leurs différentes caractéristiques, ayant évalué la réponse du phytoplancton à la baisse du phosphore.
Table 1. Table showing the studies and their various characteristics that evaluated the response of phytoplankton to phosphorus reduction.

Article	Lac	Pays	Durée du suivi (an)	TP (µg/L)	Profondeur moyenne (m)	Profondeur maximum (m)	Volume (km ³)	Surface (km ²)	Temps de résidence (an)
Arneville et al., 2004	Zurich (Upper UZ)/Hoher (LZ)/Valen	Suisse	36	UZ : 45-10/ LZ : 90-20W : 30-5	23/51/103	48/136/145	3,9/2,5	20/65/24	0,2/1,2/1,4
Anneville et al., 2005	Léman/Constance/Zurich/Valen	Suisse/France/Allemagne/Autriche	36	89-36	51-152,7	136-309,7	2,5-89	24-580	1,2-11,9
Arneville et al., 2018	Léman	Suisse/France	28	89-22	152,7	309,7	89	580	11,9
Arneville et al., 2019	Léman	Suisse/France	28	89-22	152,7	309,7	89	580	11,9
Bernat et al., 2020	Lake Balaton	Hongrie	20	NA	3,2	12	1,9	596	4,6
Dokkili et al., 2012	Mondsee	Autriche	41	35 -<10 (57)	37	68	0,51	13,8	1,7
Druart et Rimez, 2008	Léman	Suisse/France	33	90-26	152,7	309,7	89	580	11,9
Finger et al., 2013	Lucerne	Suisse	28	~25-3	104	214	11,8	114	3,4
Gaede et Schweizer, 1993	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	11	87-39	90	251	48	536	4,3
Gronlund, 2012	Äsvalttjärnarna lakes	Suède	31	168-12	NA	3,1-4,2	NA	0,25	NA
Hom et al., 2015	Saïdenbach	Allemagne	36	~20-<5 (SRP)	15,3	48	0,0224	1,46	NA
Jacquet et Druart, 2014	Amney/Bourget/Léman	Suisse/France	8	30-<10	82-152,7	82-308,7	01,01,1989	2,7-580	3,8-11,9
Jeppesen et al., 2005	35 lacs	-	5-35	3500-7,5	0,7-1,77	2-374	NA	0,03-1890	0,05-14,4
Jochimsen et Straile, 2013	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	42	87-<10	90	251	48	536	4,3
Kamjunke et al., 2007	Constance	Suisse	17	87-19	90	251	48	536	4,3
Kerimoglu et al., 2013	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	27	85-8	90	251	48	536	4,3
Kohler et al., 2005	Müggelsee	Allemagne	24	106-71	4,9	8	3,6e-8	7,3	0,11 - 0,15
Lepori et al., 2022	Majeur	Suisse/Italie	30	94-34	134	288	6,5	48,7	8,2
Manca et al., 1998	Majeur	Suisse/Italie	12	23-9	177	370	37	212,5	4
Morabito et al., 2012	Majeur	Suisse/Italie	23	30-10	177	370	37	212,5	4
Ozkan et al., 2016	17 lacs	Danmark	19	2700-<1	0,8-15,1	1,8-32,6	NA	0,12-39,54	NA
Phillips et al., 2005	Barton Broad	UK	24	300-50	1,4	NA	NA	0,6	0,04
Pomati et al., 2012	Zurich	Suisse	31	79-24	51	136	3,3	65	1,2
Pomati et al., 2015	Zurich	Suisse	40	78-20	51	136	3,3	65	1,2
Pomati et al., 2020	Valen/Zurich/Lucerne/Sempach/Halwil/Saldegg/Greiflen	Suisse	34	96-2	18-104	34-214	0,148-11,8	8,45-114	NA
Rimel et al., 2009	Léman	Suisse/France	33	90-26	152,7	309,7	89	580	11,9
Ruggli et al., 1998	Majeur	Suisse/Italie	14	30-<10(8)	177	370	37	212,5	4
Sommer et Schweizer, 1993	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	11	87-39	90	251	48	536	4,3
Straile et al., 2013	Zurich/Valen	Suisse	20	Z : 80-<30 / W:20-5	103	145	3,9/2,5	65/24	1,2/1,4
Tadonleke et al., 2009	Léman	Suisse/France	33	90-30	152,7	309,7	89	580	11,9
Voutilainen et al., 2012	Lake Pihäselkä	Finlande	22	11	9	67	32	263	3,5
Wentky et al., 2018	Rappode reservoïr	Allemagne	40	163-27	28,6	89	0,113	3,94	0,9

Ainsi, l'idée d'un seuil unique de phosphore applicable univoquement à tous les lacs, à partir duquel la biomasse phytoplanctonique commencerait inéluctablement à baisser, n'apparaît pas comme des plus représentative de la réalité. Cette théorie est soutenue par Müller et al., 2019, qui met en relation les caractéristiques du lac (profondeur, volume, apport en phosphore etc.) avec les apports en phosphore maximum permettant la baisse de la productivité primaire. Cela conforte l'idée d'un seuil personnalisé et propre à chaque lac. Les effets sur la production primaire sont attendus à partir du moment où le phosphore devient le facteur limitant des populations phytoplanctoniques.

D'autres indicateurs, à l'image de changements dans l'abondance spécifique du phytoplancton, jouent un rôle précurseur dans l'identification des effets liés à la baisse du phosphore, et apparaissent ainsi potentiellement comme de meilleurs prédicteurs. En effet, si une baisse de la concentration en phosphore dans le lac ne rime pas systématiquement avec une diminution de la biomasse phytoplanctonique, la littérature semble s'accorder sur l'existence de changements d'abondances spécifiques systématiques. Ces changements sont observés plutôt précocement et en amont des potentiels changements de biomasse/biovolume phytoplanctonique (Gaedke et Schweizer, 1993). Durant la ré-oligotrophisation, certains taxons augmentent alors que d'autres baissent ce qui peut rendre cette apparente situation d'un statu quo des populations phytoplanctoniques.

Les dynamiques phytoplanctoniques sont complexes et certaines espèces sont rapportées plus à même de s'adapter à des concentrations basses en phosphore via des mécanismes de compensation en augmentant leur rapport C : P notamment (Müller et al., 2021) (Figure 4). Néanmoins, passé une certaine concentration en phosphore les mécanismes de compensation ne suffisent plus à permettre à la communauté phytoplanctonique de se maintenir et la biomasse totale finit par chuter (Jochimsen et al., 2012). C'est ce que Gaedke et Schweizer 1993 justifie par l'expression pure du *Principe de Le Chatelier*³. La baisse de phosphore vient perturber l'équilibre des communautés phytoplanctoniques qui réagissent par des modifications internes de manière à tamponner au maximum la perturbation. Si la baisse s'accroît, les populations ne peuvent plus compenser ses effets et on observe alors un déséquilibre du système qui mène à la diminution de la biomasse.

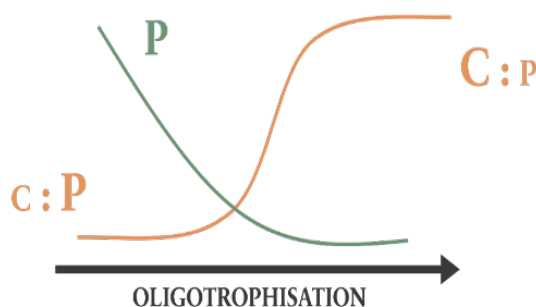


Figure 4. Représentation de l'augmentation des rapports C : P du phytoplancton dans un contexte d'oligotrophisation (reproduit de Müller et al., 2021)

Figure 4. Representation of the increase in C:P ratios in a context of oligotrophication (reproduced from Müller et al., 2021)

Dans la littérature, cela se traduit par la diminution relative des chlorophycées au profit des diatomées. Cette tendance s'observe indépendamment de la profondeur du lac comme le rapporte Jeppesen et al., 2005 qui décrit une participation des diatomées dans la biomasse phytoplanctonique totale toujours plus importante avec l'accentuation de l'appauvrissement en nutriments, jusqu'à devenir le taxon le plus représenté dans les lacs profonds et faiblement nutritifs. Ce constat est partagé dans la littérature par d'autres études qui rapportent une augmentation relative des diatomées dans de nombreux lacs expérimentant un processus de ré-oligotrophisation (Anneville et al., 2005 ; Anneville et al., 2019 ; Jacquet et al., 2014 ; Jeppesen et al., 2005 ; Lepori et al., 2021 ; Tadonlélé et al., 2019 ; Voutilainen et al., 2012). Il semblerait que les diatomées soient, de manière générale plus limitées par le contenu en silicium, composant essentiel de leur frustules, que par la baisse de phosphore en elle-même (Kalff and Knoechel, 1978). Aussi, s'il leur est possible de prospérer dans un environnement pauvre en phosphore (ratio C : P élevé), les diatomées seront déstabilisées avec des faibles rapports Si : P (Philips et al., 2005 ; Sommer et al., 1993).

³ « Si on tend à modifier les conditions d'un système en équilibre, il réagit de façon à s'opposer partiellement aux changements qu'on lui impose jusqu'à l'établissement d'un nouvel état d'équilibre. ».

Plusieurs études viennent néanmoins apporter quelques nuances via l'identification de réponses différenciées selon le type de diatomées (Horn et al., 2015 ; Morabito et al., 2012 ; Phillips et al., 2005 ; Rimet et al., 2009 ; Sommer et al., 1993 ; Wentzky et al., 2018 ;). En effet, l'appellation diatomées regroupent de nombreuses espèces différentes et des dynamiques contrastées viennent moduler la réponse générale de ce groupe. Si plusieurs espèces comme *Tabellaria fenstra*, *Urosolenia longisteta* ou celles du genre *Diatoma*, semblent effectivement avantagées en contexte oligotrophe, certaines comme *Asterionella formosa* et *Stephanodiscus hantzschii*, tendent à diminuer (Anneville et al., 2005 ; Horn et al., 2015 ; Morabito et al., 2012 ; Sommer et al., 1993 ; Wentzky et al., 2018). De plus, les diatomées pennées sont rapportées plus tolérantes à des faibles concentrations en phosphore (plus grands rapports Si:P) et attendues favorisées en contexte oligotrophe par rapport aux diatomées centrées (Gaedke et Schweizer, 1993 ; Jochimsen et al., 2012 ; Phillips et al., 2005 ; Sommer et al., 1998).

En plus des diatomées, la part mixotrophe du phytoplancton est également rapportée en augmentation. C'est en tout cas ce qu'observent plusieurs études (Anneville et al., 2004 ; Jaquet et al., 2014 ; Kamjunke et al., 2007 ; Pomati et al., 2020 ; Wentzky et al., 2018) qui suggèrent une meilleure compétitivité de cette dernière avec l'appauvrissement des lacs en phosphore. Si classiquement, les organismes phytoplanctoniques sont autotrophes et produisent leur énergie par l'intermédiaire de la photosynthèse, certains à l'image des dinophycées et de quelques chrysophytes (exemple *Dinobryon spp.*) (Jacquet et al., 2014) montrent également une aptitude à l'hétérotrophie qui peut s'exprimer sous forme d'osmotrophie ou de phagotrophie. C'est cette capacité à disposer de ces deux comportements (autotrophie et hétérotrophie) pour satisfaire des besoins énergétiques, que l'on désigne par le terme mixotrophie (Reynolds, 2006). La mixotrophie est un réel avantage qui permet aux organismes de limiter leur dépendance au phosphore dissous et de devenir ainsi plus compétitifs en contexte de faibles apports nutritifs. A titre d'exemple, *Dinobryon spp.* peut potentiellement combler plus de 70% de ses besoins en phosphore par l'ingestion de bactéries (Kamjunke et al., 2007). Par ailleurs, en plus de leur non-dépendance à la photosynthèse, les dinophycées sont également douées de motilité. Un appauvrissement des couches superficielles en nutriments et des concentrations en phosphore plus élevées dans l'hypolimnion, comme observé dans les lacs oligotrophes, pourrait favoriser les dinophycées, capables d'ajuster la position verticale dans la colonne d'eau grâce à leur flagelle, qui se verraient alors dotées d'un avantage compétitif potentiellement non-négligeable (Jeppesen et al., 2005 ; Reynolds, 2002). Cela étant, c'est plutôt le caractère mixotrophe qui est déterminant et favorisé dans un contexte d'appauvrissement en nutriment. La motilité est un trait répandu chez les espèces mixotrophes, mais c'est réellement la mixotrophie qui donne un avantage ; les espèces motiles mais non-mixotrophes n'étant pas davantage représentées en milieu oligotrophe (Wentzky et al., 2018). Cette certaine indépendance des espèces mixotrophes avec le phosphore est confirmée par Jochimsen et al., 2012 qui trouvent que les dinophycées ne présentent pas de dynamique corrélée avec la baisse de phosphore.

Par ailleurs, parallèlement à la tendance générale à la diminution de la biomasse phytoplanctonique avec le retour à des conditions plus oligotrophes, plusieurs études (Özkan et al., 2016 ; Pomati et al., 2012 ; Ruggiu et al., 1998 ; Straile et al., 2013) décrivent une augmentation de la richesse spécifique phytoplanctonique. Ces observations corroborent l'idée selon laquelle la richesse spécifique serait maximum pour des niveaux de productivité intermédiaire (Mittelbach et al., 2001 ; Straile et al., 2013). De même, la richesse spécifique serait alors amenée à diminuer en réponse à une baisse toujours plus importante induite par l'accentuation de l'oligotrophisation (Straile et al., 2013). Cependant Straile et al., 2013, souligne l'importance de prendre en compte les biais inhérents à la méthode pour quantifier l'évolution de la richesse spécifique qui peuvent mener à des interprétations erronées.

Les cyanobactéries forment un groupe sujet à des dynamiques contrastées, entre les études, mais également au sein du groupe lui-même. Les résultats des différentes études n'aboutissent pas tous aux mêmes conclusions les concernant. Si plusieurs études ont constaté une diminution de la biomasse cyanobactérienne (Dokulil et Teubner, 2012 ; Jacquet et al., 2014 ; Jeppesen et al., 2005 ; Köhler et al., 2005 ; Phillips et al., 2005 ; Pomati et al., 2020) avec le retour à des conditions plus oligotrophes, d'autres rapportent au contraire une augmentation de la biomasse relative des cyanobactéries (Anneville et al., 2005 ; Anneville et al., 2019 ; Horn et al., 2015 ; Lepori et al., 2021). Dans le cas de *P. rubescens*, cette augmentation s'explique par une transparence plus importante en raison de la baisse de productivité dans les premiers mètres (Jacquet et al. 2005) mais aussi à des hivers et printemps plus doux associés à une profondeur accrue de la phosphocline en période estivale (Anneville et al., 2004 ; Kerimoglu et al. 2017).

Dans les lacs peu profonds (profondeur moyenne <5 m), les cyanobactéries diminuent largement à partir de 50 $\mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$ alors qu'elles peuvent contribuer encore sensiblement à la biomasse phytoplanctonique des grands lacs jusqu'à 10-15 $\mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$ (Jeppesen et al., 2005). C'est ce que confirme Phillips et al., 2005 et Dokulil et Teubner, 2012 qui ont travaillé, respectivement, sur un lac peu profond et un lac profond. Phillips et al. rapportent une baisse relative des cyanobactéries à des concentrations en phosphore supérieures à 50 $\mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$ déjà, alors que Dokulil et Teubner ont constaté une diminution importante de *Planktothrix rubescens* à partir de 10 $\mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$ seulement.

Par ailleurs, Dokulil et Teubner (2012) notent que si la biomasse de *P. rubescens* apparaît fortement corrélée avec la concentration en TP ($R^2 = 0.89$, p-value < 0.001) dans les premières années, elle ne l'est plus une fois cette dernière stabilisée. Les auteurs mettent ainsi en lumière le concours d'autres facteurs qui vont venir faire augmenter périodiquement la biomasse de *P. rubescens* alors que la concentration en phosphore est stabilisée ($\sim 10 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$) suggérant un découplage entre ces deux variables. *P. rubescens* tend à se maintenir dans les lacs malgré la baisse de phosphore, grâce à sa capacité à vivre dans le métalimnion, parfois même dans l'hypolimnion et profiter ainsi d'un accès facilité aux nutriments (Lepori et al., 2021 ; Suarez et al., 2023). Comme évoqué précédemment, il existe également des différences de réponses entre les différentes espèces de cyanobactéries. Les cyanobactéries diazotrophes, capables de fixer l'azote atmosphérique à l'instar d'*Aphanizomeon flosquae* montrent un temps de réponse plus lent que les autres en réaction à la baisse de phosphore et tendent à se maintenir plus facilement dans ces conditions (Phillips et al., 2005).

La littérature rapporte également des différences de réponses du phytoplancton selon la saison. Les communautés phytoplanctoniques ne sont pas les mêmes au printemps qu'en fin d'été/automne ou en hiver, et certains effets d'une baisse durable du phosphore ont une forte dominance saisonnière. De manière générale, la fin de l'été est souvent caractérisée par des conditions de surface plus appauvrie en nutriments qu'au printemps (après une phase de brassage), avec comme conséquence la représentation d'espèces déjà tolérantes aux concentrations faibles en phosphore. Les changements liés à la ré-oligotrophisation (taille, espèces etc.) apparaissent alors plus marqués sur les communautés de printemps qui peuvent connaître des modifications d'abondance spécifiques plus flagrantes avec la progression de l'oligotrophisation. Les communautés estivales, déjà adaptées aux conditions appauvries en phosphore, ne sont plus autant à même à compenser cette diminution et c'est la biomasse totale qui est amenée à diminuer (*Principe de le Chatelier*) (Gaedke et Schweizer, 1993). De plus, avec le processus de ré-oligotrophisation l'appauvrissement en phosphore des couches superficielles arrive plus tôt dans la saison et s'étend davantage en profondeur (Anneville et al., 2005).

La taille du phytoplancton est aussi sujette à des variations, mais les études ne s'accordent pas toutes sur ce point. Certaines décrivent une augmentation des cellules de petite taille avec l'oligotrophisation (en particulier les picocyanobactéries), à l'image de l'étude de Jaquet et al., 2014 qui rapporte au travers de l'exemple de la situation des lacs Léman, du Bourget et d'Annecy, une augmentation de la proportion des petites formes planctoniques avec l'avancé de l'oligotrophisation. Le lac d'Annecy alors plus oligotrophe présente une proportion plus importante de formes nano-planctoniques en comparaison des deux autres lacs. Si la diminution de la taille des organismes s'explique par la surabondance relative d'espèces de petites tailles, il existe également un phénomène de miniaturisation des individus au sein même de certaines espèces. C'est ce que rapporte Ruggiu et al., 1998, qui décrit une diminution de taille de quelques espèces de diatomées, chlorophycées, cyanobactéries et chrysophycées. Cependant, cette observation n'est réellement confirmée que pour un nombre limité d'espèces. D'autres comme celle de Pomati et al., 2020 arrive à la conclusion inverse, à savoir une augmentation de la taille du phytoplancton. Selon cette étude, l'oligotrophisation est caractérisée par le passage d'un régime dominé par les petits phototrophes à un régime dominé par les grandes espèces mixotrophes. Cette seconde position est plus en accord avec le reste de la littérature qui note une diminution des petits phototrophes, comme les chlorophycées, avec l'avancée de l'oligotrophisation. Le processus de ré-oligotrophisation passerait par une étape caractérisée par une augmentation relative d'espèces de grandes tailles, notamment filamenteuses comme *Mougeotia gracilima* et *P. rubescens* et des espèces mixotrophes (Anneville et al., 2019 ; Lepori et al., 2021).

Jochimsen et al., 2012, démontre que les résultats observés, sont bien liés, et attribuables, à la diminution du phosphore et que le réchauffement des eaux, bien que concomitant n'a finalement qu'un effet marginal sur la biomasse phytoplanctonique. C'est ce que confirme Anneville et al., 2005 qui trouve que la baisse du phosphore apparaît comme le facteur principal conditionnant les dynamiques des populations phytoplanctoniques, bien qu'il soit assurément complexe de pouvoir réellement dissocier les effets du phosphore de ceux d'ordre climatique. Finger et al., 2013, trouve toutefois que pour un même niveau trophique, la productivité annuelle peut varier de 20% environ dû à l'exercice de facteurs externes comme les variations météorologiques.

3.3. 3.3 ZOOPLANCTON

3.3.1. Généralités

La revue de la littérature révèle que les effets du phosphore sur les communautés zooplanctoniques lacustres relèvent généralement plus d'effets indirects, induits par la compétition interspécifique, la prédation ou les modifications des populations phytoplanctoniques, que par une influence directe du phosphore sur la survie et le recrutement du zooplancton. Il est également important et utile de préciser que tous les groupes zooplanctoniques ne ressortent pas impactés de manière égale par la baisse du phosphore. Cela est dû à la nature intrinsèque du zooplancton. Il s'agit d'un terme générique utilisé pour désigner la fraction animale du plancton, et défini principalement par la taille des organismes. L'appellation zooplancton englobe, ainsi, un nombre important d'organismes aux morphologies et aux comportements variés. Les résultats des différentes études identifiées se focalisent principalement sur deux grands groupes zooplanctoniques : les microcrustacés (spécifiquement les copépodes et les cladocères) et les rotifères, figurant respectivement dans 76 % et 29% des études (Figure 5a). Mais d'autres groupes, bien que satisfaisant également la définition précédemment énoncée, n'étant que marginalement traités dans la littérature, ne feront pas l'objet de cette section. C'est le cas notamment des espèces dites « méroplanctoniques », (organismes zooplanctoniques « temporaires », passant par un stade planctonique, généralement larvaire, lors de leur développement) comme les poissons ou les dreissènes par exemple (Calbet, 2022). En accord avec les tendances globales présentées précédemment, l'âge des publications traitant de la réponse du zooplancton est plutôt élevé avec près de 43 % des publications ayant plus de 15 ans et seulement 14% ayant moins de 5 ans. L'âge moyen des publications s'élève ainsi à 13 ans (Figure 5b). Le tableau 2 présente les différentes études ayant évalué la réponse du zooplancton à la baisse du phosphore sur le long terme et leurs différentes caractéristiques (lacs, organismes, phosphore etc.).

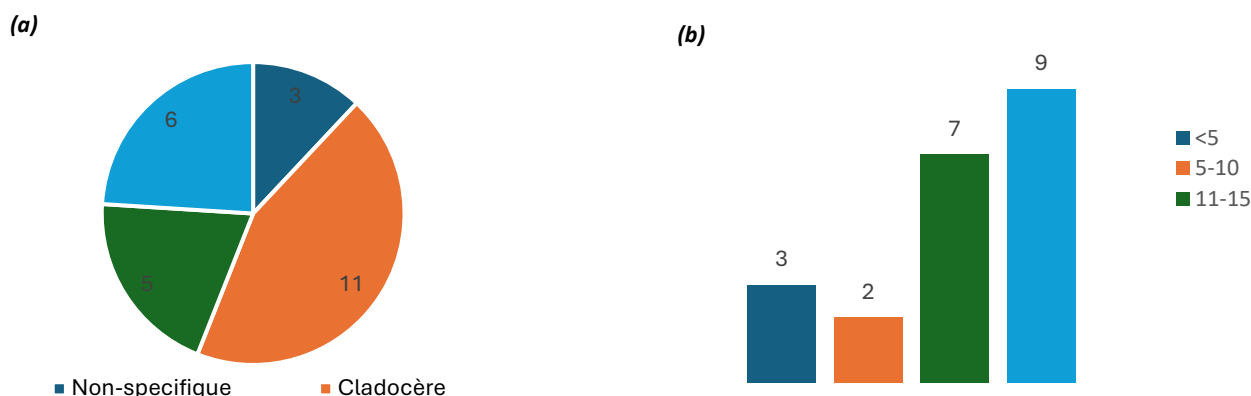


Figure 5. (a) Nombre d'articles par groupes zooplanctoniques et (b) répartition de l'âge des publications en 4 catégories (>15 ans, 11-15 ans, 5-10 ans, <5 ans)

Figure 5. (a) Number of articles by zooplanktonic groups and (b) age distribution of publications in 4 categories (>15 years, 11-15 years, 5-10 years, <5 years)

3.3.2. Synthèse des résultats de la bibliographie

Comme pour celle du phytoplancton, la biomasse zooplanctonique des lacs traversant un processus de ré-oligotrophisation, est appelée à diminuer en réponse à la baisse du phosphore dans les eaux – un constat plutôt partagé dans la littérature (Bernat et al., 2020 ; Jeppesen et al., 2005 ; Köhler et al., 2005 ; Moe et al., 2022 ; Phillips et al., 2005 ; Voutilainen et al., 2012). Cette diminution de la biomasse zooplanctonique totale trouve possiblement son origine dans l'affaiblissement des populations de cladocères et principalement des daphnies, un groupe largement représenté dans les communautés zooplanctoniques lacustre et rapporté par la littérature spécifiquement sensible à la baisse de phosphore. C'est effectivement ce que rapportent Anneville et al., 2007 ; Arfé et al., 2019 ; Barbiero et al., 2012 ; Manca et Ruggiu, 1998 ; Moe et al., 2022 ; Rellstab et al., 2007 ; Stich et Brinker, 2010 et Voutilainen et al., 2012, qui notent un déclin des populations des daphnies, plus ou moins important, avec un appauvrissement du lac en phosphore. De manière générale, ces études dépeignent la même situation, à savoir une diminution des cladocères herbivores comme *Daphnia spp.* ou *Bosmina spp.* au profit des cladocères carnivores, principalement *Bythotrephes longimanus*, dont le nombre d'individus augmente de concert avec l'oligotrophisation (Figure 6). Moe et al., 2022, trouve que la biomasse phytoplanctonique est le paramètre principal motivant cette dynamique. Les résultats de Bernat et al., 2020, confirment cette idée et ajoutent la dimension « consommable » du phytoplancton. Si les variations de la biomasse phytoplanctonique parviennent à expliquer en partie celles du zooplancton, le caractère « mangeable/non-mangeable » du phytoplancton joue un rôle non-négligeable. En effet, comme décrit dans la section précédente, des conditions mésotrophes sont amenées à favoriser des espèces parfois difficilement consommables pour le zooplancton, comme les diatomées ou des algues filamenteuses, et à déclencher des processus de compensation aboutissant à une augmentation croissante du rapport C:P du phytoplancton. Cette incapacité physique du zooplancton à consommer le phytoplancton, ou le faible intérêt nutritif de certaines espèces, peut mener à une impasse trophique résultant en un affaiblissement des communautés zooplanctoniques et donc à une efficacité du transfert énergétique amoindrie entre les différents niveaux trophiques. Les cladocères (daphnies principalement), sont connus pour avoir des besoins tissulaires en phosphore important en comparaison avec les copépodes et les rotifères, les rendant ainsi désavantagés dans de telles conditions (Voutilainen et al., 2012).

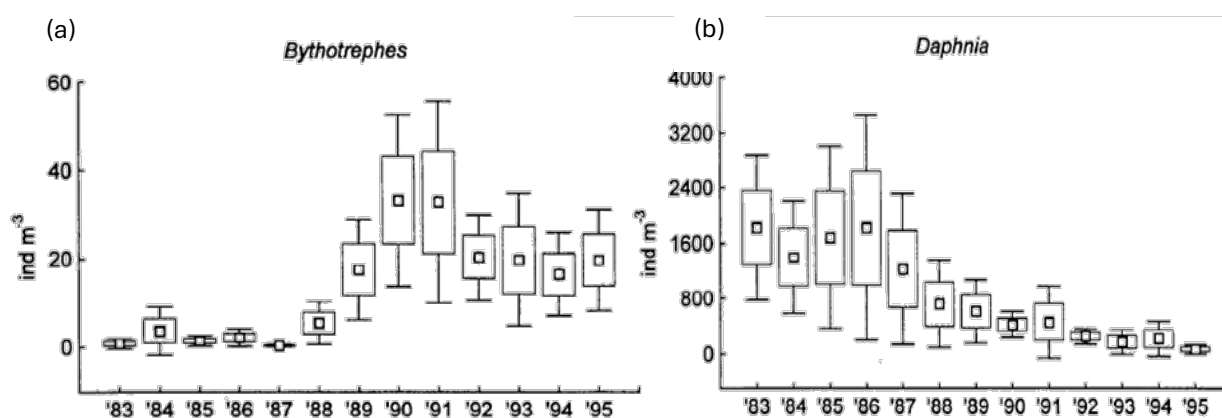


Figure 6. Evolution du nombre d'individus par m³ de *Bythotrephes*, un cladocère carnivore (a) et de *Daphnia*, un cladocère herbivore (b), Lac Majeur, (Manca et al., 2012)

Figure 6. Evolution of the number of *Bythotrephes* per m³, a carnivorous cladoceran (a) and of *Daphnia*, a herbivorous cladoceran (b), Lake Maggiore, (Manca et al., 2012)

Chez les cladocères, *Bythotrephes longimanus* fait office d'exception avec une biomasse en constante augmentation d'après la littérature. L'essor important de cette espèce prédatrice, observé concomitamment avec la ré-oligotrophisation, accroît encore davantage la pression sur les daphnies alors déjà fragilisées (Arfé et al., 2019 ; Manca et Ruggiu, 1998). Aussi, il est possible d'imaginer qu'une baisse prolongée des cladocères herbivores pourrait, à terme, aboutir à une diminution sensible des cladocères carnivores.

Tableau 2. Tableau regroupant les études, et leurs différentes caractéristiques, ayant évalué la réponse du zooplancton à la baisse du phosphore.
Table 2. Table showing the studies and their various characteristics that evaluated the response of zooplankton to phosphorus reduction.

Article	Lac	Pays	Durée du suivi (an)	TP (µg/l)	Profondeur moyenne (m)	Profondeur maximale (m)	Volume (km ³)	Surface (km ²)	Temps de résidence (an)
Ammeville et al., 2007	Leman	Suisse	30	89-10	152.7	309.7	89	580	11.9
Arfè et al., 2019	Lac Majeur	Suisse/Italie	27	23-10	177	370	37	212.5	4
Barbiero et al., 2012	Huron/Michigan/Superior	USA/Canada	28	6-2	59-147	222-282	3500-12070	59600-82100	21-191
Barbiero et Warren, 2011	Laurentian (Erie, Huron, Michigan, Ontario, Superior)	USA/Canada	23	NA	59-147	222-282	3500-12070	59600-82100	21-191
Bernat et al., 2020	Lake Balaton	Hongrie	20	NA	3.2	12	1.9	596	4.6
Jeppesen et al., 2005	35 lacs	-	5-35	3500-7.5	0.7-177	2-374	NA	0.03-1890	0.05-14.4
Kohler et al., 2005	Müggelsee	Allemagne	24	106-71	4.9	8	3.6e-8	7.3	0.11-0.15
Manca et Ruggiu, 1998	Lac Majeur	Suisse/Italie	12	23-9	177	370	37	212.5	4
May et al., 2014	Loch Leven	UK	34	71-34	3.9	13	0.06	13.3	0.4
Moer et al., 2022	Lake Mosa	Norvège	38	10-5	153	449	56	362	6
Molinerio et al., 2006	Leman	Suisse/France	29	89-40	152.7	309.7	89	580	11.9
Oberreisser et Manca, 2011	Lac Majeur	Suisse/Italie	18	45-12	177	370	37	212.5	4
Phillips et al., 2005	Barton Broad	UK	24	300-~50	1.4	NA	NA	0.6	0.04
Pomati et al., 2012	Lac Zurich	Suisse	31	79-24	5.1	136	3.3	65	1.2
Reilistab et al., 2007	Bienitz	Suisse	20	10-3	173	259	5.15	29.7	2.6
Seebens et Müller, 2007	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	25	87-24	90	251	48	536	4.3
Stich et al., 2018	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	49	8.4-6.3	90	251	48	536	4.3
Strale et Brinker, 2010	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	24	84-10	90	251	48	536	4.3
Strale et Geller, 1998	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	16	87-24	90	251	48	536	4.3
Strale et Müller, 2010	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	19	87-17	90	251	48	536	4.3
Voutilainen et al., 2012	Lake Pyhäselkä	Finlande	22	11	9	67	32	263	3.5

La littérature présente des conséquences liées à la prédation, plus complexes qu'une simple baisse de la biomasse des cladocères herbivores, on peut citer un relâchement de la compétition interspécifique ou des modifications de la taille des organismes via l'action des prédateurs. En effet, si globalement la biomasse des cladocères herbivores tend à baisser, Arfé et al., 2019 vient nuancer ce postulat avec l'observation qu'une baisse des daphnies peut être profitable à certains petits cladocères herbivores comme *Bosmina spp.* Et *Diaphanosoma spp.*, qui bénéficient alors d'une diminution momentanée de la compétition avec les daphnies. Alors que les changements de taille du zooplancton microcrustacéen peuvent être interprétés comme l'expression de l'intensité de la prédation et de sa nature. Aussi, une diminution de la taille de *Daphnia spp.* Et *Bosmina spp.* Peut indiquer une prédation accrue par des poissons planctivores (Voutilainen et al., 2012) – les cladocères étant par ailleurs les proies de prédilection de ces derniers (Ogorelec, 2020). Une baisse des poissons planctivores, comme celle décrite avec l'appauvrissement en phosphore (Gerdeaux et al., 2006), peut alors s'exprimer par une augmentation de la taille des microcrustacés. Tandis que la prédation liée à l'activité d'organismes zooplanctoniques comme *B. longimanus* ou *Limnocalanus spp.* (copépode), étant davantage dirigée sur les petits organismes, tend à produire l'effet inverse, à savoir une augmentation de la taille des microcrustacés (Barbiero et al., 2012 ; Manca et Ruggiu, 1998).

L'influence du climat apparait également comme un facteur important dans la détermination des dynamiques populationnelles et peuvent venir modifier la réponse des organismes. La température joue un rôle de régulation important chez les cladocères et peut contrebalancer les effets provoqués par la baisse du phosphore. Ainsi, malgré la tendance générale à la baisse, il est possible d'observer des recrudescences ponctuelles chez les daphnies, par exemple, pour des années particulièrement chaudes (Arfé et al., 2019).

L'abondance totale des copépodes ne montrent pas de tendances claires en réponse à la baisse de nutriments et les populations sont rapportées relativement stables sur le long terme, malgré des fluctuations interannuelles parfois importantes (Anneville et al., 2007 ; Rellstab et al., 2007 ; Seebens et al., 2007). Les copépodes sont rapportés moins sensibles que les cladocères à l'oligotrophisation mais également aux changements de température et il semble assurément difficile d'identifier et d'isoler les facteurs d'influence sur leurs populations (Arfé et al., 2019 ; Voutilainen et al., 2012).

Néanmoins, certaines dynamiques de populations trouvent leur écho dans la littérature. Deux études, Anneville et al., 2017 et Barbiero et al., 2012, soulignent l'existence d'une dynamique modifiée, au sein des populations de copépodes, par la baisse de phosphore qui s'exprime par une surreprésentation relative des calanoïdes par rapport aux cyclopoïdes. L'étude de Barbiero et al (2012), décrit même une transition entre un régime zooplanctonique caractérisé par la dominance des cladocères à un régime dominé par les copépodes. De plus, si la plus faible sensibilité au phosphore des copépodes est souvent invoquée pour expliquer les différences de dynamiques entre les cladocères et les copépodes, il est nécessaire de rappeler qu'ils souffrent également moins des effets de la prédation que les cladocères. Les copépodes n'étant pas les proies principales des corégones, alors appelés à augmenter avec la baisse du phosphore (Rellstab et al., 2007).

Les rotifères peuvent former un groupe important des communautés zooplanctoniques lacustres, mais sont généralement moins représentés que les microcrustacés. Plusieurs études se sont néanmoins penchées sur leurs réponses à la ré-oligotrophisation (Barbiero et Warren, 2011 ; Köhler et al., 2005 ; May et al., 2014 ; Molinero et al., 2006 ; Obertegger et Manca, 2011 ; Stich et al., 2017 ; Voutilainen et al., 2012). Certaines études rapportent une diminution de la biomasse des rotifères (May et al., 2014 et Stich et al., 2017) alors que d'autres décrivent plutôt une tendance à l'augmentation (Voutilainen et al., 2012). Les changements de biomasse totale ne permettent pas d'aboutir à des conclusions claires quant aux dynamiques populationnelles en lien avec la baisse de phosphore. Il semblerait cependant que l'oligotrophisation ait un effet sur la composition taxonomique des rotifères en favorisant les espèces de petites tailles (Molinero et al., 2006 ; Obertegger et Manca, 2011) (Figure 7).

Cette diminution de taille peut être mise en relation avec des changements de représentation des groupes fonctionnels (microphage et macrophage) (Obertegger et Manca, 2011). Avec la ré-oligotrophisation et la diminution des daphnies, les espèces dites « microphages », plus petites, dominent alors que les espèces dites macrophages (*raptorial*), plus grandes, diminuent relativement. Les espèces microphages se nourrissent d'algues, de bactéries ou d'autres petites particules, alors que les espèces macrophages, prédatrices, s'attaquent à des organismes de plus grande taille (Pourriot et Francez, 1986). Ce changement implique une diminution dans la taille des rotifères puisque généralement les espèces microphages présentent des tailles inférieures à celles des espèces dites prédatrices. Par ailleurs, cette relation microcrustacés-rotifères est confirmée par l'étude de Barbiero et Warren, 2011 qui rapportent une forte relation entre la composition des communautés de rotifères et la présence de *Bythotrephes longimanus* (cladocère prédateur), renforçant l'idée d'une dynamique populationnelle déterminée par des facteurs d'ordre compétitifs ou de prédation.

Finalement, si la dynamique des cladocères apparaît comme relativement tributaire des modifications inhérentes à l'appauvrissement des lacs en phosphore, les copépodes montrent des tendances plus complexes et parfois découplées du paramètre phosphore. C'est également le cas des rotifères dont les observations, parfois contraires, compliquent l'identification d'une réponse claire induite par la baisse de phosphore. Le phosphore joue, ainsi, plutôt un rôle de modulateur : il influence sur les dynamiques populationnelles sans toutefois en être le moteur. Dès lors, l'interprétation de la dynamique zooplanctonique au travers du seul prisme du phosphore en limite la compréhension.

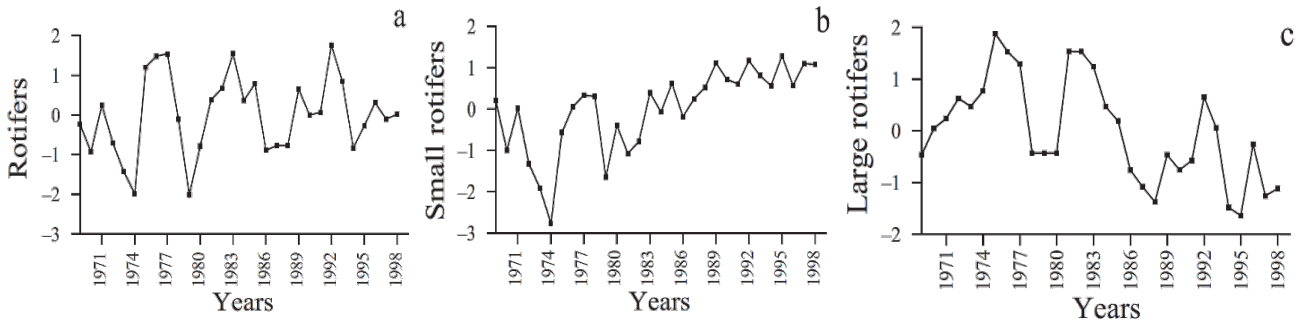


Figure 7. Evolution de la biomasse des rotifères (a), des petits rotifères (b) et des grands rotifères (c). Les données représentent la variabilité interannuelle de la communauté des rotifères, log-transformées et standardisées. Lac Léman (Molinero et al., 2006).
 Figure 7. Evolution of rotifer biomass (a), small rotifers (b), and large rotifers (c). The data represent the interannual variability of the rotifer community, log-transformed and standardized. Lake Geneva (Molinero et al., 2006).

3.4. POISSON

3.4.1. Généralités

La revue de la littérature révèle que les effets du phosphore sur les communautés piscicoles lacustres s'expriment à différents niveaux : compétition inter- et intraspécifique ; recrutement du ichtyoplancton ; prédation. Il est également important et utile de préciser que tous les groupes piscicoles ne ressortent pas impactés de manière égale par la baisse du phosphore. Les résultats des différentes études identifiées se focalisent principalement sur 5 groupes caractéristiques des communautés piscicoles lacustres : les corégones, les perches, les salmonidés, les cyprinidés et les brochets, figurant respectivement dans 57, 57, 38, 42 et 24 % études (Figure 8a). A noter qu'une étude peut faire l'objet d'un ou plusieurs groupes. En accord avec les tendances globales présentées précédemment, l'âge des publications traitant de la réponse des poissons est plutôt élevé avec près de 52 % des publications ayant plus de 15 ans et seulement 14% ayant moins de 5 ans. L'âge moyen des publications s'élève ainsi à plus de 13 ans (Figure 8b). Le tableau 3 présente les différentes études ayant évalué la réponse des poissons à la baisse du phosphore sur le long terme et leurs différentes caractéristiques (lacs, organismes, phosphore etc.).

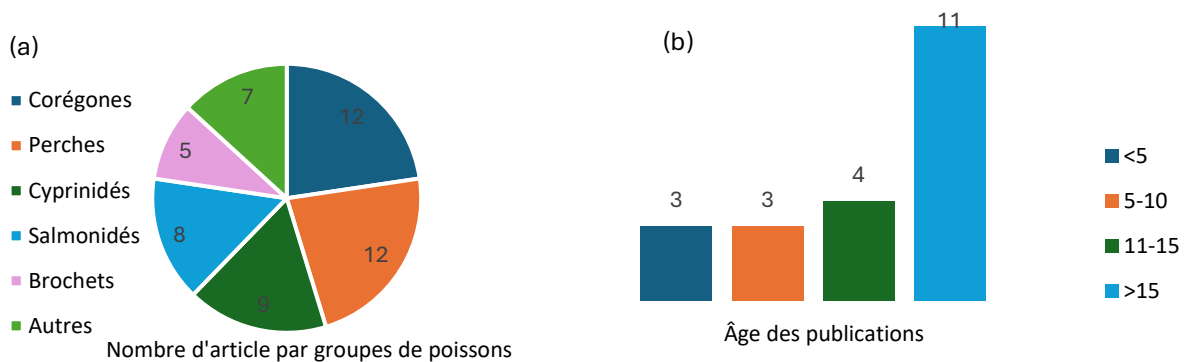


Figure 8. Nombre d'articles par (a) groupes piscicoles et (b) répartition de l'âge des publications en 4 catégories (>15 ans, 11-15 ans, 5-10 ans, <5 ans)

Figure 8. Number of articles by (a) fish groups and (b) age distribution of publications in 4 categories (>15 years, 11-15 years, 5-10 years, <5 years)

3.4.2. Synthèse des résultats de la littérature

Comme pour les autres groupes trophiques examinés, la conséquence la plus fréquemment retrouvée, dans la littérature, d'une diminution en phosphore, est la survenue de changements dans les communautés piscicoles. Plusieurs études (Anneville et al., 2017 ; Gerdeaux et al., 2006 ; Jeppesen et al., 2005 ; Jeppesen et al., 2005b ; Hossain et al., 2019 ; Ludsin et al., 2001 ; Massol et al., 2007 ; Nöges et al., 2018 ; O'Gorman & Burnett, 2001 ; Sabel et L., 2020 ; Welch, 2009), soit plus de 52 %, rapportent des modifications dans les abondances et les proportions des différents groupes piscicoles avec l'appauvrissement en phosphore des lacs. Il est intéressant de noter que les modifications observées suivent, pour toutes ces études, la même ligne directrice, à savoir qu'une amélioration de l'état trophique est marquée par la baisse de l'abondance relative de groupes tolérants à l'eutrophisation comme les cyprinidés et les perches au profit de l'augmentation de l'abondance relative de piscivores (comme le brochet) ou des salmonidés. En comparaison avec le plancton, les poissons ont une espérance de vie supérieure et présentent donc un temps de renouvellement populationnel plus élevé. Leurs réponses à la baisse du phosphore sont généralement visibles et quantifiables après une dizaine d'années (Jeppesen et al., 2005).

Gerdeaux et al., 2006 ont travaillé sur l'identification de tendances chez différentes espèces/groupes piscicoles. Les conclusions de cette étude, reflétant bien les résultats décrits dans la littérature et ayant l'immense avantage de relier directement les observations à des concentrations en phosphore dans les eaux, serviront de base de l'analyse sur cette partie. Plus précisément, elle met en relation les captures (kg/ha par an) avec la concentration totale en phosphore des lacs. Les résultats de cette étude sont obtenus sur la base d'une analyse de données biologiques et physico-chimiques de 11 lacs périalpins suisses et français avec un suivi s'étalant sur 30 ans et se basent sur des tests statistiques pour mettre en lumière la relation entre le phosphore et les différents groupes piscicoles. Plusieurs groupes sont considérés dans ces études : Les corégones, les perches, les cyprinidés et les salmonidés. Les résultats et tendances observées pour chacun des groupes piscicoles sont rapportés ci-dessous :

Le corégone

Le corégone produit une réponse en deux temps en réaction à la baisse de phosphore. Dans un premier temps, la baisse de phosphore induit une augmentation des captures qui atteint 10-20 kg·ha⁻¹ par an pour une gamme de concentrations en phosphore de 20-40 µg·L⁻¹, et avec des abondances maximales observées entre 20 et 30 µg·L⁻¹. Si l'oligotrophisation s'accroît davantage et que les concentrations en phosphore passent en dessous de 20 µg·L⁻¹, les prises médianes deviennent inférieures à 10 kg·ha⁻¹·an⁻¹ mais la différence devient statistiquement significative pour des concentrations inférieures à 10 µg·L⁻¹. A de faibles concentrations en phosphore, on note que les captures restent supérieures à celles observées dans des conditions eutrophes (très faibles au-delà de 50 µg·L⁻¹, <2 kg·ha⁻¹·an⁻¹) (Figure 9). Cependant dans le lac de Brienz, fortement oligotrophe (<5 µgP·L⁻¹) les captures sont très basses (1-3 kg·ha⁻¹·an⁻¹) (Müller et al., 2007).

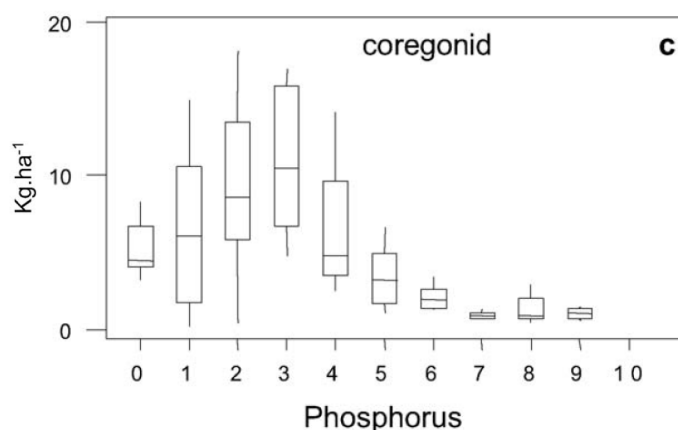


Figure 9. Captures des corégones en fonction du contenu en phosphore total (l'échelle du phosphore : 0 = <10 µgP·L⁻¹, 1 = 10-20 µgP·L⁻¹, 2 = 20-30 µgP·L⁻¹ etc.) (Gerdeaux et al., 2006).

Figure 9. Whitefish catches according to total phosphorus content (phosphorus scale: 0 = <10 µgP·L⁻¹, 1 = 10-20 µgP·L⁻¹, 2 = 20-30 µgP·L⁻¹ etc.) (Gerdeaux et al., 2006).

Tableau 3 : *Tableau regroupant les études, et leurs différentes caractéristiques, ayant évalué la réponse des poissons à la baisse du phosphore.*
 Table 3 : *Table showing the studies and their various characteristics that evaluated the response of fish to phosphorus reduction.*

Article	Lac	Pays	Durée du suivi (an)	TP (µg/L)	Profondeur moyenne (m)	Profondeur maximum (m)	Volume (km ³)	Surface (km ²)	Temps de résidence (an)
Anneville et al., 2017	Léman	Suisse/France	33	89-20	152.7	309.7	89	580	11.9
Caudron et al., 2014	Léman	Suisse/France	30	89-21	152.7	309.7	89	580	11.9
Dubois et al., 2008	Léman	Suisse/France	48	89-29.4	152.7	309.7	89	580	11.9
Eckmann et al., 2006	Constance	Suisse/Germany/Austria	95	87-9	90	251	48	536	4.3
Gerdeaux et al., 2006	Annecy, Biemme, Bourget, Constance, Léman, Lucerne, Neuchâtel, Thoun, Walen, Zurich	Suisse/France/Allemagne/Autriche	30	68-9.4	30.5-152.7	65-309.7	1.1-89	2.4-580	3.8-11.9
Gerdeaux et Perga., 2006	Léman/Constance/Annecy	Suisse/France/Allemagne/Autriche	36	89-10	82-152.7	82-308.7	1.1-89	2.7-580	3.8-11.9
Gerdeaux, 2004	Léman	Suisse/France	30	90-36	152.7	309.7	89	580	11.9
Gronlund, 2012	Ásvalbjörnarna	Suède	31	168-12	NA	3.1-4.2	NA	0.25	NA
Hossain et al., 2019	Ontario (Bay of Quinte)	USA/Canada	41	80-30	86	244	1640	254	6
Jørgensen et al., 2005	35 lacs	-	5-35	3500-7.5	0.7-1.77	2-374	NA	0.03-1890	0.05-14.4
Jørgensen et al., 2005b	Ørn/Bryrup Langsø/Søgaard/Gundsømagle/Arresø/Danhusssøen/Bagsværd/Vestehørborg	Danmark	12	NA	1.2-4.6	NA	NA	0.21-40	0.05-2.2
Ludsin et al., 2001	Ere	USA/Canada	27	60-10	19	64	480	25744	2.6
Masson et al., 2007	Annecy, Biemme, Bourget, Constance, Léman, Lucerne, Neuchâtel, Thoun, Walen, Zurich	Suisse/France/Allemagne/Autriche	30	68-9.4	30.5-152.7	65-309.7	1.1-89	2.4-580	3.8-11.9
Müller et al., 2007	Brenz	Suisse	22	20-7	1.73	259	5.15	29.7	2.6
Noges et al., 2018	Majleur/Léman/Windermere/Göstjärn	Suisse/France/Italie/LUK/Estonie	42	6.4/1.4/19/42	2.8-152.7	6-309.7	0.314-89	6.7-580	0.1-11.9
O'Gorman et Burnett., 2001	Ontario	USA/Canada	19	15-8-6-8	86	244	1640	254	6
Sabli et al., 2020	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	17	18-6	90	251	48	536	4.3
Thomas et al., 2010	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	49	8-6-8	90	251	48	536	4.3
Thomas et Eckmann, 2007	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	50	9	90	251	48	536	4.3
Wedelind et al., 2022	Hallwill	Suisse	4	200-15.8	28	47	0.285	10.3	3.9
Weidli, 2009	Moses	USA	26	85-17	5.5	12	NA	28	NA

Les corégones sont d'excellents compétiteurs pour la ressource zooplanctonique et subissent alors d'avantage les effets d'une compétition intraspécifique qu'interspécifique (Thomas et Eckmann, 2007). Dans des conditions d'appauvrissement en phosphore comme celles retrouvées dans le lac de Constance (concentration en phosphore total $<10 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$), la compétition intraspécifique peut devenir un facteur important de régulation des populations de corégone. C'est en tout cas ce que soutient Thomas et al., 2010, qui note l'adoption de nouveaux comportements alimentaires pour mitiger la baisse substantielle du zooplancton. Les corégones sont ainsi contraints de quitter leur zone de prédilection et de descendre plus profondément dans la colonne d'eau, pour limiter la compétition intraspécifique, malgré une baisse de l'efficacité de la chasse en profondeur dû à la diminution de la lumière. La compétition interspécifique peut également être accentuée avec l'introduction de nouvelles espèces dans le milieu, à l'image de l'épinoche à trois épines dans le lac de Constance (Rösch et al., 2017). Les corégones sont donc, dans un premier temps, favorisés par la baisse des nutriments ($<50 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$) via le retour à des conditions oxiques satisfaisantes qui permet le développement de leurs œufs et leur recrutement (Anneville et al., 2017 ; Gerdeaux et al., 2006). Dans un second temps, les populations de corrégones semblent limitées par la ressource zooplanctonique subissant une compétition intraspécifique, voire interspécifique, importante, pour des valeurs en phosphore faibles.

Salmonidés et brochets (piscivores)

De manière générale les espèces piscivores ressortent spécialement avantagées par la ré-oligotrophisation mais certaines nuances sont à considérer notamment au niveau des salmonidés.

Les salmonidés suivent la même tendance que les corégones mais apparaissent plus sensibles à la concentration en phosphore. Les prises sont toujours inférieures à $1 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ pour des concentrations supérieures à $50 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ alors qu'elles sont rapportées maximales entre 10 et $20 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ (Figure 10). Pourtant malgré cette tendance globale à l'augmentation des captures avec l'amélioration de l'état trophique, les populations de salmonidés et principalement celles d'omble-chevalier, peinent à réellement retrouver leur état antérieur à l'eutrophisation et atteignent des niveaux parfois critiques, notamment dans le Léman (Anneville et al., 2017 ; Caudron et al., 2014). A l'inverse de la truite qui fraie en rivière, l'omble-chevalier fraie dans le lac et son recrutement est donc tributaire des conditions in situ. Aussi, une hypoxie au niveau des sédiments peut mettre en péril la survie des œufs et des larves de ces espèces. En effet, au-delà de $50 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, le développement embryonnaire des salmonidés est largement altéré (Gerdeaux et al., 2006).

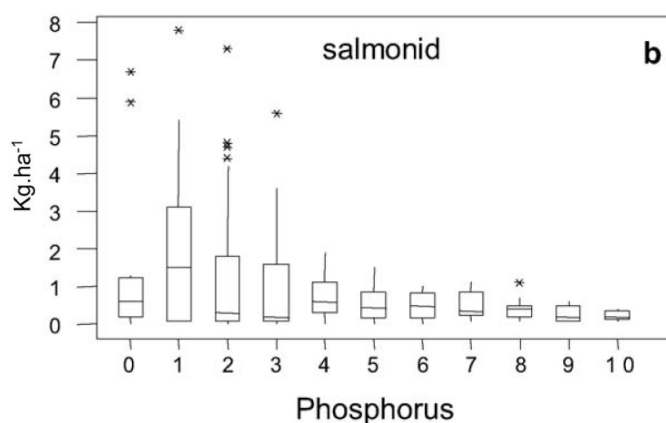


Figure 10. Présentation des captures des salmonidés en fonction du contenu en phosphore (l'échelle du phosphore : 0 = $<10 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, 1 = $10-20 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, 2 = $20-30 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, etc.) (Gerdeaux et al., 2006)

Figure 10. Presentation of salmonid catches according to phosphorus content (phosphorus scale: 0 = $<10 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, 1 = $10-20 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, 2 = $20-30 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, etc.) (Gerdeaux et al., 2006)

Les brochets sont des prédateurs tertiaires eurhythmiques favorisés par les améliorations de leur environnement dues à la diminution de la quantité de nutriments. Le retour des herbiers lacustres, à characées notamment, favorise leur recrutement et l'efficacité de leur méthode de chasse (Anneville et al., 2017 ; Massol et al., 2007). Contrairement aux salmonidés qui sont des espèces sténothermes froid, les brochets vont pouvoir profiter de l'augmentation de la température de l'eau, apparaissant ainsi particulièrement adaptés aux conditions futures des lacs périalpins (Massol et al., 2007).

Les perches

Les perches semblent favorisées par l'augmentation en phosphore et les prises sont rapportées très faibles (<7 kg·ha⁻¹) en dessous de 20-30 µg·L⁻¹. Les captures augmentent jusqu'à se stabiliser pour des valeurs >80 µg·L⁻¹ (>15 kg·ha⁻¹) (Figure 11).

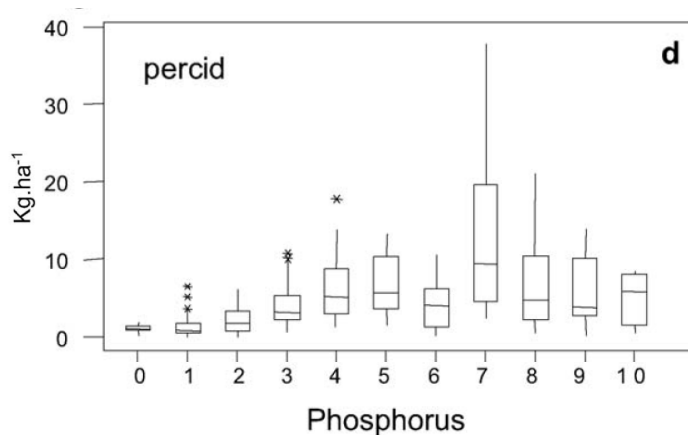


Figure 11. Captures des perches en fonction du contenu en phosphore (l'échelle du phosphore : 0 = <10 µgP·L⁻¹, 1 = 10-20 µgP·L⁻¹, 2 = 20-30 µgP·L⁻¹, etc.) (Gerdeaux et al., 2006)

Figure 11. Percid catches according to phosphorus content (phosphorus scale: 0 = <10 µgP·L⁻¹, 1 = 10-20 µgP·L⁻¹, 2 = 20-30 µgP·L⁻¹, etc.) (Gerdeaux et al., 2006)

Massol et al., 2007, malgré un travail effectué sur les données des mêmes lacs que Gerdeaux et al., 2006, n'aboutit pas à l'identification d'une tendance claire et significative de la réponse des perches à la baisse du phosphore. Si les autres groupes piscicoles sont corrélés de manière significative avec les modifications de l'état trophique, ce n'est pas le cas des perches que ce soit au niveau de la survie ou du recrutement de l'espèce. La réponse des perches à la diminution du phosphore ressort ainsi contrastée au regard de la revue de la littérature. Il semblerait qu'elle soit d'avantage impactée par des phénomènes de compétition inter- et intraspécifique que par les effets directement liés à la diminution du phosphore (amélioration conditions des frayères etc.) bien qu'il semble exister un lien étroit entre l'intensité de la compétition et le contenu du lac en phosphore (Eckmann et al., 2006). Avec le retour à des conditions oligotrophes, plus propices au développement des corégones, les perches perdent leur avantage compétitif et deviennent limitées dans leur expansion. Généralement, on fera la différence entre les poissons piscivores, qui se nourrissent préférentiellement d'autres poissons, et les planctivores qui consomment principalement des organismes zooplanctoniques. Ces comportements sont susceptibles de changer selon les stades de développement des individus. Ainsi il est plutôt commun que les juvéniles d'espèces dites piscivores se nourrissent de plancton avant de pouvoir se diriger vers des proies plus grandes. C'est le cas des perches, qui bien que considérées comme piscivores, vont se nourrir de zooplancton dans leur phase précoce de développement, impliquant alors une compétition avec les corégones. Il ressort de ces observations que les perches dominent dans des conditions riches en nutriments grâce à la réduction de la compétition avec les corégones, notamment. De plus, les larves de corégones éclosent plus précocement que celles des perches et peuvent se développer plus facilement (primeur sur la consommation du zooplancton) ce qui peut limiter le recrutement des perches (Gerdeaux et al., 2006).

Ainsi, ce n'est pas tant qu'elles ont besoin de conditions eutrophes pour vivre mais elles profitent plutôt de l'affaiblissement des autres groupes. Cela associé à leur faculté à s'adapter à une grande gamme de température (euritherme) participe à leur donner l'image d'une espèce opportuniste prête à proliférer au moindre signe de faiblesse de ces concurrents. La température serait également un facteur important dans la détermination de leur dynamique populationnelle (O'Gorman & Burnett, 2001). La température optimale de croissance des perches étant de 24°C par ailleurs (Melard et al., 1996).

Si la compétition interspécifique est un facteur important à prendre en compte pour expliquer et comprendre la dynamique populationnelle des perches, la considération de la compétition intraspécifique l'est peut-être même plus. C'est en tout cas ce que suggère Eckmann et al., 2006, qui présente la compétition intraspécifique comme le facteur principal déterminant l'abondance des perches. En substance, ces observations mettent en lumière des différences de comportement alimentaire chez les perches en fonction de l'état trophique du lac. Dans des eaux riches en nutriments, les perches adoptent plus rarement un comportement cannibale que dans des eaux oligotrophes.

Plusieurs hypothèses sont avancées comme notamment l'abondance du zooplancton et des conditions eutrophes, plus turbides, permettant une meilleure dissimulation des perches juvéniles. La présence de zooplancton en grande quantité, comme attendue en milieu eutrophe, permettrait aux perches, même adultes, de s'en nourrir, limitant ainsi la prédation sur les juvéniles (Hartmann, 1975). Cette idée est appuyée par Dubois et al., (2008) qui observent une corrélation entre les populations de perches et les variations du zooplancton suggérant une possible régulation par ce biais.

Par ailleurs, cette relation des perches avec le zooplancton s'exprime également par des voies plus détournées avec notamment l'augmentation des cas de parasitismes par le bothriocéphale, un ver plat parasite. En effet, ce phénomène s'explique possiblement par le concours de plusieurs événements que sont : la recrudescence des copépodes (comme explicité dans la section précédente) qui sont le principal hôte intermédiaire de ce parasite, associé à une biomasse zooplanctonique générale plus faible, augmentant la probabilité pour les perches de consommer un individu porteur et d'être infectées (Eckmann et al., 2006).

On retrouve également des effets au niveau de la taille et du taux de croissance des perches. La taille des perches juvéniles est effectivement corrélée positivement avec le phosphore et le phytoplancton, et est plus importante en période d'eutrophisation. Alors que les perches montrent les signes d'une croissance ralentie, mettant plus de temps pour arriver à maturité et à avoir une taille exploitable dans des conditions appauvries en phosphore (Dubois et al., 2008 ; Eckmann et al., 2006). Comme vu ci-dessus, les conditions plus riches en nutriments permettent aux perches d'accéder à une plus grande quantité de zooplancton se traduisant, sans doute, en un taux de croissance boosté.

Les cyprinidés

Les abondances de cyprinidés sont favorisées par l'augmentation des concentrations en phosphore de manière continue jusqu'à des valeurs très élevées (90 - 100 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). En revanche, les abondances sont faibles pour des concentrations $<20 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ (Figure 12). Par ailleurs, le ratio capture de corégone/ capture des cyprinidés est fortement corrélé aux variations en phosphore. Ce ratio est de fait révélateur de l'état trophique du lac. Pour des concentrations en phosphore supérieures à 30-40 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, les valeurs du ratio sont quasi nulles.

A mesure que la concentration en phosphore diminue, les cyprinidés sont concurrencés par les perches puis par les corégones dans l'accès à la ressource (Gerdeaux et al., 2006). Les faibles captures des cyprinidés, trouvent donc une explication dans la compétition exacerbée avec d'autres groupes plus adaptés aux conditions oligotrophes. Ces résultats peuvent sans doute être expliqués aussi par un effort de pêche principalement dirigé sur des espèces plus prisées telles que les perches et les corégones.

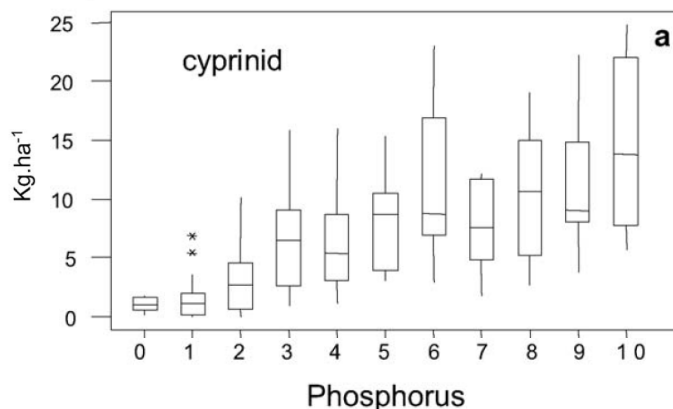


Figure 12. Captures des cyprinidés en fonction du contenu en phosphore (l'échelle du phosphore : 0 = $<10 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, 1 = $10\text{-}20 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, 2 = $20\text{-}30 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, etc.) (Gerdeaux et al., 2006).

Figure 12. Cyprinid catches according to phosphorus content (phosphorus scale: 0 = $<10 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, 1 = $10\text{-}20 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, 2 = $20\text{-}30 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, etc.) (Gerdeaux et al., 2006).

Biomasse piscicole totale

Les changements des populations piscicoles induits par l'oligotrophisation ne permettent pas de maintenir ou d'augmenter la biomasse totale piscicole : l'abondance des poissons est destinée à diminuer. C'est ce que rapporte Gerdeaux et al., (2006) qui ont déterminé que la biomasse totale est maximale pour des concentrations en phosphore total supérieures à 20 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ et minimale pour des valeurs inférieures à 10 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$. Au-delà de 20 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, la biomasse est relativement stable et n'augmente pas d'avantage (Figure 13). En comparant les données de 11 lacs, Massol et al., 2007 confirme cette diminution de la biomasse totale avec l'oligotrophisation, avec des valeurs faibles à des concentrations inférieures à 10 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ et qui augmentent vers 20 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$. Le pic de biomasse totale déterminé cette fois à 80 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$.

Les lacs sont des entités complexes et hétérogènes et des résultats différents peuvent s'observer selon la zone considérée. A l'échelle de la zone littorale, la biomasse totale ne suit pas la même tendance que celle de la zone pélagique. C'est en tout cas ce qu'indique l'étude de Sabel et al., 2020, qui ne fait état d'aucune différences significatives dans l'abondance totale des poissons qui est rapportée résiliente à la baisse de phosphore. En revanche, la baisse de phosphore induit une réorganisation des communautés littorales avec la diminution d'espèces comme la brème, le chevaine commun, la lotte ou encore la grémille au profit de l'augmentation de la perche, de la loche franche et de la vandoise.

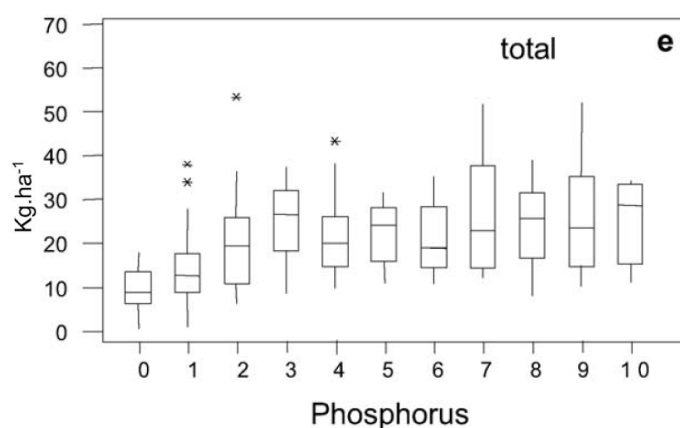


Figure 13. Captures totales en fonction du contenu en phosphore (l'échelle du phosphore : 0 = <10 $\mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, 1 = 10-20 $\mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, 2 = 20-30 $\mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, etc.) (Gerdeaux et al., 2006).

Figure 13. Fish catches according to phosphorus content (phosphorus scale: 0 = <10 $\mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, 1 = 10-20 $\mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, 2 = 20-30 $\mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, etc.) (Gerdeaux et al., 2006).

4. DISCUSSION GÉNÉRALE

Le but de cette section est de discuter les différents objectifs énoncés dans la partie introductive de ce rapport à la lumière des conclusions de la synthèse bibliographique pour essayer de définir un seuil phosphore pour le Léman.

1) Un peuplement piscicole de qualité dominé par des poissons « nobles » (corégones/féra, truites, ombles chevaliers), se reproduisant naturellement.

D'après la littérature le rendement piscicole, toute espèce confondue, est maximisé pour des concentrations de phosphore comprises entre 20 et 40 $\mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$. Cependant, si l'on souhaite favoriser les espèces salmonidés, la littérature recommande des concentrations de phosphore comprises entre 10 et 20 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$. Ces concentrations doivent permettre d'apporter les conditions nutritives idéales pour les espèces salmonidés.

Néanmoins, ces considérations théoriques sont en contradictions avec les observations faites actuellement sur le Léman. En effet, les récents chiffres issus de la pêche sur le Léman témoignent de populations de salmonidés peinant à se développer et à se maintenir malgré le retour à des conditions nutritives présentées comme théoriquement favorables. Cela se traduit également au niveau des captures des corégones et autres salmonidés qui sont proportionnellement moins importantes que celles des perches (Figure 14a). La part des salmonidés dans les captures était de 65% en 2011, au moment de l'établissement du seuil phosphore, et a baissé de 20 points en dix ans (Figure 14b), s'éloignant de l'objectif initial de 85%. Il faut noter cependant que cet indicateur n'a pas un développement linéaire et que les valeurs fluctuent passablement d'année en année. A titre d'exemple des proportions de 70% et 31% de salmonidés étaient rapportées en 2016 et en 2019.

Malgré l'amélioration des conditions trophiques, les captures des salmonidés montrent des tendances à la baisse alors que les espèces eurythermes, comme le brochet et la perche, semblent augmenter. Bien que les captures

de cette dernière aient baissé depuis la fin de l'eutrophisation, l'abondance de l'espèce démontre une certaine stabilité depuis quelques années. Cette stabilité pourrait s'expliquer par la baisse des effectifs des espèces salmonidés et la diminution de la compétition interspécifiques pour les ressources.

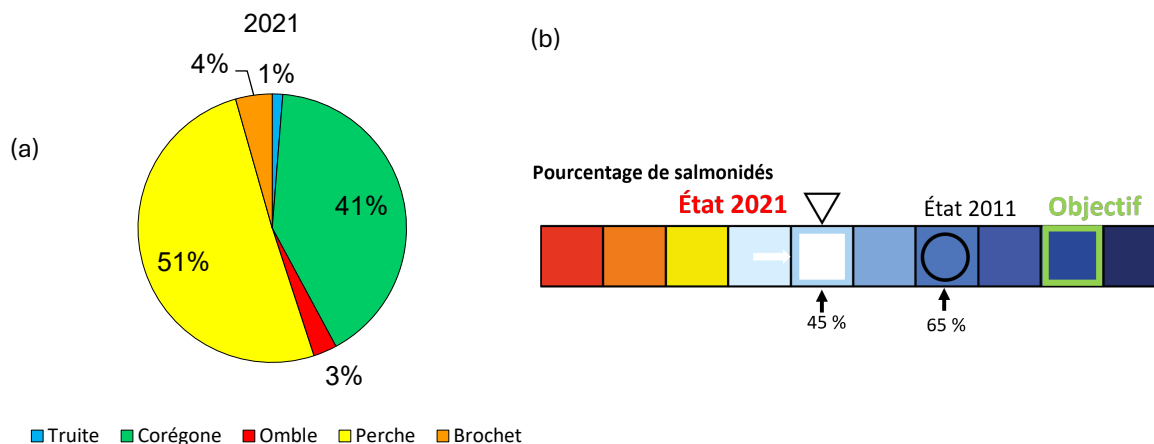


Figure 14. Répartition relative des captures sur le Léman par (a) groupes piscicoles et (b) proportion des salmonidés dans les captures pour l'année 2021 (CIPEL, 2021).

Figure 14. Relative distribution of catches on Geneva's Lake by (a) fish group and (b) proportion of salmonids in catches for 2021 (CIPEL, 2021).

Les données de l'étude de Gerdeaux et al., 2006, ne sont plus représentatives de l'évolution, thermique notamment, connue par les lacs ces dernières années. La température du lac est en constante augmentation et pourrait atteindre des niveaux critiques pour certaines espèces. La réalisation d'une étude similaire, actualisée, avec des données récentes, permettrait justement de mettre en évidence l'influence d'autres facteurs comme celle de l'évolution de la température. Cela donnerait une vue intéressante sur l'adaptation des communautés, dans un contexte où globalement le niveau de phosphore est resté plutôt stable. En effet, les études examinées présentent généralement une diminution du phosphore importante et relativement rapide de plusieurs dizaines de microgrammes par litre et il serait intéressant maintenant de voir l'évolution des communautés sur des périodes avec de faibles variations en phosphore ($\pm 5 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$), voire un statu quo de ce paramètre, dans des conditions appauvries en nutriments. En outre, les poissons sont des organismes ayant un temps de renouvellement des populations plus importants que ceux du phyto- ou du zooplancton et une dizaine d'année est nécessaire pour voir les effets de la baisse de phosphore (Jeppesen et al., 2005).

Le Projet Lac (Alexander & Seehausen, 2021), vient quelque peu challenger l'idée d'un seuil trophique optimal pour les corégones à des niveaux médium en phosphore ($20 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$) et d'un affaiblissement des populations pour des valeurs inférieures à $10 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$. Véritable inventaire piscicole des grands lacs périalpins suisses, ce projet observe une corrélation négative importante entre la biomasse de corégones (i.e. données issues de pêches scientifiques) et la concentration en phosphore. Les lacs les plus pauvres en phosphore montrent des valeurs plus élevées de biomasse de corégones que les lacs riches en nutriments. Aussi la biomasse de corégones est rapportée maximale dans les lacs avec un contenu en TP inférieur à $10 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, ce qui ne reflète donc pas les résultats obtenus dans la littérature (Figure 15a). Il est cependant possible de trouver une explication à cette divergence de résultats, par la prise en compte du facteur « taille » des individus. Dans les lacs faiblement nutritifs, les corégones ne diminueraient donc pas en biomasse mais en taille. L'indice de pêche montre plutôt une bonne corrélation avec la biomasse des grands corégones ($>30 \text{ cm}$) (Figure 15b). Le Léman fait, ici, figure d'exception avec une biomasse élevée malgré des valeurs de phosphore intermédiaires. L'inventaire a été effectué en 2012 dans le Léman, faisant suite à une période particulièrement favorable au développement des corégones (2009-2010) qui ont profité de la conjoncture exceptionnelle de plusieurs facteurs bénéfiques (Anneville et al., 2017).

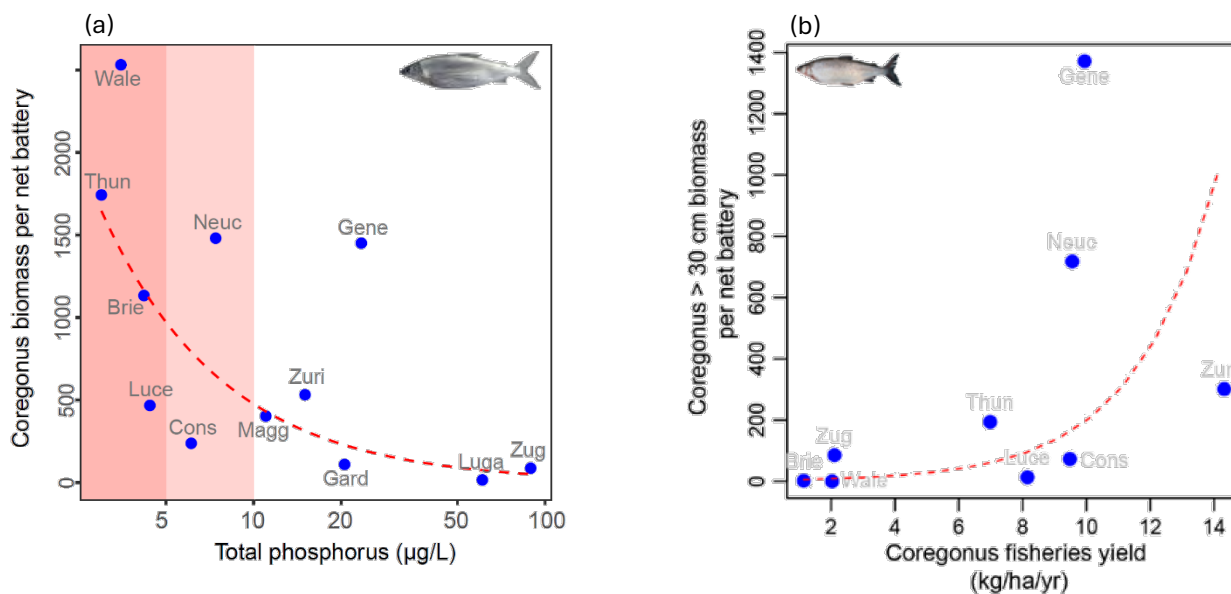


Figure 15. (a) Biomasse de corégone en fonction du contenu en phosphore et (b) biomasse des grands corégones (>30 cm) en fonction des captures par batterie de filets verticaux (ensembles de filets verticaux simultanément utilisés pour échantillonner les poissons sur toute la colonne d'eau à un endroit donné) (Projet lac, 2021).

Figure 15. (a) Biomass of coregonus as a function of phosphorus content and (b) biomass of large coregonus (>30 cm) as a function of catches by vertical net battery (sets of vertical nets simultaneously used to sample fish across the entire water column at a given location) (Lake Project, 2021).

Toutefois, en termes d'objectifs phosphore pour le secteur piscicole, c'est réellement le caractère économique qui est recherché. En témoigne la dénomination « noble » utilisée pour désigner les espèces prisées du Léman, qui n'a qu'une réalité économique et culturelle. Une abondance de corégone de petite taille n'a finalement pas véritablement d'intérêt dans la réalisation de cet objectif. De ce point de vue, un suivi basé sur captures de la pêche est largement plus pertinent, mais l'idée de prendre en compte l'effort de pêche (CPUE) pourrait en améliorer la représentativité.

L'idée d'un recrutement naturel des populations de salmonidés n'est pas acquise, comme en témoigne un rapport de 2012 (Champigneulle & Caudron 2012) qui a démontré la dépendance encore très forte au rempoissonnement des populations d'omble-chevalier du Léman. Seules 30% des captures étaient issues du recrutement naturel. La situation est moins problématique pour les truites.

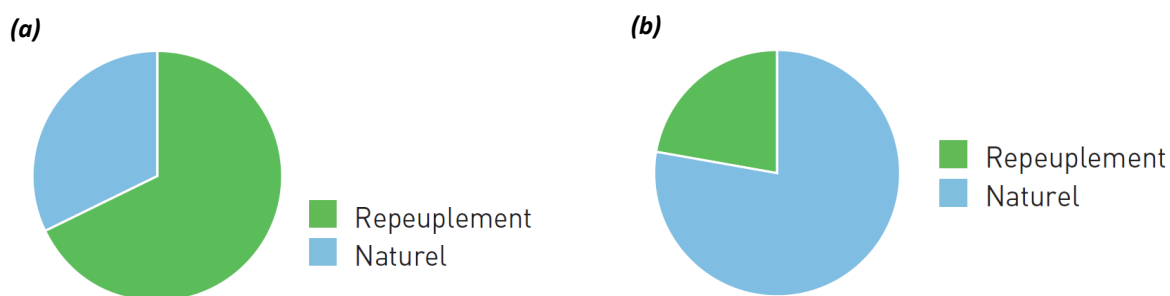


Figure 16. Proportion de la contribution du recrutement naturel et issu du repeuplement dans les captures (a) d'ombles-chevaliers et (b) de truites du Léman (Champigneulle & Caudron, 2012).

Figure 16. Contribution of natural and stocking recruitment to (a) char and (b) trout catches in Lake Geneva (Champigneulle & Caudron, 2012).

La revue de la littérature permet également de questionner la stratégie de repoponnement. Il y est démontré que la compétition intraspécifique peut être un facteur de régulation prépondérant des populations de corégones dans les milieux faiblement nutritifs et pauvre en zooplancton (Thomas et Eckmann, 2007). Chaque année, plusieurs millions d'alevins sont lâchés dans le Léman (Figure 17). Cette pratique pourrait conduire à augmenter de façon artificielle la pression sur les corégones et entretenir des phénomènes de compétition intra et interspécifiques. Le retour à un renouvellement naturel des populations d'omble-chevalier dans le Léman est plus incertain.

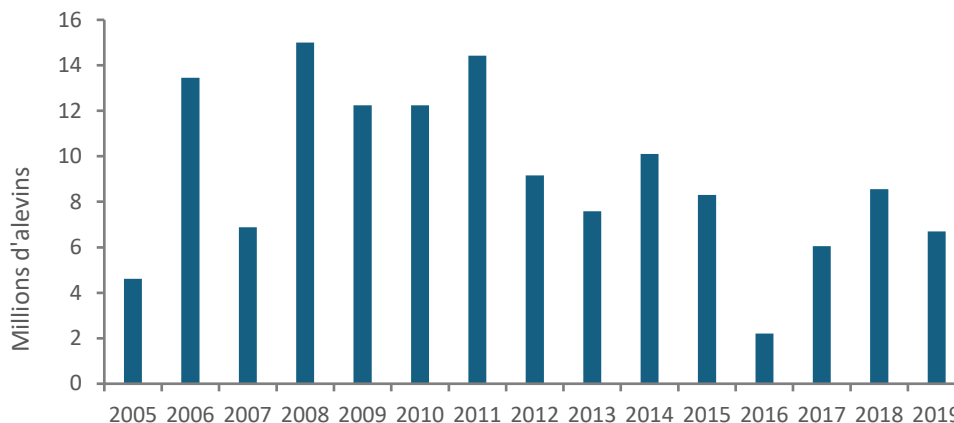


Figure 17. Repeuplement en corégones dans le Léman entre 2005 et 2019 en millions d'alevins (Fischereistatistik⁴)

Figure 17. Whitefish stocking in Lake Geneva between 2005 and 2019 in millions of fries (Fischereistatistik⁴)

2) La pratique des activités de loisirs et touristiques, dont la baignade

Les niveaux de concentrations actuels en phosphore du Léman permettent largement la pratique des activités de loisirs et de tourisme. Les efflorescences algales peuvent menacer ces pratiques via le développement d'algues en grandes quantités, qui peut rendre désagréable voire dangereuse la pratique de ces activités. La formation d'efflorescences de certaines cyanobactéries est spécialement problématique car cela peut mener à la production de toxines dans les eaux de baignade.

La revue de la littérature ne permet pas de déterminer un seuil de concentration de phosphore à partir duquel les cyanobactéries problématiques sont suffisamment affaiblies. La capacité de ces dernières à profiter du phosphore des couches plus profondes peut les amener à contourner les effets de la baisse de phosphore dans le Léman. De par son régime oligomictique, le Léman présente une hétérogénéité importante de sa colonne d'eau, pour le paramètre phosphore notamment. Si les couches superficielles sont appauvries en phosphore, ce n'est pas le cas des couches plus profondes, qui en l'absence répétée de brassage accumulent le phosphore. De même, il peut être tout à fait imaginable qu'un brassage complet du Léman conduise à augmenter sensiblement la concentration en phosphore des couches supérieures et déclencher une efflorescence. Ainsi, même une amélioration significative de l'état trophique ne pourrait exclure la formation d'efflorescence algale sur le Léman, qui ont déjà été observées sur des lacs oligotrophes (Reinl et al., 2023).

Outre le paramètre phosphore, il semblerait que la température soit également un facteur important dans le déclenchement des efflorescences de cyanobactéries. Ces dernières sont particulièrement bien adaptées aux températures supérieures à 25°C affichant un taux de croissance parfois supérieur à celui du phytoplancton eucaryote températures (Huisman et al., 2018). Néanmoins, l'importance de la température serait à relativiser en regard de celle des apports en nutriments (Bonilla et al., 2023). Des efflorescences peuvent être déclenchées à des faibles températures notamment dans le cas d'*upwellings* qui pourraient amener, via des eaux froides profondes, des apports consistants en nutriments jusqu'aux couches supérieures (Reinl et al., 2023). L'azote apparaît également comme un nutriment essentiel pour expliquer les efflorescences de cyanobactéries. C'est la raison pour laquelle, dans certains écosystèmes, les scientifiques préconisent une réduction des concentrations en azote (Levy, 2017).

Par ailleurs, bien que la croissance des cyanobactéries soit un facteur clé de la formation efflorescence, il est tout aussi important de considérer les processus de perte (*loss processes*) qui jouent également un rôle crucial dans

⁴ <https://www.fischereistatistik.ch/fr/home>

la dynamique ce phénomène. En effet, la sédimentation, des processus biotiques (broutage, production de composés allélochimiques produits par certaines algues et macrophytes, compétition etc.), ou les conditions hydrauliques défavorables, sont autant de facteurs pouvant réduire significativement la biomasse cyanobactérienne, limitant ainsi la formation et la persistance des efflorescences (Harris et al., 2024). La compréhension des processus de perte est ainsi essentielle pour avoir une vision complète de la dynamique des efflorescences et pour développer des stratégies de gestion efficaces.

Finalement, même si les concentrations en phosphore sont un paramètre important dans le développement des efflorescences, il ne faut pas perdre de vue que la dynamique du phytoplancton sont aussi conditionnées par un ensemble de plusieurs autres facteurs biotique et abiotique (hydrodynamisme, températures, facteurs biotiques, azote etc.).

Des concentrations en oxygène suffisantes dans les zones profondes, permettant d'éviter le relargage du phosphore des sédiments et d'assurer la présence des invertébrés (vers, insectes, crustacés, mollusques), éléments de la chaîne alimentaire.

Actuellement, le Léman ne présente pas une oxygénation satisfaisante sur l'ensemble de sa colonne d'eau. Sans atteindre l'anoxie, les couches profondes sont sujettes à l'hypoxie avec des valeurs systématiquement inférieures à la valeur seuil de qualité en Suisse fixée à 4 mgO₂·L⁻¹ ⁵ (Figure 18). Le contenu en oxygène est directement dépendant de la minéralisation dans la colonne d'eau et de la biomasse phytoplanctonique (l'oxydation des matières organiques, résultant de la prolifération phytoplanctonique, induit une consommation de l'oxygène de la colonne d'eau). La situation du Léman est particulière en raison de sa profondeur. Dans ce lac, le brassage complet et par conséquent les concentrations en oxygène sont fortement liés aux conditions météorologiques (Jenny et al., 2023).

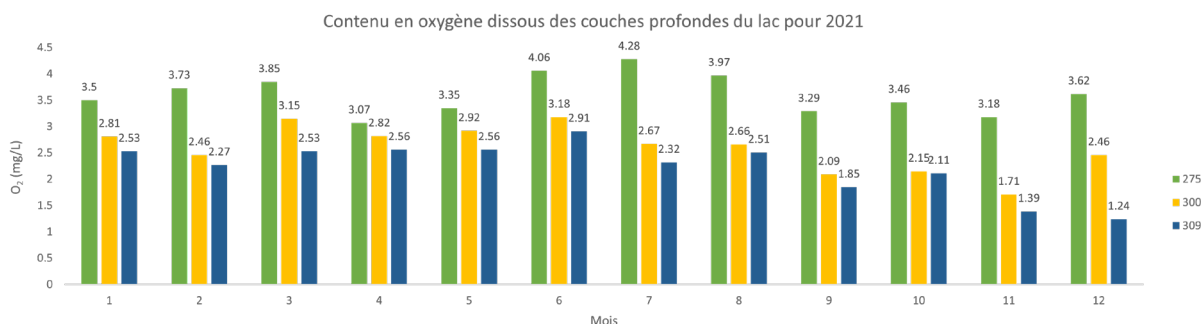


Figure 18. Contenu en oxygène dissous des couches profondes du Léman (275m, 300m et 309) (CIPEL, 2021)

Figure 18. Dissolved oxygen content of the deep layers of Lake Geneva (275m, 300m and 309) (CIPEL, 2021)

Comme abordé précédemment, la littérature n'admet pas l'identification d'un niveau phosphore unique à partir duquel la biomasse phytoplanctonique serait appelée à diminuer, mais soutient l'idée d'un seuil propre à chaque lac. Müller et al., 2019, propose l'utilisation d'un indicateur, l'APS (*Areal Phosphorus Supply*) (Annexe 2) pour déterminer le seuil phosphore à partir duquel la productivité primaire commencerait à diminuer et provoquerait une baisse de la consommation de l'oxygène dans la colonne d'eau. Cet indicateur dépend de la concentration en phosphore, mais également de la profondeur et du volume du lac. L'obtention d'une valeur de l'APS inférieure à 0.54 gP·m⁻² est diagnostique d'une production primaire contrôlée par les apports en phosphore (facteur limitant) et d'un taux de consommation d'oxygène diminuant alors de concert. Müller et al., 2019, propose aussi de déterminer un APS tolérable qui équivaut aux apports en phosphore tolérables par le système lac et qui garantissent une oxygénation satisfaisante.

Pour le Léman, les apports en phosphore (APS) calculés sur la base des travaux de Müller, sont bien en dessous des apports tolérables (APS_{toi}) depuis plusieurs années déjà (Figure 19). Pourtant, les couches profondes sont insuffisamment oxygénées toute l'année (Figure 18). Cette observation apporte un élément supplémentaire qui souligne le fait que dans le Léman, les concentrations en oxygène à 309m sont dépendent plus de la dynamique de brassage complet et donc des conditions météorologiques, que des concentrations en phosphore.

⁵ Ordonnance du 28 octobre 1998 sur la protection des eaux (OEaux), RS 814.201

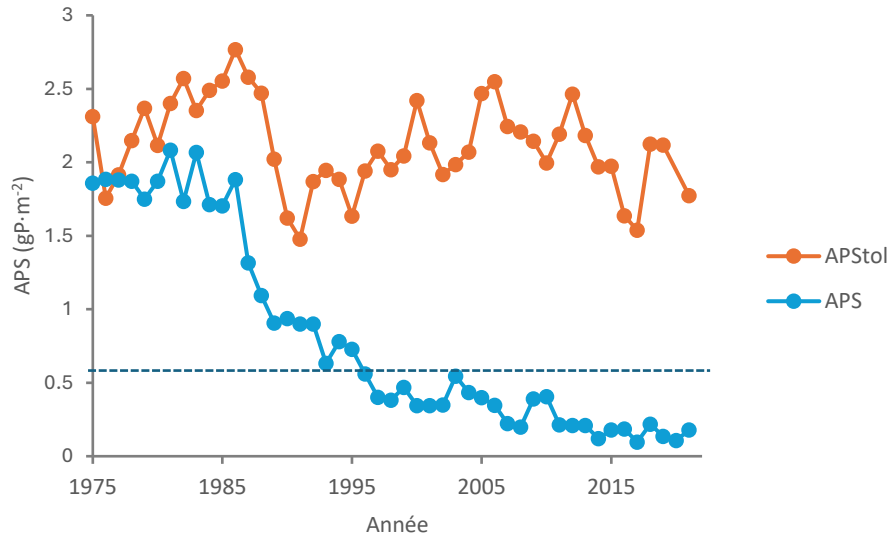


Figure 19. APS (jaune) et APS tolérable (orange) pour le Léman, calculé sur la base de Müller et al., 2019. La ligne bleue correspond au seuil de 0.54 gP·m⁻²

Figure 19. APS (yellow) and tolerable APS (orange) for Lake Geneva, based on Müller et al., 2019. The blue line corresponds to the threshold of 0.54 gP·m⁻²

La littérature ne permet pas l'identification d'un seuil de phosphore applicable à tous les lacs et le calcul de seuil proposé par Müller ne semble s'appliquer que difficilement au Léman qui aurait déjà dû voir une diminution de sa biomasse phytoplanctonique dès que les concentrations en phosphore sont devenues inférieures à 20 µg·L⁻¹ (Müller et al., 2021). Aussi, s'il est difficile d'établir un seuil phosphore pour aboutir à des **“Des concentrations en oxygène suffisantes dans les zones profondes, permettant d'éviter le relargage du phosphore des sédiments et d'assurer la présence des invertébrés (vers, insectes, crustacés, mollusques), éléments de la chaîne alimentaire”** une augmentation des concentrations en phosphore serait tout à fait inadéquat et contre-indiqué.

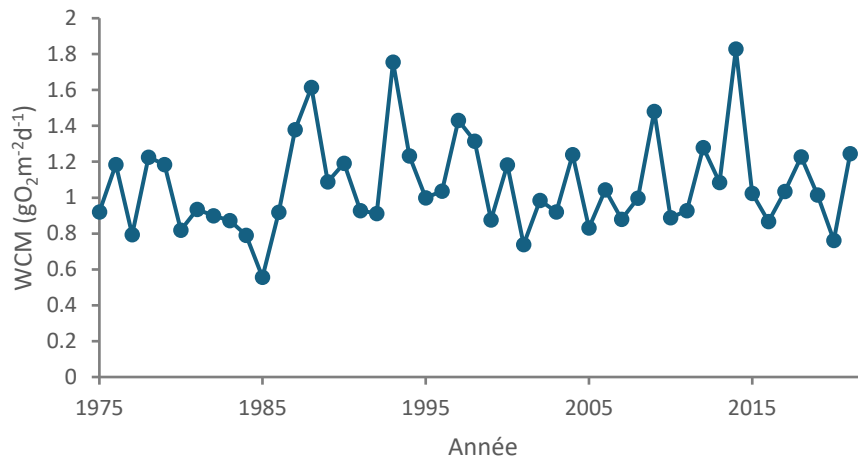


Figure 20. Evolution du taux de consommation en oxygène de l'hypolimnion du Léman (30m-309m)

Figure 20. Evolution of oxygen consumption rate in the hypolimnion of Lake Geneva (30m-309m)

3) Faisabilité d'une baisse de phosphore

Le processus de détermination du seuil phosphore devrait également tenir compte des moyens techniques à disposition et ainsi de la capacité à diminuer encore davantage la concentration en phosphore du Léman. Dans un contexte d'expansion démographique de la région lémanique, il est plutôt difficile de considérer qu'il soit possible d'améliorer les rendements des STEPs, qui apparaissent déjà bien incompressibles. En effet, l'augmentation démographique attendue à l'horizon 2066 serait responsable d'une augmentation des apports en phosphore biodisponible de près de 18%. Une amélioration de 5% (90 => 95%) du rendement des STEP serait ainsi nécessaire pour permettre d'atténuer les effets de cette augmentation démographique (Claude, 2017).

De même, la réduction des apports en phosphore diffus produit un impact relatif sur la baisse du phosphore du Léman. Une réduction de la fertilisation à hauteur de 50% permettrait seulement d'abaisser de quelques $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ la concentration du phosphore dans le lac, soit 12 à 13 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ d'ici à 2050 (Fasel et al., 2019).

Au vu des capacités techniques actuelles et futures, il paraît compliqué d'imaginer une diminution du seuil phosphore en deçà du seuil actuel (10-15 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) qui représente déjà un défi pour être pleinement atteint.

5. CONCLUSION

Les variations des concentrations de phosphore expliquent une part importante de la dynamique des populations pour différents niveaux trophiques (phytoplancton, zooplancton et poissons). Une diminution de la disponibilité du phosphore engendre des modifications au sein des communautés qui peuvent aboutir, in fine, à un effondrement de la biomasse totale, si elle s'accroît et se prolonge dans le temps. Des concentrations en phosphore inférieures à 10 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ne permettent généralement pas de maintenir des populations piscicoles fortes.

Actuellement, les concentrations en phosphore ne semblent plus permettre le maintien d'efflorescences algales : ces phénomènes sont devenus anecdotiques au cours des dernières années (Rimet, 2022 ; Rimet, 2023). L'activité phytoplanctonique ne portent plus atteintes aux activités aquatiques ni à l'alimentation en eau potable (Rapport de Chloé Duyme, en cours de rédaction). Néanmoins, il est difficile de définir un seuil de phosphore qui maximise l'ensemble des usages du lac, de surcroît dans un contexte de changement climatique qui amplifie les incertitudes et accentue la variabilité des conditions environnementales.

Les études récentes démontrent des tendances inquiétantes pour le Léman. L'hypoxie de la zone profonde, le déclin du zooplancton et des poissons planctoniques, ou encore la prolifération des moules quagga, sont autant de phénomènes en lien avec la diminution des niveaux de phosphore (Anneville et al. 2019 ; Sarpe et al. 2014). Pour mieux comprendre les causes et les effets de cette diminution, il est nécessaire d'approfondir cet essai en intégrant des études expérimentales et des modèles qui traitent de ces questions. Entre autre, il est primordial de préciser le rôle actuel des moules quaggas dans le cycle du phosphore et sa disponibilité dans le réseau alimentaire. La capacité du mollusque à réguler le cycle du phosphore et à impacter l'ensemble de l'écosystème aquatique a été démontré (Li et al. 2021), et il fait peu de doute que des effets similaires soient observés sur le Léman.

Compte tenu de ces éléments, une diminution des concentrations de phosphore en dessous de 15 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ne semble pas pertinente. De nouveaux éléments de connaissances propres au fonctionnement du Léman, contribueront à la réflexion sur les concentrations de phosphore nécessaires au maintien des usages du lac.

BIBLIOGRAPHIE

- Alexander, T., & Seehausen, O. (2021). Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes. « Projet Lac » synthesis report. Swiss Federal Institute of Aquatic Science and Technology, Eawag. <https://doi.org/10.55408/eawag:24051>
- Anneville, O., Chang, C.-W., Dur, G., Souissi, S., Rimet, F. and Hsieh, C.-h. (2019), The paradox of re-oligotrophication: the role of bottom-up versus top-down controls on the phytoplankton community. *Oikos*, 128: 1666-1677. <https://doi.org/10.1111/oik.06399>
- Anneville, O., Dur, G., Rimet, F., & Souissi, S. (2018). Plasticity in phytoplankton annual periodicity : An adaptation to long-term environmental changes. *Hydrobiologia*, 824(1), 121-141. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3412-z>
- Anneville, O., Gammeter, S., & Straile, D. (2005). Phosphorus decrease and climate variability : Mediators of synchrony in phytoplankton changes among European peri-alpine lakes. *Freshwater Biology*, 50(10), 1731-1746. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01429.x>
- Anneville, O., Molinero, J. C., Souissi, S., Balvay, G., & Gerdeaux, D. (2007). Long-term changes in the copepod community of Lake Geneva. *Journal of Plankton Research*, 29(suppl_1), i49-i59. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbl066>
- Anneville, O., Souissi, S., Gammeter, S. and Straile, D. (2004), Seasonal 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. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2426.2003.01167.x>
- Anneville, O., Vogel, C., Lobry, J., & Guillard, J. (2017). Fish communities in the Anthropocene : Detecting drivers of changes in the deep peri-alpine Lake Geneva. *Inland Waters*, 7(1), 65-76, <https://doi.org/10.1080/20442041.2017.1294350>
- Arfè, A., Quatto, P., Zambon, A., Maclsaac, H. J., & Manca, M. (2019). Long-Term Changes in the Zooplankton Community of Lake Maggiore in Response to Multiple Stressors : A Functional Principal Components Analysis. *Water*, 11(5), 962. <https://doi.org/10.3390/w11050962>
- Barbiero, R. P., Lesht, B. M., & Warren, G. J. (2012). Convergence of trophic state and the lower food web in Lakes Huron, Michigan and Superior. *Journal of Great Lakes Research*, 38(2), 368-380. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2012.03.009>
- Barbiero, R. P., & Warren, G. J. (2011). Rotifer communities in the Laurentian Great Lakes, 1983–2006 and factors affecting their composition. *Journal of Great Lakes Research*, 37(3), 528-540. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2011.04.007>
- Bernát, G., Boross, N., Somogyi, B., Vörös, L., G.-Tóth, L., & Boros, G. (2020). Oligotrophication of Lake Balaton over a 20-year period and its implications for the relationship between phytoplankton and zooplankton biomass. *Hydrobiologia*, 847(19), 3999-4013. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04384-x>
- Bonilla, S., Aguilera, A., Aubriot, L., Huszar, V., Almanza, V., Haakonsson, S., Izaguirre, I., O'Farrell, I., Salazar, A., Becker, V., Cremella, B., Ferragut, C., Hernandez, E., Palacio, H., Rodrigues, L. C., Sampaio da Silva, L. H., Santana, L. M., Santos, J., Somma, A., Antoniades, D. (2023). Nutrients and not temperature are the key drivers for cyanobacterial biomass in the Americas. *Harmful Algae*, 121, 102367. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2022.102367>
- Calbet, A. (2022). Holoplankton and meroplankton : Two strange names to describe ordinary creatures – *Plankton Ocean*. 16/03/2022.
- Caudron, A., Lasne, E., Gillet, C., Guillard, J., & Champigneulle, A. (2014). Thirty years of reoligotrophication do not contribute to restore self-sustaining fisheries of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Lake Geneva. *Fisheries Research*, 154, 165-171. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.01.023>
- Champigneulle A., Caudron A., 2012. Projet franco-suisse « truite-omble-corégone » au Léman. Rapport Final (octobre 2012), 110 pages
- Mahé, C., Scenarios d'évolution des apports en phosphore au Léman d'origine domestique dans un avenir de 5 à 50 ans Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 2017, 2018, 151-175
- Dokulil, M. T., & Teubner, K. (2012). Deep living Planktothrix rubescens modulated by environmental constraints and climate forcing. *Hydrobiologia*, 698(1), 29-46. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1020-5>
- Druart, J.-C. & Rimet, F. (2008). Dynamique du peuplement des diatomées pélagiques du Léman de 1974 à 2007. *Archives des Sciences* 61: 17-32.
- Dubois, J.-P., 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(4), 401-410. <https://doi.org/10.1051/alr:2008051>
- Eckmann, R., Gerster, S., & Kraemer, A. (2006). Yields of European perch from Upper Lake Constance from 1910 to present. *Fisheries Management and Ecology*, 13(6), 381-390. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2006.00516.x>
- Fasel, A., Loizeau, J.-L., Lehmann, A. (2021). Modélisation des apports diffus de nutriments (phosphore) dans le Léman. Rapp. Comm. Int. Prot. Eaux Léman contre pollut.
- Finger, D., Wüest, A., and Bossard, P. (2013), Effects of oligotrophication on primary production in peri-alpine lakes, *Water Resour. Res.*, 49, 4700– 4710, doi:10.1002/wrcr.20355.

- Frossard V., Goulon C., Guillard J., Hamelet V., Jacquet S., Laine L., Rimet F. Tran-khac V. 2021. Suivi de la qualité des eaux du lac d'Annecy. Rapport 2020. SILA (éd.) et INRA-Thonon. 117 pages et dossiers.
- Gaedke, U., & Schweizer, A. (1993). The first decade of oligotrophication in Lake Constance : I. The response of phytoplankton biomass and cell size. *Oecologia*, 93(2), 268-275. <https://doi.org/10.1007/BF00317681>
- Gerdeaux, D. (2004) The recent restoration of the whitefish fisheries in Lake Geneva: the roles of stocking, reoligotrophication, and climate change. *Ann. Zool. Fenn.* 41:181–189.
- 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(2), 161-167. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.02.007>
- Gerdeaux, D., & Perga, M.-E. (2006). Changes in whitefish scales $\delta^{13}C$ during eutrophication and reoligotrophication of subalpine lakes. *Limnology and Oceanography*, 51(part2), 772-780. https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.1_part_2.0772
- Gilbert, M. J. H., Harris, L. N., Malley, B. K., Schimnowski, A., Moore, J.-S., & Farrell, A. P. (2020). The thermal limits of cardiorespiratory performance in anadromous Arctic char (*Salvelinus alpinus*) : A field-based investigation using a remote mobile laboratory. *Conservation Physiology*, 8(1), coaa036. <https://doi.org/10.1093/conphys/coaa036>
- Grönlund, E. (2012). The Recovery of Two Polluted Subarctic Lakes—Towards Nutrient Management or a Pristine State? *Water*, 4(4), 793-814. <https://doi.org/10.3390/w4040793>
- Harris, T. D., Reint, K. L., Azarderakhsh, M., Berger, S. A., Berman, M. C., Bizic, M., Bhattacharya, R., Burnet, S. H., Cianci-Gaskill, J. A., Domis, L. N. de S., Elfferich, I., Ger, K. A., Grossart, H.-P. F., Ibelings, B. W., Ionescu, D., Kouhanestani, Z. M., Mauch, J., McElarney, Y. R., Nava, V., ... Zhan, Q. (2024). What makes a cyanobacterial bloom disappear? A review of the abiotic and biotic cyanobacterial bloom loss factors. *Harmful Algae*, 133, 102599. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2024.102599>
- Hartmann J., 1975, Der Barsch (*Perca fluviatilis*) im eutrophierten Bodensee. (The perch (*Perca fluviatilis*) in the eutrophicated Lake of Constance). *Arch. Hydrobiol.* 76, 269–286.
- Horn, H., Paul, L., Horn, W., Uhlmann, D. and Röske, I. (2015), Climate change impeded the re-oligotrophication of the Saldenbach Reservoir. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 100: 43-60. <https://doi.org/10.1002/iroh.201401743>
- Hossain, M., Arhonditsis, G. B., Hoyle, J. A., Randall, R. G., & Koops, M. A. (2019). Nutrient management and structural shifts in fish assemblages : Lessons learned from an Area of Concern in Lake Ontario. *Freshwater Biology*, 64(5), 967-983. <https://doi.org/10.1111/fwb.13278>
- Huisman, J., Codd, G. A., Paerl, H. W., Ibelings, B. W., Verspagen, J. M. H., & Visser, P. M. (2018). Cyanobacterial blooms. *Nature Reviews Microbiology*, 16(8), 471–483. <https://doi.org/10.1038/s41579-018-0040-1>
- Jacquet, S., Rimet, F., Druart, J.-C. (2014). Composition and dynamics of the phytoplanktonic communities in 3 large and deep Western European Lakes: An outline of the evolution from 2004 to 2012, p. 131–150 In: *Phytoplankton: Biology, Classification and Environmental Impacts*. Nova Science Publishers, New York.
- Jenny J.-P., Jezequel D., Hustache J.-C., & Soullignac F. (2023) Etendue de la zone anoxique au fond du Léman, Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 2022, 2023, 188-199
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Sondergaard, M., & Lauridsen, T. L. (2005). Response of fish and plankton to nutrient loading reduction in eight shallow Danish lakes with special emphasis on seasonal dynamics. *Freshwater Biology*, 50(10), 1616-1627. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01413.x>
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Jensen, J.P., Havens, K.E., Anneville, O., Carvalho, L., Coveney, M.F., Deneke, R., Dokulil, M.T., Foy, B., Gerdeaux, D., Hampton, S.E., Hilt, S., Kangur, K., Köhler, J., Lammens, E.H.H.R., Lauridsen, T.L., Manca, M., Miracle, M.R., Moss, B., Nöges, P., Persson, G., Phillips, G., Portielje, R., Romo, S., Schelske, C.L., Straile, D., Tatrai, I., Willén, E. and Winder, M. (2005), Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology*, 50: 1747-1771. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01415.x>
- Jochimsen, M. C., Kümmerlin, R., & Straile, D. (2013). Compensatory dynamics and the stability of phytoplankton biomass during four decades of eutrophication and oligotrophication. *Ecology Letters*, 16(1), 81-89. <https://doi.org/10.1111/ele.12018>
- Kamjunke, N., Henrichs, T., & Gaedke, U. (2006). Phosphorus gain by bacterivory promotes the mixotrophic flagellate *Dinobryon* spp. During re-oligotrophication. *Journal of Plankton Research*, 29(1), 39-46. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbl054>
- Kalff, J. & R. Knoechel, 1978. Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 475– 495. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.09.110178.002355>
- Kerimoglu, O., Straile, D. and Peeters, F. (2013), Seasonal, inter-annual and long term variation in top–down versus bottom–up regulation of primary production. *Oikos*, 122: 223-234. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20603.x>
- Köhler, J., Hilt, S., Adrian, R., Nicklisch, A., Kozerski, H.P. and Walz, N. (2005), Long-term response of a shallow, moderately flushed lake to reduced external phosphorus and nitrogen loading. *Freshwater Biology*, 50: 1639-1650. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01430.x>
- Lepori, F., Capelli, C., & Foresti, D. (2022). Changes in phytoplankton composition hinder the recovery from eutrophication in a perialpine lake (Lake Lugano, Switzerland and Italy). *Journal of Plankton Research*, 44(1), 22-35. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab083>
- Levy, S. (2017). *Microcystis* Rising : Why Phosphorus Reduction Isn't Enough to Stop CyanoHABs. *Environmental Health Perspectives*, 125(2). <https://doi.org/10.1289/ehp.125-A34>

- Li, J., Ianaiev, V., Huff, A., Zalusky, J., Ozersky, T., & Katsev, S. (2021). Benthic invaders control the phosphorus cycle in the world's largest freshwater ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(6), e2008223118
- Ludsin, S. A., Kershner, M. W., Blocksom, K. A., Knight, R. L., & Stein, R. A. (2001). LIFE AFTER DEATH IN LAKE ERIE : NUTRIENT CONTROLS DRIVE FISH SPECIES RICHNESS, REHABILITATION. *Ecological Applications*, 11(3), 731-746. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[0731:LADILE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0731:LADILE]2.0.CO;2)
- Manca, M., Ruggiu, D., (1998), Consequences of pelagic food-web changes during a long-term lake oligotrophication process, *Limnology and Oceanography*, 6, doi: 10.4319/lo.1998.43.6.1368.
- Marle, P, Menetrey, N., Marlet, F., (2023) Restauration de la qualité de l'eau du lac de Joux : des réponses biologiques à contre-courant. Présentation au conseil scientifique de la Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman, 17 Janvier 2023.
- Massol F, David P, Gerdeaux D, Jarne P. The influence of trophic status and large-scale climatic change on the structure of fish communities in Perialpine lakes. *J Anim Ecol*. 2007 May;76(3):538-51. doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01226.x. PMID: 17439470; PMCID: PMC2527535.
- May, L., Spears, B. M., Dudley, B. J., & Gunn, I. D. M. (2014). The response of the rotifer community in Loch Leven, UK, to changes associated with a 60% reduction in phosphorus inputs from the catchment : The response of the rotifer community in Loch Leven. *International Review of Hydrobiology*, 99(1-2), 65-71. <https://doi.org/10.1002/iroh.201301705>
- Mélard C., Kestemont P., Grignard J.C., 1996, Intensive culture of juvenile and adult Eurasian perch (*Perca fluviatilis*): Effect of major biotic and abiotic factors on growth. *J. Appl. Ichthyol*. 12, 175–180.
- Mittelbach G.G., Steiner C.F., Scheiner S.M., Gross K.L., Reynolds H.L., Waide R.B. et al. (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82, 2381–2396.
- Moe, S., Hobæk, A., Persson, J., Skjelbred, B., & Løvik, J. (2022). Shifted dynamics of plankton communities in a restored lake : Exploring the effects of climate change on phenology through four decades. *Climate Research*, 86, 125-143. <https://doi.org/10.3354/cr01654>
- Molinero, J. C., Anneville, O., Souissi, S., Balvay, G., & Gerdeaux, D. (2006). Anthropogenic and climate forcing on the long-term changes of planktonic rotifers in Lake Geneva, Europe. *Journal of Plankton Research*, 28(3), 287-296. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi110>
- Morabito, G., Oggioni, A., & Austoni, M. (2012). Resource ratio and human impact : How diatom assemblages in Lake Maggiore responded to oligotrophication and climatic variability. *Hydrobiologia*, 698(1), 47-60. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1094-0>
- Müller, R., Breitenstein, M., Bia, M. M., Rellstab, C., & Kirchhofer, A. (2007). Bottom-up control of whitefish populations in ultra-oligotrophic Lake Brienz. *Aquatic Sciences*, 69(2), 271-288. <https://doi.org/10.1007/s00027-007-0874-5>
- Müller, B., Steinsberger, T., Schwefel, R., Gächter, R., Sturm, M., & Wüest, A. (2019). Oxygen consumption in seasonally stratified lakes decreases only below a marginal phosphorus threshold. *Scientific Reports*, 9(1), 18054. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54486-3>
- Müller, B., Steinsberger, T., Stöckli, A., & Wüest, A. (2021). Increasing Carbon-to-Phosphorus Ratio (C:P) from Seston as a Prime Indicator for the Initiation of Lake Reoligotrophication. *Environmental Science & Technology*, 55(9), 6459 6466. <https://doi.org/10.1021/acs.est.0c08526>
- Nöges, T., Anneville, O., Guillard, J., Haberman, J., Järvalt, A., Manca, M., Morabito, G., Rogora, M., Thackeray, S. J., Volta, P., Winfield, I. J., & Nöges, P. (2017). Fisheries impacts on lake ecosystem structure in the context of a changing climate and trophic state. *Journal of Limnology*. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2017.1640>
- Obertegger, U., & Manca, M. (2011). Response of rotifer functional groups to changing trophic state and crustacean community. *Journal of Limnology*, 70(2), 231. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2011.231>
- Ogorelec, Z. (2020). Effects of re-oligotrophication and invasive species on fish-zooplankton interactions. Doctoral thesis for obtaining the academic degree Doctor of Natural Sciences. University of Constance.
- O’Gorman, R., & Burnett, J. A. D. (2001). Fish Community Dynamics in Northeastern Lake Ontario with Emphasis on the Growth and Reproductive Success of Yellow Perch (*Perca flavescens*) and White Perch (*Morone americana*), 1978 to 1997. *Journal of Great Lakes Research*, 27(3), 367-383. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(01\)70652-1](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(01)70652-1)
- Özkan, K., Jeppesen, E., Davidson, T., Bjerring, R., Johansson, L., Søndergaard, M., Lauridsen, T., & Svenning, J.-C. (2016). Long-Term Trends and Temporal Synchrony in Plankton Richness, Diversity and Biomass Driven by Re-Oligotrophication and Climate across 17 Danish Lakes. *Water*, 8(10), 427. <https://doi.org/10.3390/w8100427>
- Phillips, G., Kelly, A., Pitt, J.-A., Sanderson, R., & Taylor, E. (2005). The recovery of a very shallow eutrophic lake, 20 years after the control of effluent derived phosphorus. *Freshwater Biology*, 50(10), 1628-1638. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01434.x>
- Pomati, F., Matthews, B., Jokela, J., Schildknecht, A. and Ibelings, B.W. (2012), Effects of re-oligotrophication and climate warming on plankton richness and community stability in a deep mesotrophic lake. *Oikos*, 121: 1317-1327. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20055.x>
- Pomati, F., Shurin, J. B., Andersen, K. H., Tellenbach, C., & Barton, A. D. (2020). Interacting Temperature, Nutrients and Zooplankton Grazing Control Phytoplankton Size-Abundance Relationships in Eight Swiss Lakes. *Frontiers in Microbiology*, 10, 3155. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.03155>

- Pomati, F., Tellenbach, C., Matthews, B., Venail, P., Ibelings, B.W. and Ptacnik, R. (2015), Challenges and prospects for interpreting long-term phytoplankton diversity changes in Lake Zurich (Switzerland). *Freshw Biol*, 60: 1052-1059. <https://doi.org/10.1111/fwb.12416>
- Pourriot Roger, Francez André-Jean. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises.- 8 : Rotifères. In: Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon, 55^e année, n°5, mai 1986. pp. 148-176.
- Reinl, K. L., Harris, T. D., North, R. L., Almela, P., Berger, S. A., Bizic, M., Burnet, S. H., Grossart, H., Ibelings, B. W., Jakobsson, E., Knoll, L. B., Lafrancois, B. M., McElarney, Y., Morales-Williams, A. M., Obertegger, U., Ogashawara, I., Paule-Mercado, M. C., Peierls, B. L., Rusak, J. A., ... Yokota, K. (2023). Blooms also like it cold. *Limnology and Oceanography Letters*, 10(2), 10316. <https://doi.org/10.1002/lol2.10316>
- Rellstab, C., Maurer, V., Zeh, M., Bürgi, H. R., & Spaak, P. (2007). Temporary collapse of the Daphnia population in turbid and ultra-oligotrophic Lake Brienz. *Aquatic Sciences*, 69(2), 257-270. <https://doi.org/10.1007/s00027-007-0872-7>
- Reynolds C.F. (2002) Resilience in aquatic ecosystems hysteresis, homeostasis and health. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 5, 3–17.
- Reynolds, C. S. (2006). *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542145>
- Rimet, F., Druart, J.-C., & Anneville, O. (2009). Exploring the dynamics of plankton diatom communities in Lake Geneva using emergent self-organizing maps (1974–2007). *Ecological Informatics*, 4(2), 99-110. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2009.01.006>
- Rimet, F., Druart, J.-C., & Moreau L. (2009). Phytoplankton du Léman, Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 2007, 2008, 85-95
- Rimet, F. (2022). Phytoplankton du Léman, Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 2021, 2022, 61-74
- Rimet, F. (2023). Phytoplankton du Léman, Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 2022, 2023, 58-69
- Rösch, R., Baer, J. & Brinker, A. Impact of the invasive three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) on relative abundance and growth of native pelagic whitefish (*Coregonus wartmanni*) in Upper Lake Constance. *Hydrobiologia* 824, 243–254 (2018). <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3479-6>
- Ruggiu, D., Morabito, G., Panzani, P., & Pugnetti, A. (1998). Trends and relations among basic phytoplankton characteristics in the course of the long-term oligotrophication of Lake Maggiore (Italy). In M. Alvarez-Cobelas, C. S. Reynolds, P. Sánchez-Castillo, & J. Kristiansen (Éds.), *Phytoplankton and Trophic Gradients* (p. 243-257). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2668-9_21
- Sabel, M, Eckmann, R, Jeppesen, E, Rösch, R, Straile, D. Long-term changes in littoral fish community structure and resilience of total catch to re-oligotrophication in a large, peri-alpine European lake. *Freshwater Biology*. 2020; 65: 1325– 1336. <https://doi.org/10.1111/fwb.13501>
- Seebens, H., Straile, D., Hoegg, R., Stich, H.-B., & Einsle, U. (2007). Population dynamics of a freshwater calanoid copepod : Complex responses to changes in trophic status and climate variability. *Limnology and Oceanography*, 52(6), 2364-2372. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.6.2364>
- Sommer, U., Gaedke, U., & Schweizer, A. (1993). The first decade of oligotrophication of Lake Constance : II. The response of phytoplankton taxonomic composition. *Oecologia*, 93(2), 276-284. <https://doi.org/10.1007/BF00317682>
- Stich, H. B., & Brinker, A. (2010). Oligotrophication outweighs effects of global warming in a large, deep, stratified lake ecosystem. *Global Change Biology*, 16(2), 877-888. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02005.x>
- Stich, H. B., Schumann, M., & Brinker, A. (2018). Dynamics of pelagic rotifers subject to trophic fluctuations in Upper Lake Constance (1963–2012). *Journal of Plankton Research*, 40(2), 118-128. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbx073>
- Straile, D. (1998). The response of Daphnia to changes in trophic status and weather patterns : A case study from Lake Constance. *ICES Journal of Marine Science*, 55(4), 775-782. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1998.0397>
- Straile, D., Jochimsen, M.C. and Kummerlin, R. (2013), The use of long-term monitoring data for studies of planktonic diversity: a cautionary tale from two Swiss lakes. *Freshw Biol*, 58: 1292-1301. <https://doi.org/10.1111/fwb.12118>
- Straile, D., & Müller, H. (2010). Response of *Bosmina* to climate variability and reduced nutrient loading in a large lake. *Limnologica*, 40(2), 92-96. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2009.11.004>
- Suarez, E. L., De Ventura, L., Stöckli, A., Ordóñez, C., Thomas, M. K., Ibelings, B. W., & McGinnis, D. F. (2023). The emergence and dominance of *Planktothrix rubescens* as an hypolimnetic cyanobacterium in response to re-oligotrophication of a deep peri-alpine lake. *Limnology and Oceanography*, 68(6), 1346-1359. <https://doi.org/10.1002/lno.12351>
- Tadonleke, R. D., Lazzarotto, J., Anneville, O., & Druart, J.-C. (2009). Phytoplankton productivity increased in Lake Geneva despite phosphorus loading reduction. *Journal of Plankton Research*, 31(10), 1179-1194. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp063>
- Thomas, G., & Eckmann, R. (2007). The influence of eutrophication and population biomass on common whitefish (*Coregonus lavaretus*) growth—The Lake Constance example revisited. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(3), 402-410. <https://doi.org/10.1139/f07-019>

- Thomas, G., Rösch, R. and Eckmann, R. (2010), Seasonal and long-term changes in fishing depth of Lake Constance whitefish. *Fisheries Management and Ecology*, 17: 386-393. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2010.00734.x>
- Thyrel, M., Berglund, I., Larsson, S., & Naslund, I. (1999). Upper thermal limits for feeding and growth of 0+ Arctic charr. *Journal of Fish Biology*, 55(1), 199-210. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00669.x>
- Voutilainen, A., Rahkola-Sorsa, M., Parviainen, J., Huttunen, M. J., & Viljanen, M. (2012). Analysing a large dataset on long-term monitoring of water quality and plankton with the SOM clustering. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 406, 04. <https://doi.org/10.1051/kmae/2012021>
- Wedekind, C., Vonlanthen, P., de Guttery, C., Stadelmann, R., Stadelmann, N., Pirat, A., & Perroud, G. (2022). Persistent high hatchery recruitment despite advanced reoligotrophication and significant natural spawning in a whitefish. *Global Ecology and Conservation*, 38, e02219. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02219>
- Welch, E. B. (2009). Phosphorus reduction by dilution and shift in fish species in Moses Lake, WA. *Lake and Reservoir Management*, 25(3), 276-283. <https://doi.org/10.1080/07438140903083906>
- Wentzky, V. C., Tittel, J., Jäger, C. G., & Rinke, K. (2018). Mechanisms preventing a decrease in phytoplankton biomass after phosphorus reductions in a German drinking water reservoir-results from more than 50 years of observation. *Freshwater Biology*, 63(9), 1063-1076. <https://doi.org/10.1111/fwb.13116>

ANNEXES

ANNEXE 1

Tableau 4. **Tableau regroupant les études, et leurs différentes caractéristiques ayant évalué la réponse des différents groupes trophiques à la baisse du phosphore. Pour les études ayant travaillé sur plusieurs les valeurs extrêmes sont présentées (e.g. la profondeur moyenne sera exprimée sous la forme d'une fourchette de valeurs avec la profondeur du lac le moins profond et celle du plus profond). are shown (e.g. the average depth will be expressed as a range of values with the depth of the shallowest lake and that of the deepest).**

Auteur	Lac	Pays	Date du suivi (an)	Pré (µg/l)	Profondeur moyenne (m)	Profondeur maximum (m)	Volume (m³)	Surface (km²)	Temps de résidence (an)	Groupe(s) trophique(s)
Ammeville et al., 2004	Zürich/Lucerne/L'Anvers	Suisse	36	107-145/127-302/209-30,5	235/51/105	138-309/2	3,9/2,5	24-580	1,2-11,9	phytoplancton
Ammeville et al., 2005	Léman/Constance/Zürich/Walen	Suisse	36	89-36	51-152/2	138-309/2	2,5-8,9	50/65/26	1,2-11,9	zooplancton
Ammeville et al., 2007	Léman	Suisse	33	89-30	152/7	309/7	8,9	580	11,9	zooplancton
Ammeville et al., 2017	Léman	Suisse/France	33	~20	152/7	309/7	8,9	580	11,9	Poissons
Ammeville et al., 2018	Léman	Suisse/France	28	89-22	152/7	309/7	8,9	580	11,9	phytoplancton
Ammeville et al., 2019	Léman	Suisse/France	28	89-22	152/7	309/7	8,9	580	11,9	zooplancton
Azé et al., 2019	Lac Majeur	Suisse/Italie	27	23-30	177	370	3,7	212,5	4	zooplancton
Barbero et al., 2012	Micro/Monte/Inferno/Superior	USA/Canada	28	6-2	99-147	222-282	3500-12070	158600-82100	21-91	zooplancton
Barbero et al., 2013	L'Avantant (En, Helen, Xochimilco, Ontario, Superior)	USA/Canada	23	NA	99-147	222-282	3500-12070	158600-82100	21-91	zooplancton
Barbero et al., 2014	Lake Balaton	Autriche	20	NA	132	327	1,9	536	11,6	phytoplancton/zooplancton
Barbero et al., 2015	Lake Balaton	Autriche	20	NA	132	327	1,9	536	11,6	phytoplancton/zooplancton
Duval et al., 2012	Montrose	Suisse/France	41	35-42/10151	37	68	0,51	13,8	1,7	phytoplancton
Duval et Barret, 2008	Léman	Suisse/France	43	90-26	152/7	309/7	8,9	580	11,9	phytoplancton
Dubois et al., 2008	Léman	Suisse/France	48	89-29/4	152/7	309/7	8,9	580	11,9	phytoplancton
Eckmann et al., 2006	Constance	Suisse/Germany/Austria	95	87-9	90	251	4,8	536	4,3	Poissons
Ficker et al., 2013	Lucerne	Suisse	28	~25-3	104	251	4,8	536	4,3	phytoplancton
Gaëlle et Schweizer, 1993	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	11	87-39	104	251	4,8	536	4,3	phytoplancton
Gerdeaux et al., 2006	Léman, Lucerne, Neuchâtel, Thon, VV	Suisse/France/Allemagne/Autriche	30	68-9,4	30,5-152/2	65-308/7	1,1-8,9	2,4-580	3,8-11,9	Poissons
Gerdeaux et Perget, 2006	Léman/Constance/Allemagne	Suisse/France/Allemagne/Autriche	36	89-10	82-187	82-308/7	1,1-8,9	272-580	3,8-11,9	Poissons
Gerdeaux, 2004	Léman	Suisse/France	30	90-36	152/7	309/7	8,9	580	11,9	Poissons
Gerdeaux, 2012	Aschaffenburg	Allemagne	31	186-28/80	NA	314/2	NA	0,25	NA	phytoplancton/poissons
Hess et al., 2019	Ontario/Besler/Cuneh	USA/Canada	41	80-30	86	244	0,63	254	6	phytoplancton
Jasson et Duval, 2014	Amey/Bourget/Léman	Suisse/France	8	300-10	82-152/2	82-308/2	32509	22-580	3,8-11,9	phytoplancton
Jasson et al., 2005	33 lacs	Suisse/France	5-35	NA	0,7-177	2-374	NA	0,03-1890	0,05-2,2	phytoplancton/zooplancton/poissons
Jørgensen et al., 2005b	L'Angeval/Sagard/Gundersjøge/Leany/Dammusser/Bjersgaard/VV	Danemark	12	87-10	90	251	4,8	536	4,3	phytoplancton
Jørgensen et al., 2006	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	42	87-19	90	251	4,8	536	4,3	phytoplancton
Jørgensen et al., 2007	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	17	87-19	90	251	4,8	536	4,3	phytoplancton
Kernoguel et al., 2013	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	27	86-8	90	251	4,8	536	4,3	phytoplancton
Köhler et al., 2005	Milgobere	Allemagne	24	106-7/2	4,9	8	3,6/8-8	7,3	0,11-0,15	phytoplancton/zooplancton
Léon et al., 2022	Lugano	Suisse/Italie	30	94-34	134	288	6,5	447	8,2	phytoplancton
Labat et al., 2004	En	USA/Canada	27	60-30	151	61	4,80	254/2	2,6	Poissons
Mais et Barbet, 2009	Lac Majeur	Suisse/Italie	22	68-9,4	86-9,4	242	1,1-8,9	272-580	3,8-11,9	phytoplancton/zooplancton
Meyer et al., 2007	l'Ine/Bourget/Constance/Lesoth/Leany/Neuchâtel/Thon/VV	Suisse/France/Allemagne/Autriche	34	71-34	30,5-152/2	65-308/7	1,1-8,9	2,4-580	3,8-11,9	phytoplancton
Meyer et al., 2014	L'Angeval	UK	34	71-34	30,5-152/2	65-308/7	1,1-8,9	2,4-580	3,8-11,9	zooplancton
Moser et al., 2022	Lake Mjøsa	Norvège	38	30-5	153	449	5,6	362	6	zooplancton
Moulin et al., 2006	Léman	Suisse/France	29	89-40	152/7	309/7	8,9	580	11,9	zooplancton
Mourinho et al., 2012	Majeur	Suisse/Italie	23	30-10	172	370	3,7	212,5	4	phytoplancton
Muller et al., 2007	Breiz	Suisse	22	20-7	173	259	5,15	29,7	2,6	Poissons
Noges et al., 2008	Majeur/Léman/Montreuil/Verdilly	Suisse/France/Italie/UK/Espagne	42	6,4/13/19/4/2	2,8-152/2	6-308/7	0,31/4-8,9	6,7-580	0,1-11,9	Poissons
Oberhammer et Bruner, 2001	Lac Majeur	Suisse/Italie	18	45-12	177	370	3,7	212,5	4	zooplancton
Oshan et al., 2008	Ontario	USA/Canada	19	153-8-8	88	244	1,6/0	254	6	Poissons
Oshan et al., 2015	11 lacs	Danemark	19	270-1-1	0,8-13,1	1,2-32,6	NA	0,12-39,5/4	NA	phytoplancton
Pfister et al., 2015	Bretsch/En	Suisse	24	20-2	14	136	0,8	99	0,8	phytoplancton/zooplancton
Pfister et al., 2017	Bretsch/En	Suisse	24	20-2	14	136	0,8	99	0,8	phytoplancton/zooplancton
Pomati et al., 2015	Zürich	Suisse	40	78-20	151	138	3,3	65	1,2	phytoplancton
Pomati et al., 2020	Walser/Zürich/Lucerne/Sembranch/Inn/Blah/Reger/Greiflon	Suisse	34	96-2	18-104	34-214	0,148-1,18	8,45-114	NA	phytoplancton
Riebel et al., 2007	Breiz	Suisse	20	30-3	173	259	5,15	29,7	2,6	zooplancton
Riebel et al., 1998	Léman	Suisse/France	33	90-26	152/7	309/7	8,9	580	11,9	phytoplancton
Sabot et al., 2020	Majeur	Suisse/Italie	14	30-10/8	172	370	3,7	212,5	4	phytoplancton
Scheerer et Müller, 2007	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	17	38-6	90	251	4,8	536	4,3	Poissons
Schreiner et Schweizer, 1993	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	25	87-24	90	251	4,8	536	4,3	zooplancton
Stettin et al., 2018	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	11	87-29	90	251	4,8	536	4,3	zooplancton
Stettin et al., 2019	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	49	84-6/3	90	251	4,8	536	4,3	zooplancton
Stettin et al., 2020	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	26	84-6/3	90	251	4,8	536	4,3	zooplancton
Stettin et Müller, 1988	Zürich	Suisse	16	7,88-29/10,5	102	136	3,0/2,5	15/7/2	1,2/1,4	zooplancton
Stettin et Müller, 2010	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	33	87-17	90	251	4,8	536	4,3	zooplancton
Tadonkole et al., 2009	Léman	Suisse/France	43	90-30	152/7	309/7	8,9	580	11,9	phytoplancton
Thomas et al., 2010	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	33	86-8	90	251	4,8	536	4,3	Poissons
Thomas et Eckmann, 2007	Constance	Suisse/Allemagne/Autriche	50	9	90	251	4,8	536	4,3	Poissons
Vouillamier et al., 2012	Lake Pyralis/Ida	France	22	11	67	32	3,2	263	3,5	phytoplancton/zooplancton
Wetzel et al., 2002	Hawill	Suisse	4	200-15,8	5,8	47	0,285	10,3	3,9	Poissons
Wenry, 2009	Moses	USA	26	85-17	25	12	NA	28	NA	phytoplancton
Wenry et al., 2018	Rapport reservoir	Allemagne	40	16-27	28,6	89	0,113	3,94	0,9	phytoplancton

ANNEXE 2

Equations pour le calcul des différents indicateurs issus de Müller et al., 2019.

$$(1) APS[gPm^{-2}] = ([TP_{mix}] + \frac{LP \times 1_{yr}}{V_{epi}} \times \frac{Q_a - Q_s}{Q}) \times Z_{epi}$$

$$(2) AHM_{tol}[gO_2m^{-2}d^{-1}] = \frac{Z_{hypo}}{\Delta t_{strat}} \times ([O_2]_0 - [O_2]_{min})$$

$$(3) APS_{tol}[gPm^{-2}] = \frac{AHM_{tol}}{s}, \quad s = 1.96 d^{-1}$$

Avec :

[TP_{mix}], la concentration en TP du lac après le brassage printanier (g m⁻³)

LP, la charge annuelle de P total dissous (g an⁻¹)

V_{epi}, le volume de l'épilimnion (m³)

Q_a, Q_s les apports d'eau d'avril à septembre (m³)

Q les apports d'eau tout au long de l'année [m³]

Z_{epi} la profondeur de l'épilimnion de 15 m

Z_{hypo} la profondeur moyenne de l'hypolimnion (m)

[O₂]₀ la concentration en oxygène après le brassage (g m⁻³)

[O₂]_{min} la concentration en oxygène minimale tolérable (4 g m⁻³)

Δt_{strat} la durée de la période stratifiée (180 jours)