



HAL
open science

Apport de la modélisation tridimensionnelle pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes lacustres et l'évaluation de leur état écologique

Frédéric Soullignac

► **To cite this version:**

Frédéric Soullignac. Apport de la modélisation tridimensionnelle pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes lacustres et l'évaluation de leur état écologique. Ingénierie de l'environnement. Université Paris-Est, 2017. Français. NNT : 2017PESC1197 . tel-01982543

HAL Id: tel-01982543

<https://pastel.hal.science/tel-01982543v1>

Submitted on 15 Jan 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ PARIS-EST

ECOLE DOCTORALE SIE - SCIENCES, INGÉNIERIE ET ENVIRONNEMENT

Thèse de doctorat

Sciences et Techniques de l'Environnement

Frédéric SOULIGNAC

APPORT DE LA MODÉLISATION TRIDIMENSIONNELLE À LA COMPRÉHENSION DU
FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTÈMES LACUSTRES ET À L'ÉVALUATION DE
LEUR ÉTAT ÉCOLOGIQUE

Thèse dirigée par Brigitte VINÇON-LEITE

Soutenue le 8 décembre 2017

Jury :

Mme Brigitte VINÇON-LEITE	ENPC	Directrice de thèse
M. Damien BOUFFARD	EAWAG	Rapporteur
M. Marco TOFFOLON	Université de Trente	Rapporteur
Mme Céline CASENAVE	INRA	Examinatrice
M. Jean-François HUMBERT	iEES Paris	Examineur
M. Rodolfo SCARATI	Université de Sao Paulo	Examineur
Mme Orlane ANNEVILLE	INRA	Co-encadrante de thèse
M. Bruno LEMAIRE	ENPC	Co-encadrant de thèse
M. Rob UITTENBOGAARD	Deltares	Invité

Thèse de doctorat

APPORT DE LA MODÉLISATION TRIDIMENSIONNELLE À LA COMPRÉHENSION DU FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTÈMES LACUSTRES ET À L'ÉVALUATION DE LEUR ÉTAT ÉCOLOGIQUE

Frédéric SOULIGNAC

Thonon-les-Bains, 2017

Préparée au sein des laboratoires

Laboratoire eau environnement et systèmes urbains (LEESU)

École nationale des ponts et chaussées (ENPC)

6-8 avenue Blaise Pascal

Cité Descartes

Champs-sur-Marne

77 455 Marne-la-Vallée Cedex 2

<http://www.leesu.fr>



Centre alpin de recherche sur les réseaux trophiques des écosystèmes limniques (CARTEL)

Institut national de la recherche agronomique (INRA)

75 bis avenue de Corzent

CS 50511

74 203 Thonon-les-Bains Cedex

<http://www.dijon.inra.fr/thonon>



Résumé

La qualité des services écosystémiques qu'offrent les lacs est liée à la structure et au fonctionnement de leur écosystème. Protéger leur masse d'eau est devenu un objectif global qui requiert une meilleure compréhension de leur fonctionnement, un suivi et une évaluation de leur qualité. Expliquer les hétérogénéités spatio-temporelles des variables physico-chimiques et du phytoplancton est un problème récurrent rencontré en écologie et en hydrobiologie. Comprendre la dynamique de ces hétérogénéités est aussi un prérequis essentiel pour évaluer, protéger et restaurer objectivement les écosystèmes lacustres. En ce qui concerne la surveillance, les hétérogénéités spatio-temporelles introduisent des incertitudes sur la représentativité des mesures par rapport à l'entièreté de la masse d'eau qui est donc discutable et doit être vérifiée. En Europe, la directive cadre sur l'eau (DCE) initiée en 2000 définit un cadre pour la gestion et la protection des eaux. La classification des masses d'eau en fonction de leur état écologique est un point important dans l'implémentation de cette directive. Pour les lacs et les retenues, l'évaluation de cet état écologique est basée sur des paramètres biologiques, physico-chimiques et hydromorphologiques. Les indicateurs liés au phytoplancton et aux paramètres physico-chimiques sont calculés à partir de quatre prélèvements réalisés pendant la période d'activité biologique pour une année sur un plan de gestion de six ans.

Dans ce contexte, la modélisation tridimensionnelle (3D) et la prise en compte des forçages qui conduisent aux hétérogénéités spatio-temporelles est une condition préalable nécessaire tant en limnologie appliquée que théorique. Cette thèse aborde la complexité du fonctionnement des lacs et la capacité des modèles 3D à reproduire leur fonctionnement. L'apport de la modélisation 3D est présenté i) pour la compréhension du fonctionnement de lacs de différentes tailles, ii) couplée aux observations satellitaires, pour l'étude de l'influence des forçages par le vent et de l'hydrodynamique sur l'abondance et la distribution spatiale de phytoplancton, iii) dans le cadre de la DCE, pour l'évaluation des incertitudes d'une évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau. Pour cela, deux modèles 3D ont été créés et analysés, un pour le lac de Créteil (42 ha) et un autre pour le Léman (580 km²). Celui du lac de Créteil a été validé à partir de données à hautes fréquences acquises en trois points du lac. Il reproduit correctement son hydrodynamique complexe, sa structure thermique, l'alternance entre les périodes de stratification et les épisodes de mélange, ainsi que les ondes internes. Le modèle du Léman a été validé en utilisant des données mensuelles et bimensuelles en deux stations de prélèvement du lac. Il reproduit aussi correctement son hydrodynamique et la variabilité saisonnière de para-

mètres physico-chimiques et biologiques. Les résultats des simulations mettent en avant les mécanismes physiques et hydrodynamiques responsables de l'apparition de sites où la biomasse de phytoplancton observée est plus élevée. Dans le cadre de la DCE, ces résultats montrent aussi une variabilité spatiale importante des sous-états écologiques basés sur les différents paramètres qui dépendent du choix des dates des campagnes de mesure et du point d'échantillonnage. Ces résultats ont aussi été utilisés pour estimer la représentativité d'une station de prélèvement. Les résultats de cette thèse i) confirment que le fonctionnement des plans d'eau de toute taille est complexe et que les processus physiques génèrent des hétérogénéités spatio-temporelles, ii) suggèrent que le vent et l'hydrodynamique influencent significativement l'abondance et la distribution spatiale du phytoplancton et que iii) ces hétérogénéités peuvent biaiser notre estimation du statut écologique des plans d'eau dans le cadre de la DCE.

Mots clés

Lac ; Hydrodynamique ; Écologie ; Modélisation tridimensionnelle ; Hétérogénéité spatio-temporelle ; Directive cadre sur l'eau

Résumé en anglais

English title

Contribution of a three-dimensional model to better understand and evaluate lake ecosystem functioning and ecological status

Abstract

The quality of ecosystem services provided by lakes is related to the ecosystem structure and functioning. Protecting water bodies is therefore a global goal that requires a better understanding of their function, a monitoring and a water quality assessment. Explaining spatio-temporal heterogeneities of physico-chemical parameters and phytoplankton has been a recurrent ecological and hydrobiological issue. Understanding the dynamics of these heterogeneities is an essential prerequisite for objectively assessing, protecting and restoring freshwater ecosystems. Moreover, three-dimensional (3D) and taking into account and drivers of these heterogeneities are essential prerequisites for theoretical and applied limnology. Concerning the monitoring, spatio-temporal heterogeneities are responsible of uncertainties on the representativeness of the data versus the whole lake which might be questionable and needs to be verified. In Europe, the Water Framework Directive (WFD) initiated in 2000 defines a framework for managing and protecting water bodies in Europe. The classification of water bodies into ecological status is a key issue for the implementation of that framework. For lakes and reservoirs, the assessment of this status is based on biological, physico-chemical and hydro-morphological indicators. Physico-chemical and phytoplankton indicators are calculated based on four observations at an unique sampling station over the growing season, this evaluation being assessed one year for a six-year management plan.

In this context, this thesis focuses on the complexity of lakes functioning and the capability of three-dimensional (3D) models to reproduce their functioning. The contribution of 3D models is presented i) for understanding the functioning of lakes of different sizes, ii) coupled to satellite observations, for studying of the influence of wind forcing and hydrodynamics on phytoplankton abundance and spatial heterogeneities, iii) in the context of the WFD, for assessing uncertainties in the lake ecological status assessment. To do that, two 3D models have been created and analyzed, one for Lake Créteil (42 ha) and another for Lake Geneva (580 km²). Lake Créteil 3D model was validated by

using high frequency data recorded at three stations. It reproduces well the complex hydrodynamic functioning of the lake, its thermal structure, the alternation between thermal stratification episodes and mixing events, and internal waves. Lake Geneva 3D model was validated by using monthly and bimonthly data at two stations. It reproduces also properly the hydrodynamic functioning of the lake and the seasonal variability of biological and physico-chemical parameters. Simulation results highlight physical and hydrodynamic mechanisms responsible for the occurrence of seasonal hot-spots in phytoplankton abundance. In the context of the WFD, simulation results show also a strong spatial variability of lake ecological status depending on the timing of the four sampling dates as well as the location of the sampling station. These results were also used to assess to representativeness of sampling stations. The results of this thesis suggest that i) the functioning of lakes of different sizes is complex and physical processes generates spatio-temporal heterogeneities, ii) wind and hydrodynamics influence the abundance and the spatial distribution of phytoplankton et iii) spatio-temporal heterogeneities can bias our evaluation of lake ecological status in the WFD.

Key words

Lake; Hydrodynamics; Ecology; Three-dimensional modeling; Spatio-temporal heterogeneity, Water Framework Directive

Remerciements

Cette thèse a été financée par l'École nationale des ponts et chaussées (ENPC), la région Ile-de-France dans le cadre du projet PLUMME (Petits Lacs Urbains Mesures Modèles Multi-Echelles), la Communauté de la connaissance et de l'innovation consacrée au climat KIC Climat par l'intermédiaire du projet Blue Green Dream, et l'École doctorale sciences, ingénierie et environnement de l'Université Paris-Est. Merci aussi à l'Agence française de la biodiversité (AFB) dont l'Office national de l'eau et des milieux aquatiques (ONEMA) est une composante, et à l'Agence spatiale européenne (ESA) d'avoir financé les projets Model et CORESIM dans lesquels une partie de ces travaux ont été réalisés.

Merci à l'Agence nationale de la recherche (ANR) et à l'Observatoire des sciences de l'univers-Enveloppes fluides de la ville à l'exobiologie (OSU-EFLUVE) d'avoir financé les instruments de mesure installés sur le lac de Créteil. Merci aux équipes des sociétés nke instrumentations et Precision Measurement Engineering Inc. pour leur assistance technique. Merci au département du Val-de-Marne, à la ville de Créteil et à la base de loisir du lac de Créteil pour leur soutien logistique lors des campagnes de mesure. Merci au Système d'observation et d'expérimentation au long terme pour la recherche en environnement-Observatoire des lacs alpins (SOERE-OLA), à la Commission internationale pour la protection des eaux du Léman (CIPEL) et au Centre alpin de recherche sur les réseaux trophiques des écosystèmes limniques (CARRTTEL), une unité mixte de recherche de l'Université Savoie Mont Blanc (USMB) et de l'Institut national de la recherche agronomique (INRA), pour l'accès aux mesures *in situ* du Léman. Merci au Laboratoire de physique des systèmes aquatiques (APHYS) de l'École polytechnique fédérale de Lausanne (EPFL) de m'avoir fourni le modèle hydrodynamique tridimensionnelle du Léman et les données satellitaires.

Merci à Maurice Rossi, directeur de recherche à l'Institut Jean le Rond d'Alembert, pour la confiance qu'il m'a accordé au début de cette thèse.

Merci aussi à tou·te·s les collègues du Laboratoire eau environnement et systèmes urbains (LEESU). Merci en particulier à Bruno Tassin, directeur de recherche, à Brigitte Vinçon-Leite, chargée de recherche, et à Bruno Lemaire, enseignant-chercheur à Agro-ParisTech, pour leur encadrement remarquable. Merci à Philippe Dubois, technicien en métrologie et instrumentation, à Yacine Mezemate, Adélaïde Roguet et Viet Tran-Khac, ancien·ne·s doctorant·e·s, pour leur sympathie et leur rigueur lors des sorties terrains sur le lac de Créteil. Merci à Ioulia Tchiguirinskaia, chargée de recherche, de m'avoir encouragé dans la voie de la modélisation tridimensionnelle.

Merci à Onur Kerimoglu, chercheur postdoctoral au Helmholtz-Zentrum Geesthacht, pour son enseignement de la modélisation écologique.

Merci aussi à tou·te·s les collègues du département gestion des ressources en eau à la faculté génie civil et géosciences (CiTG-WRM) de l'Université de technologie de Delft (TU Delft). Merci notamment aux professeurs Frans van de Ven et Nick van de Giesen qui m'ont permis de venir travailler aux Pays-Bas car je pense que c'est à ce moment-là que je me suis véritablement approprié le sujet. Merci aussi à Rob Uittenbogaard, Tineke Troost et Hans Los de Deltares pour leur enseignement de la modélisation hydrodynamique et écologique et leurs invitations aux journées des utilisateurs du logiciel Delft3D.

Merci à José Rodolfo Scarati Martins, professeur à l'Université de São Paulo, pour nos échanges sur Delft3D pendant son année au LEESU.

Merci aussi à tou·te·s les collègues du CARRTEL. Merci spécialement à Orlane Anneville, chargée de recherche au CARRTEL, et à Damien Bouffard, chercheur à l'Institut fédéral suisse de science aquatique et de technologie (EAWAG), de m'avoir permis d'effectuer une partie de cette thèse sur le Léman.

Merci à Pierre-Alain Danis, chargé de mission limnologie à l'ONEMA, qui m'a permis de venir travailler à pôle Hydroécologie des plans d'eau à l'Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture (IRSTEA) d'Aix-en-Provence pour approfondir ensemble l'apport de la modélisation tridimensionnelle dans le contexte de la directive-cadre européenne sur l'eau.

Merci aux membres du jury pour l'évaluation de ce travail.

Merci encore à Amandine de Coninck et Elodie Moulin pour leurs encouragements cruciaux et à Adélaïde Roguet pour ses conseils qui ont été décisifs dans la rédaction de cette thèse. Merci enfin à ma famille et à mes ami·e·s qui m'ont toujours soutenu.

Table des matières

Résumé	v
Résumé en anglais	vii
Remerciements	ix
Liste des tableaux	xv
Table des figures	xix
1 Introduction	1
2 Synthèse bibliographique	5
2.1 Fonctionnement d'un écosystème lacustre	5
2.1.1 Processus physiques à la surface d'un plan d'eau	5
2.1.2 Processus physiques dans la masse d'eau	8
2.1.3 Processus physiques au niveau des parois et au fond d'un plan d'eau	13
2.1.4 Développement algal	14
2.1.5 Interaction entre les processus physiques et le développement algal	14
2.2 Modélisation	15
2.2.1 Dimension des modèles	15
2.2.2 Modèles tridimensionnels	16
2.2.3 Données d'entrée	17
2.2.4 Calage des modèles 3D	18
2.2.5 Méthodes numériques	18
2.2.6 Performances des modèles 3D	18
2.3 Surveillance de l'état écologique des plans d'eau	19
2.3.1 Directive-cadre européenne sur l'eau	19
2.3.2 Incertitudes et variabilités	21
2.3.3 Propositions d'amélioration	23
3 Matériels et méthodes	25
3.1 Sites d'études	25
3.1.1 Lac de Créteil	25

3.1.2	Léman	27
3.2	Données	29
3.2.1	Lac de Créteil	29
3.2.2	Léman	36
3.3	Modèles	39
3.3.1	Maillage	40
3.3.2	Modèle hydrodynamique	40
3.3.3	Modèle écologique	45
3.4	Indicateurs de performance des modèles	50
3.5	Variabilité de l'état écologique d'un plan d'eau	51
4	Caractérisation expérimentale et modélisation tridimensionnelle du fonctionnement physique du lac de Créteil	55
4.1	Météorologie	55
4.1.1	Mesures de la station du lac de Créteil	55
4.1.2	Mesures complémentaires de l'aéroport d'Orly	60
4.1.3	Comparaison des mesures au-dessus du lac de Créteil et à l'aéroport d'Orly	60
4.2	Fonctionnement thermique et hydrodynamique	63
4.2.1	Température de l'eau et stratification thermique	63
4.2.2	Hétérogénéités horizontales de température	66
4.2.3	Vitesse et direction des courants	69
4.2.4	Ondes internes	71
4.3	Modélisation hydrodynamique tridimensionnelle	74
4.3.1	Abstract	74
4.3.2	Introduction	75
4.3.3	Material and methods	76
4.3.4	Results	82
4.3.5	Discussion	92
4.3.6	Conclusion	95
4.4	Approfondissement de la validation du modèle	95
4.4.1	Alternance entre stratification thermique et mélange	95
4.4.2	Ondes internes	96
5	Modélisation 3D du fonctionnement hydrodynamique du Léman et explication d'hétérogénéités spatiale de concentration en chlorophylle-a à la surface	101
5.1	Abstract	101
5.2	Introduction	102
5.3	Materials and Methods	103
5.3.1	Study Site	103
5.3.2	Data	104
5.3.3	Modeling approach	105
5.4	Results	109

5.4.1	Model Validation	109
5.4.2	Lake Thermal Structure in summer 2009	113
5.4.3	Lake Thermal Structure in spring 2010	114
5.4.4	Lake Thermal Structure in spring 2011	114
5.5	Discussion	118
5.5.1	Early spring algal development onset	118
5.5.2	Upwelling events	120
5.5.3	Contribution of 3D Models in the interpretation of spatial observations of Chl-a concentration from Satellite Data	121
5.6	Conclusion	121
6	Modélisation 3D du fonctionnement écologique du Léman et évaluation de la variabilité spatio-temporelle de son état écologique et de la représentativité de son point de prélèvement	123
6.1	Abstract	124
6.2	Introduction	124
6.3	Material and Methods	126
6.3.1	Study Site	126
6.3.2	Field Data	126
6.3.3	Modelling	127
6.3.4	Lake Ecological Status	131
6.3.5	Calculation of Grid Cell Representativeness	131
6.4	Results	133
6.4.1	Ecological Model	133
6.4.2	Variability of Lake Geneva ecological status linked to the sampling dates	133
6.4.3	Spatial variability of Lake Geneva ecological status	136
6.4.4	Representativeness of a sampling station	137
6.5	Discussion	139
6.5.1	Model performance	139
6.5.2	Variability of the lake ecological status	140
6.5.3	Representativeness of a sampling station in a large lake	141
6.6	Conclusion	141
7	Conclusion	143
	Bibliographie	147
A	Définitions	161
B	Instruments de mesure	165
C	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil les jours des campagnes de mesure mensuelles	173

D	Analyse mensuelle des données météorologiques mesurées par la station du lac de Créteil	195
E	Collaborations scientifiques	205

Liste des tableaux

3.1	Caractéristiques du lac de Créteil et du Léman	27
3.2	Dates de début et de fin des déploiements des chaînes latérales aux points P et R dans le lac de Créteil	32
3.3	Dates de début et de fin des déploiements des chaînes latérales aux points P et N dans le lac de Créteil	32
3.4	Dates de début et de fin des déploiements du courantomètre-profileur dans le lac de Créteil	34
3.5	Profondeurs de disque de Secchi en m mesurée dans la lac de Créteil . . .	35
3.6	Dates des campagnes de mesure mensuelles réalisées au lac de Créteil . . .	35
3.7	Profondeurs des prélèvements réalisés dans le Léman aux deux stations de prélèvement, SHL2 et GE3	37
3.8	Dates des campagnes de mesure réalisées au Léman à la station de prélèvement SHL2	38
3.9	Dates des campagnes de mesure réalisées au Léman à la station de prélèvement GE3	39
3.10	Caractéristiques des maillages du lac de Créteil et du Léman	40
3.11	Coefficients de conversion de la biomasse du phytoplancton en biomasse carbonée d'après Wetzel and Likens (2000)	47
3.12	Coefficients de conversion de la biomasse du zooplancton en biomasse carbonée	48
3.13	Coefficients d'extinction de l'intensité lumineuse dans la colonne d'eau des substances du modèle écologique Delft3D-ECO d'après Los (2009)	49
3.14	Vitesses de sédimentation des substances du modèle écologique Delft3D-ECO d'après Deltares	50
3.15	Coefficients stœchiométriques chlorophylle-a sur carbone des espèces phytoplanctoniques dans le modèle écologique Delft3D-ECO d'après Los (2009)	51
4.1	Valeurs moyennes des écarts absolus entre les variables météorologiques enregistrées par la station du lac de Créteil et les données Météo France mesurées à l'aéroport d'Orly en été du 1 au 14 juin 2012 et en hiver du 1 au 14 décembre 2013	60

4.2	Valeurs moyennes (μ) et des écarts types (σ) en °C des différences horizontales de température de l'eau mesurées dans le lac de Créteil entre les points N, P, C et R à trois profondeurs, 0,5, 1.5 et 2.5 m	66
4.3	Equations and parameters of the three-dimensional hydrodynamic model Delft3D-FLOW in the used configuration	80
4.4	Comparison between mesh characteristics and parameter values of four lake applications of the three-dimensional hydrodynamic model Delft3D-FLOW (Lake Yangchenghu (Zhu et al., 2009), Nam Theun 2 reservoir (Chanudet et al., 2012), Lake Constance (Wahl and Peeters, 2014) and Lake Créteil (this study))	82
4.5	Model validation results (the mean absolute error (MAE) of the water temperature at the station C and at the five depths, 0.5, 1.5, 2.5, 3.5 and 4.5 m, for the 19 simulations periods)	85
4.6	Model validation results (the mean absolute error (MAE) of the water temperature at the measuring station P and at the three depths, 0.5, 1.5 and 2.5 m, for the 19 simulations periods)	86
4.7	Model validation results (the mean absolute error (MAE) of the water temperature at the measuring station R and at the three depths, 0.5, 1.5 and 2.5 m, for the 19 simulations periods)	87
4.8	Valeurs des erreurs absolues moyennes en °C entre la température de l'eau mesurée et simulée au point C	96
5.1	Lake Geneva characteristics	105
5.2	Model input data Secchi disk depth (SDD)	107
5.3	Yearly mean values of the mean absolute error between the surface and 30 m depth	112
5.4	Mean absolute error values between the surface and 30 m depth (NA: not available)	114
6.1	Lake Geneva characteristics	126
6.2	Yearly RMSE based on depth average data (minimal value of the nine pixels around the cell corresponding to the monitoring station)	133
6.3	Variability of the lake ecological status linked to the timing of the four sampling dates	137
6.4	Monitoring station representativeness	138
6.5	Yearly RRMSE values in % based on depth average data (minimal value of the nine pixels around the cell corresponding to the monitoring station)	140
B.1	Spécifications techniques des capteurs météorologiques installés sur le lac de Créteil	170
B.2	Spécifications techniques des capteurs immergés dans le lac de Créteil	171
D.1	Vitesse du vent mensuelle médiane et maximale en m s^{-1} enregistrée par la station du lac de Créteil en 2012, 2013 et 2014	197

D.2	Pression atmosphérique mensuelle minimale, médiane et maximale en hPa enregistrée par la station du lac de Créteil en 2012 et 2013	197
D.3	Pression atmosphérique mensuelle minimale, médiane et maximale en hPa enregistrée par la station du lac de Créteil en 2014	200
D.4	Température de l'air mensuelle minimale, médiane et maximale en °C enregistrée par la station du lac de Créteil en 2012, 2013 et 2014	201
D.5	Humidité relative mensuelle minimale, médiane et maximale en % enregistrée par la station du lac de Créteil en 2012, 2013 et 2014	201
D.6	Cumuls mensuels de la hauteur de précipitation (P), de la durée de précipitation (PD), de l'intensité de précipitation maximale (P _{Imax}) enregistrés par la station du lac de Créteil en 2012, 2013 et 2014	204

Table des figures

2.1	Coefficient de traînée aérodynamique fonction de la vitesse du vent d'après Wuest and Lorke (2003)	6
2.2	Rayonnements thermiques rencontrés à la surface d'un plan d'eau d'après Piccolroaz (2016)	7
2.3	Cycle de l'eau d'après l'Université technologique du Michigan aux Etats-Unis (http://techalive.mtu.edu)	8
2.4	Profils de température de l'eau mesurés pendant une période de stratification thermique Boehrer and Schultze (2008)	10
2.5	Schéma d'une onde interne progressive d'après le site Internet du Programme volontaire des lacs du Missouri (http://www.lmvp.org/Waterline/spring2004/seiche.htm)	11
2.6	Schéma d'une onde interne stationnaire d'après Mortimer (1952)	12
2.7	Schéma de l'instabilité de Kelvin-Helmholtz d'après Mortimer (1952)	13
2.8	Dimension des modèles hydrodynamiques et écologiques d'après le site Internet du GLEON (http://cdi.gleon.org)	16
2.9	Méthodes de discrétisation verticale d'un domaine de calcul, σ et Z, d'après Deltares (2014b)	18
2.10	Rôles respectifs des éléments de qualité biologique, physico-chimique et hydromorphologique dans la classification de l'état écologique, conformément aux termes de la DCE d'après MEEM (2016a)	20
2.11	Variabilité intra-annuelle du sous-état écologique basé sur la concentration en phosphore total (P _{tot}) du Léman liée au choix des dates des campagnes de mesure sur le plan de gestion 2010-2015 d'après Soullignac et al. (2017a)	21
2.12	Variabilité spatiale du sous état écologique basé sur la profondeur de disque de Secchi (Z _s) de la retenue de Bimont liée au choix du point d'échantillonnage en 2015 d'après (Soullignac et al., 2017a)	22
2.13	Variabilité interannuelle du sous-état écologique basé sur la variable Chla des plans d'eau français suivis dans le cadre de la DCE et liée au choix de l'année de l'évaluation sur le plan de gestion 2010-2015 d'après Soullignac et al. (2017a)	23
3.1	Emplacement et contour des deux sites d'études, le lac de Créteil et le Léman	26

3.2	Photographie du lac de Créteil prise par José Rodolfo scarati Martins . . .	28
3.3	Plan de situation des piézomètres dans le secteur du lac de Créteil d'après les données du conseil général du Val-de-Marne	28
3.4	Comparaison entre les niveaux d'eau du lac de Créteil et dans les piézomètres du secteur d'après les données du conseil général du Val-de-Marne	29
3.5	Photographie du Léman d'après le site Internet du tourisme en France (http://www.decouvrir-la-france.com)	30
3.6	Contour du lac de Créteil, emplacement de ses quatre points de prélèvement, N, P, C et R, et profondeurs utilisées pour réaliser sa bathymétrie .	31
3.7	Schéma de l'installation du courantomètre-profileur dans le lac de Créteil .	33
3.8	Contour du Léman, emplacements de ses deux stations de prélèvements, SHL2 et GE3, et de ses cinq affluents principaux, Rhône, Dranse, Aubone, Venoge et Versoix	36
3.9	Maillage de la surface du lac de Créteil	41
3.10	Maillage de la surface du Léman	41
3.11	Illustration de la méthode d'évaluation de la variabilité de l'état écologique d'un plan d'eau liée au choix des dates de campagnes de mesure et du point de prélèvement - Calcul des sous-états écologiques basés sur la concentration en chlorophylle-a (Chla), en ammonium (NH ₄), en nitrate (NO ₃), en phosphore total (P _{tot}) et sur la profondeur de disque de Secchi (Zs) dans chaque maille du domaine de calcul (Etape 1) - Calcul de la représentativité de chaque maille pour chaque variable (Etape 2)	53
4.1	Variables météorologiques enregistrées par la station du lac de Créteil : direction et vitesse du vent (α et U _a), pression atmosphérique (P _{atm}), température de l'air (T _a), humidité relative (Φ), hauteur, durée et intensité des précipitations (P, PD et PI), rayonnement solaire incident (Q _{si}) et nébulosité (N)	57
4.2	Courbes de distribution des variables météorologiques enregistrées par la station du lac de Créteil en 2013 : direction et vitesse du vent (α et U _a), pression atmosphérique (P _{atm}), température de l'air (T _a) et humidité relative (Φ)	58
4.3	Rose des vents d'après la direction du vent (α) enregistrée par la station du lac de Créteil en 2013	59
4.4	Graphique de dispersion de la vitesse du vent (U _a) et de la direction du vent (α) enregistrées par la station du lac de Créteil en 2013	59
4.5	Comparaison entre les variables météorologiques enregistrées par la station du lac de Créteil et les données Météo France mesurées à l'aéroport d'Orly du 1 au 14 juin 2012 : direction et vitesse du vent (α et U _a), pression atmosphérique (P _{atm}), température de l'air (T _a), humidité relative (Φ), hauteur et durée des précipitations (P et PD)	61

4.6	Comparaison entre les variables météorologiques enregistrées par la station du lac de Créteil et les données Météo France mesurées à l'aéroport d'Orly du 1 au 14 décembre 2013 : direction et vitesse du vent (α et U_a), pression atmosphérique (P_{atm}), température de l'air (T_a), humidité relative (Φ), hauteur et durée des précipitations (P et PD)	62
4.7	Température de l'eau (T_e) mesurée dans le lac de Créteil aux points C, N, P et R	64
4.8	Nombre de jours mélangés (M), nombre de jours stratifiés (S) et nombre de jours présentant une stratification thermique journalière (SJ) d'après la température de l'eau mesurée dans le lac de Créteil au point C	65
4.9	Courbes de distribution de la température de l'eau mesurée dans le lac de Créteil au point C d'après les données de 2013	65
4.10	Différences horizontales de température de l'eau (ΔT_e) mesurées dans le lac de Créteil entre les points C, N, P et R	67
4.11	Courbes de distribution des différences horizontales de température de l'eau (ΔT_e) mesurées dans le lac de Créteil entre les points C, N, P et R	68
4.12	Graphique de dispersion des valeurs des écarts types (σ) des différences horizontales de température de l'eau mesurées dans le lac de Créteil et de la distance (L) séparant les points C, N, P et R	69
4.13	Direction et vitesse des courants (α et U_e) mesurées dans le lac de Créteil au point C	70
4.14	Courbes de distribution de la direction et vitesse des courants (α et U_e) sous forme de graphiques de contour	70
4.15	Direction et vitesse du vent (α et U_a), température de l'eau (T_e) et direction et vitesse des courants (α et U_e) du 6 au 10 juin 2014 (la période grisé est utilisée pour calculer la densité spectrale de puissance)	72
4.16	Densité spectrale de puissance de la vitesse du vent ($DSP(U_a)$), de la température de l'eau ($DSP(T_e)$) et de la vitesse des courants ($DSP(U_e)$) calculée à partir des mesures enregistrées entre le 9 juin 2014 à minuit et le 10 juin 2014 à 10 heures du matin	73
4.17	Lake Créteil (contour, numerical domain (orthogonal grid) and the location of the three measuring stations, P (close to the storm water inlet), C (in a more central location), and R (close to the lake outlet))	77
4.18	Model calibration results (hourly profiles of observed and simulated water temperature at station C, current velocity at station C and difference of water temperature between stations P and R between 17 th September and 15 th October 2013	84
4.19	Model validation results (observed and simulated water temperature (WT) at the station C for simulation periods 1 to 5)	88
4.20	Model validation results (observed and simulated water temperature (WT) at the station C for simulation periods 6 to 10)	89
4.21	Model validation results (observed and simulated water temperature (WT) at the station C for simulation periods 11 to 15)	90

4.22	Model validation results (Taylor diagrams of the model performance at the station C and the five depths, 0.5, 1.5, 2.5, 3.5 and 4.5 m depth, for the nineteen simulation periods	91
4.23	Comparaison entre la température de l'eau (Te) observée et simulée au point C de début avril à fin octobre en 2012, 2013 et 2014 sous forme de graphiques de contour	97
4.24	Comparaison entre le température de l'eau (Te) mesurée et simulée à 2,5 m de profondeur (1/2)	98
4.25	Comparaison entre le température de l'eau (Te) mesurée et simulée à 2,5 m de profondeur (2/2)	98
4.26	Comparaison entre le densité spectrale de puissance de la température de l'eau (DSP) calculée à partir des mesures et des résultats de simulation entre le 9 juin 2014 à minuit et le 10 juin 2014 à 10 heures du matin . . .	99
5.1	Lake Geneva contour, isodepths (100, 200 and 300 m), numerical domain (curvilinear grids), location of the main tributary inflow and outflow (Rhône River) and location of the four sites where simulation outputs are analyzed (S1, S2 (SHL2), S3, S4 (GE3))	104
5.2	Data availability	105
5.3	Model input meteorological data at the monitoring station SHL2 (air pressure (AP), air temperature (AT), cloud coverage (CC), relative humidity (RH), incident solar radiation (SW), wind speed (U10) and wind direction (α_{10}) and hourly flow rate (Q _{in}) and water temperature (T _{in}) of the Rhône river	108
5.4	a) Satellite chlorophyll-a concentration (Chl-a) data, b) <i>In situ</i> Chl-a measurements at SHL2 monitoring station	110
5.5	Comparison between observed and simulated water temperature (WT) at SHL2 (a) and GE3 (b) using contour plots	111
5.6	a) Times series of mean absolute error (MAE) between the surface and 30 m depth, b) Vertical profiles of yearly MAE	112
5.7	Comparison between observed and simulated water temperature (WT) profiles	113
5.8	First period of interest analyzed in summer 2009, a) Times series of wind speed and direction, b) Contour plots of simulated water temperature (WT) at the 4 stations, S1, S2, S3 and S4, and c) Comparison of mixed layer depths (metaT) across the lake	115
5.9	Simulated surface water temperature (WT) on September 4, 2009, every two hours during the first period of interest analyzed	116
5.10	Second period of interest analyzed in spring 2010, a) Times series of wind speed and direction, b) Contour plots of simulated water temperature (WT) at the 4 stations, S1, S2, S3 and S4, and c) Comparison of buoyancy frequency (N^2) across the lake	117

5.11	Third period of interest analyzed in spring 2011, a) Times series of wind speed and direction, b) Contour plots of simulated water temperature (WT) at the 4 stations, S1, S2, S3 and S4, and c) Comparison of buoyancy frequency (N^2) across the lake	119
6.1	Lake Geneva contour, isodepths (100, 200 and 300 m), numerical domain (curvilinear grids), location of the five main tributary inflow (Aubonne, Dranse, Rhône, Venoge, Versoix) and outlet and location of the two sampling stations, SHL2 and GE3	127
6.2	Initial conditions: Observed vertical profiles of dissolved oxygen concentration (DO), nitrate concentration (NO ₃), total phosphorus concentration (TP) and silicate concentration (SiO ₂) at the two monitoring stations, SHL2 and GE3	129
6.3	Simulation forcing: Time series of daily incident solar radiation (RadSurf), flow rate (Q_{in}), ammonium concentration (NH ₄), nitrate concentration (NO ₃), total phosphorus concentration (TP), silicate concentration (SiO ₂), particulate inorganic matter (PIM) of the Rhône river, and biomass of zooplankton (Zooplank)	130
6.4	Illustration of the method for calculating the spatio-temporal variability of the lake ecological status and the grid cell representativeness from simulation results - Calculation of lake ecological sub-status based on Chla, NH ₄ , NO ₃ , TP and SDD in each grid cells (Step 1) - Calculation of grid cell representativeness based on each variable (Step 2)	132
6.5	Comparison between <i>in situ</i> and simulated data for the five studied variables. Values are averaged between the surface and 30 m except for Chla at GE3 which were computed between the surface and 20 m. Simulation results include the nine pixels around the cell corresponding to the monitoring station.	134
6.6	Comparison between the vertical distribution of <i>in situ</i> and modeled data between the surface and 30 m depth for four studied variables	135
6.7	Distribution of Lake Geneva ecological status based on the five studied variables and calculated with 1000 sets of randomly selected sampling dates. The line through the boxes indicates the median, the bottom and the top of the box correspond to the first and third quartile respectively.	136
6.8	Spatial variability of the lake ecological status based on the five studied variables. The colors indicate the probability of each grid cell of being from bad to very good ecological status.	138
6.9	Grid cell representativeness	138
6.10	Minimal grid cell representativeness	139
A.1	Masse volumique de l'eau (ρ) fonction de la température de l'eau (T) d'après l'équation de Millero and Poisson (1981) pour une salinité de 0.5 ppt	162

B.1	Station lac Precision Measurement Engineering, Inc. LakeESP installée au lac de Créteil (José Rodolfo scarati Martins)	165
B.2	Capteur météorologique multiparamètres Vaisala WXT520 monté sur la station du lac de Créteil (http://www.vaisala.com)	166
B.3	Radiomètre net Kipp and Zonen NR Lite2 monté sur la station du lac de Créteil (http://www.kippzonen.com)	166
B.4	Capteur de température de l'eau Precision Measurement Engineering, Inc. monté sur la chaîne de mesure de la station du lac de Créteil (http://www.pme.com)	167
B.5	Capteur de concentration en chlorophylle-a Turner Design Cyclops-7 monté sur la chaîne de mesure de la station du lac de Créteil (http://www.turnerdesigns.com)	167
B.6	Capteur de rayonnement photo-synthétiquement actif Li-Cor LI-192 monté sur la chaîne de mesure de la station du lac de Créteil (http://www.licor.com)	167
B.7	Capteur de température de l'eau nke instrumentation monté sur les chaînes latérales immergées dans le lac de Créteil (http://www.nke-instrumentation.fr)	168
B.8	Sonde multiparamètres nke instrumentation montée sur les chaînes latérales immergées dans le lac de Créteil (José Rodolfo scarati Martins) . . .	168
B.9	Profileur de vitesse Nortek à effet Doppler haute résolution immergé dans le lac de Créteil (http://www.nortek-as.com)	168
B.10	Disque de Secchi utilisé au lac de Créteil (José Rodolfo scarati Martins) .	169
B.11	Echosondeur Humminbird 798ci HD SI Combo utilisé au lac de Créteil (https://www.humminbird.com)	169
C.1	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 14 mai 2012	174
C.2	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 12 juin 2012	175
C.3	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 5 juillet 2012 . . .	176
C.4	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 29 juillet 2012 . . .	177
C.5	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 11 septembre 2012	178
C.6	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 16 octobre 2012 . .	179
C.7	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 14 novembre 2012 .	180
C.8	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 10 décembre 2012 .	181
C.9	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 15 janvier 2013 . .	182
C.10	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 12 février 2013 . .	183
C.11	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 26 mars 2013 . . .	184
C.12	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 16 avril 2013 . . .	185
C.13	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 15 mai 2013	186
C.14	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 11 juin 2013	187
C.15	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 9 juillet 2013 . . .	188
C.16	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 29 juillet 2013 . . .	189
C.17	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 17 septembre 2013	190

C.18	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 15 octobre 2013 . . .	191
C.19	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 12 novembre 2013 . . .	192
C.20	Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 10 décembre 2013 . . .	193
D.1	Courbes de distribution mensuelles de la direction du vent (α) enregistrée par la station du lac de Créteil	196
D.2	Courbes de distribution mensuelles de la vitesse du vent (U_a) enregistrée par la station du lac de Créteil	198
D.3	Courbes de distribution mensuelles de la pression atmosphérique (P_{atm}) enregistrée par la station du lac de Créteil	199
D.4	Courbes de distribution mensuelles de la température de l'air (T_a) enre- gistrée par la station du lac de Créteil	202
D.5	Courbes de distribution mensuelles de l'humidité relative (Φ) enregistrée par la station du lac de Créteil	203

Chapitre 1

Introduction

Les lacs d'eau douce constituent une ressource naturelle importante. Ils présentent généralement une très faible salinité qui est un critère essentiel de potabilité (OMS, 2011). Ils sont aussi considérés comme une richesse, tant du point de vue culturel que de la biodiversité. La pêche y est exercée comme activité nourricière, et des activités récréatives comme la baignade, la navigation, les sports nautiques, etc., y sont aussi pratiquées. Le plus grand réservoir d'eau douce au monde est le lac Baïkal en Russie et il existe d'autres grandes réserves d'eau potentiellement potables partout sur la planète (Herdendorf, 1982; Marsh and Kaufman, 2012). Mais les sociétés humaines ont un impact négatif direct sur la qualité de cette ressource à travers toutes sortes d'activités. Les rejets domestiques et l'agriculture enrichissent par exemple en nutriments, principalement azote et phosphore, de nombreux lacs permettant ainsi le développement massif de biomasse végétale. Ce processus d'eutrophisation a contribué à la dégradation de la qualité de l'eau à partir des années 1950, dans les pays industrialisés et est considéré comme une pollution majeure (Smith and Schindler, 2009; Jacquet et al., 2014a). Heureusement, grâce à des mesures prises depuis les années 1980, l'état de ces lacs s'est amélioré (Jeppesen et al., 2005), cependant certains écosystèmes demeurent fortement impactés par des apports excessifs en nutriments (Watson et al., 2016). Les activités humaines entraînent aussi une augmentation globale de la température de l'air sur terre (GIEC, 2014), cette augmentation engendrant à son tour une hausse de la température des lacs partout sur le globe (Lenters, 2015; O'Reilly et al., 2015; Sharma et al., 2015). Or, ce réchauffement favorise le développement de certaines cyanobactéries, des algues potentiellement toxiques (Carey et al., 2012; Paerl and Huisman, 2008). La poursuite du réchauffement climatique impactera donc aussi sans nul doute la qualité des ressources d'eau douce qui est fortement liée à l'abondance et la composition de la communauté phytoplanctonique.

Plusieurs programmes ayant pour objectif la protection des ressources d'eaux douces ont donc été lancés dans plusieurs régions du globe. Cette volonté de protection des eaux douces se concrétise sur le plan réglementaire aux Etats-Unis par le "Clean Water Act", la loi sur la protection de l'eau. En Europe, la directive-cadre sur l'eau (DCE) impose aux pays membres l'objectif de parvenir à un "bon état" de leurs plans d'eau (UE, 2000). C'est dans ce cadre qu'un large dispositif expérimental de surveillance a été mis en place

en France. Il consiste à évaluer la qualité des plans d'eau d'une superficie supérieure à 50 ha et à les classer en fonction de leur état écologique, ce classement étant ensuite utilisé pour allouer correctement les ressources humaines et financières afin de remplir l'objectif de la DCE, les plans d'eau de plus mauvaise qualité devant être restaurés en priorité (MEDDE, 2015; MEEM, 2016a). La base de données Carthage (<http://www.sandre.eaufrance.fr>)¹. recense 27 608 plans d'eau en France métropolitaine, dont 540 ont une superficie supérieure à 50 ha, soit 2% du total. Ces 2% représentent 65% de la superficie totale des plans d'eau métropolitains. L'évaluation de la qualité de ces plans d'eau est basée entre autres sur des mesures biologiques et physico-chimiques réalisées en un seul point d'un lac et quatre fois par an (Danis and Roubeix, 2014). Plusieurs projets de recherche scientifique dans lesquels sont réalisés des prélèvements en différents points d'un même plan d'eau montrent qu'il existe des hétérogénéités spatiales sur des variables utilisées dans le cadre de la DCE (Pobel et al., 2011; Wang et al., 2015; Rimet et al., 2016). Des données satellitaires montrent aussi ce type d'hétérogénéités spatiales (Odermatt et al., 2012; Kiefer et al., 2015). D'une part, en raison de leur superficie inférieure à 50 ha, 98% des plans d'eau ne sont pas suivis dans le cadre de la DCE et d'autre part, l'évaluation de l'état des plans d'eau réalisé dans le cadre de la DCE peut à priori être biaisée par des hétérogénéités spatiales.

Les hétérogénéités spatiales de variables biologiques et physico-chimiques observées dans les plans d'eau résultent de la variabilité naturelle des forçages météorologiques et hydrologiques, et du mouvement de la masse d'eau. La compréhension de ces hétérogénéités est un préalable à l'estimation des biais qu'elles peuvent introduire dans l'évaluation de la qualité d'un plan d'eau. Mais cette compréhension est délicate dans le cas où des prélèvements sont réalisés en plusieurs points d'un plan d'eau car la fréquence d'échantillonnage est souvent trop faible pour suivre ces hétérogénéités. Par rapport aux mesures *in situ*, les données satellitaires présentent l'avantage de pouvoir visualiser des structures à l'échelle du plan d'eau de certaines variables. Mais ces données sont aussi difficiles à interpréter car le temps qui s'écoule entre deux images satellitaires peut être trop long pour permettre de suivre le changement des structures qui peut être rapide (Guillermin, 2015). A partir de mesures *in situ* en plusieurs points d'un plan d'eau et de données satellitaires, l'estimation des incertitudes d'une évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau via la compréhension des hétérogénéités spatiales est donc limitée.

La modélisation mathématique tridimensionnelle (3D) permet de simuler l'évolution temporelle de variables biologiques et physico-chimiques à une échelle de temps journalière et dans les trois dimensions spatiales, soit l'intégralité d'un plan d'eau (Los, 2009; Jorgensen, 2010). Cette approche pourrait donc être utilisée d'une part pour suivre les hétérogénéités spatiales avec une meilleure résolution temporelle et spatiale par rapport aux prélèvements *in situ* et aux données satellitaires. Cela permettrait donc de proposer une explication aux hétérogénéités observées. D'autre part, cette approche pourrait servir à évaluer les potentielles incertitudes de l'évaluation de l'état écologique des plans d'eau engendrées par les hétérogénéités spatio-temporelles. Plus précisément, elle pour-

¹Base de données disponible sur le site Internet du Service d'Administration National des Données et Référentiels sur l'Eau (SANDRE) et consultée le 6 juin 2017

raient permettre d'évaluer la variabilité de l'évaluation de l'état écologique des lacs liée au choix des dates des campagnes de mesure et de la station de prélèvement. Cette approche présente donc l'avantage de pouvoir relativiser une évaluation réalisée en un point à partir de mesures. Mais elle a aussi l'inconvénient d'introduire des incertitudes plus ou moins grandes en fonction de la capacité du modèle à reproduire correctement les observations. Plusieurs travaux de modélisation 3D ont été réalisés dans des grands lacs et présentent de bonnes performances (Leon et al., 2011; Wahl and Peeters, 2014). En revanche, les études de modélisation sur les petits lacs peu profonds supposent souvent que ces milieux sont homogènes suivant l'horizontale et utilisent en conséquent des modèles unidimensionnels qui ne permettent pas d'appréhender les hétérogénéités spatiales, horizontales et verticales (Kerimoglu and Rinke, 2013; Shatwell et al., 2016).

L'objectif principal de cette thèse est de montrer l'apport de la modélisation 3D d'une part à la compréhension des hétérogénéités spatio-temporelles observées dans les lacs, y compris des plans d'eau de petite taille, et d'autre part à l'évaluation de la qualité des plans d'eau réalisée dans le cadre d'une surveillance réglementaire ou patrimoniale, telle que la DCE. Comme il existe peu d'applications de la modélisation 3D sur des petits lacs qui entrent dans la DCE et que ce type de plans d'eau est très répandu en France, le premier objectif de cette étude est d'évaluer les capacités d'un modèle 3D à reproduire le fonctionnement hydrodynamique d'un petit lac, le lac de Créteil (42 ha). En effet, 98% des plans d'eau français mesurent moins de 50 ha et représentent 35% de la superficie totale de l'ensemble des lacs. De plus, parmi les 2% des plans d'eau supérieurs à 50 ha, 49% mesurent entre 50 à 100 ha et 17% entre 50 à 60 ha. Les résultats de cette modélisation pourraient contribuer à la définition d'un protocole de suivi de ces plans d'eau de petite taille qui ont un fonctionnement différent des grands lacs. Un lac de grande taille, le Léman qui est suivi dans le cadre de la DCE, constitue le deuxième site d'étude de la thèse. Sur le site du Léman, le deuxième objectif de la thèse est d'illustrer la manière dont la modélisation 3D contribue à la compréhension du fonctionnement d'un plan d'eau par l'interprétation d'hétérogénéités spatio-temporelles observées grâce à des images satellitaires. Enfin, le troisième objectif est de montrer l'apport de la modélisation 3D dans l'évaluation des incertitudes de l'estimation de l'état d'un plan d'eau d'après le protocole DCE. Pour cela, une méthode a été développée et appliquée aux résultats des simulations numériques écologiques du Léman.

La synthèse bibliographique présentée au chapitre 2 porte sur le fonctionnement des écosystèmes lacustres, les enjeux et les verrous scientifiques actuels en lien avec l'approche de modélisation et l'évaluation de l'état écologique de ces systèmes réalisée dans le cadre de la DCE. Le chapitre 3 présente le matériel et méthodes. Il aborde successivement la présentation des deux plans d'eau étudiés, le lac de Créteil et le Léman, les données acquises, le logiciel Delft3D utilisé pour réaliser les simulations hydrodynamiques et écologiques et la méthode développée pour évaluer les incertitudes de l'évaluation d'un statut écologique et la représentativité d'un point de prélèvement. Trois chapitres de résultats et discussion viennent ensuite : la caractérisation du fonctionnement physique du lac de Créteil basée sur l'analyse des mesures acquises et la modélisation 3D (chapitre 4), la modélisation hydrodynamique 3D du Léman et l'utilisation du modèle développé pour

expliquer des hétérogénéités spatiales de concentration en chlorophylle-a observées par satellite à la surface du lac (chapitre 5) et la modélisation écologique 3D du Léman et l'évaluation de la variabilité spatio-temporelle de son état écologique et de la représentativité de son point de prélèvement (chapitre 6). Une synthèse des principaux résultats et des perspectives de cette thèse sont enfin présentés en conclusion.

Chapitre 2

Synthèse bibliographique

Cette synthèse bibliographique porte sur le fonctionnement des écosystèmes lacustres, les enjeux et les verrous scientifiques actuels en lien avec l'approche de modélisation et l'évaluation de l'état écologique de ces systèmes réalisée dans le cadre de la Directive cadre européenne sur l'eau (DCE). Elle fait apparaître les limites de cette évaluation et présente ce que la modélisation mathématique tridimensionnelle (3D) permet d'espérer quant à la compréhension du fonctionnement des lacs et l'amélioration de l'estimation de leur état écologique.

Le fonctionnement d'un plan d'eau est présenté dans la section 2.1, en insistant sur l'interaction entre les processus physiques et le développement algal. Des définitions utiles à cette section sont présentées en annexe A. L'approche de modélisation hydrodynamique et biologique 3D est présentée dans la section 2.2. L'évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau est présentée dans la section 2.3. Une synthèse de cet état de l'art et un rappel des objectifs de cette thèse sont enfin rappelés à la fin de ce chapitre.

2.1 Fonctionnement d'un écosystème lacustre

2.1.1 Processus physiques à la surface d'un plan d'eau

Entraînement de l'eau à la surface par le vent

L'action du vent à la surface d'un plan d'eau entraîne l'eau par frottement. La force de frottement qu'exerce le vent à la surface de l'eau s'exprime généralement en fonction de la masse volumique de l'air, de la vitesse du vent et d'un coefficient de traînée aérodynamique (Wuest and Lorke, 2003). Ce dernier dépend de l'état de surface du plan d'eau. Plus elle est lisse, moins l'action du vent est efficace. A l'inverse, plus la surface du plan d'eau est rugueuse, plus l'action du vent à la surface est efficace. La rugosité de la surface d'un plan d'eau est liée à la présence de vagues.

Pour des vitesses de vent supérieures à 5 m s^{-1} , des mesures montrent que la valeur du coefficient de traînée aérodynamique augmente avec la vitesse du vent (Smith and Banke, 1975). Cela s'explique par le fait que plus la vitesse du vent est élevée, plus les vagues sont grandes et donc plus la rugosité de la surface du plan d'eau est élevée et

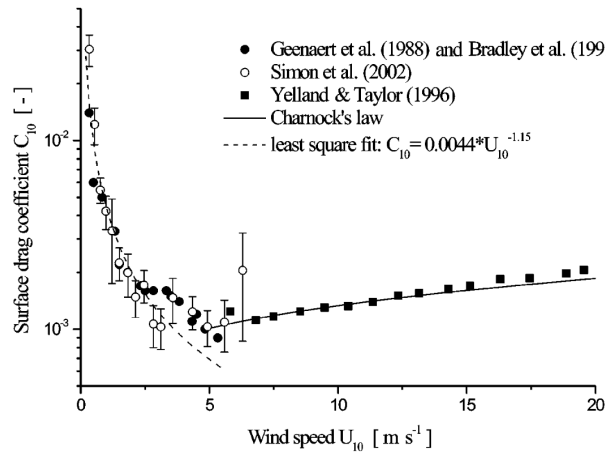


FIGURE 2.1 : Coefficient de traînée aérodynamique fonction de la vitesse du vent d'après Wuest and Lorke (2003)

permet au vent d'être efficace.

Plusieurs études se sont intéressées à l'évolution de la valeur de ce coefficient pour des faibles vitesses de vent, typiquement inférieures à $4 m s^{-1}$ (figure 2.1). Ces études montrent que ce coefficient augmente quand la vitesse du vent diminue (Geernaert, 1988; Bradley et al., 1991). Cette augmentation s'expliquerait par la présence de vagues capillaires quand la vitesse du vent est très faibles, un léger vent ferait que la surface du lac serait plus lisse.

La distance que parcourt le vent à la surface du plan d'eau, appelé fetch, est aussi un paramètre important qui influence l'entraînement de l'eau, appelé fetch. Plus cette longueur est grande, plus les vagues ont le temps de grandir (Smith et al., 1992).

Réflexion du rayonnement solaire et du rayonnement atmosphérique

Les rayonnements solaire et atmosphérique incidents (annexe A) sont réfléchis à la surface d'un plan d'eau (figure 2.2). L'albédo désigne la fraction du rayonnement incident qui est réfléchi à la surface du plan d'eau. Les valeurs d'albédo des ondes courtes du rayonnement solaire sont différentes de celles des ondes longues qui composent le rayonnement atmosphérique. Concernant les ondes courtes, l'albédo dépend de la hauteur du soleil et de l'état de la surface du plan d'eau (Payne, 1972).

Le rayonnement solaire incident moins celui qui est réfléchi représente le rayonnement solaire net qui pénètre dans l'eau. Si la transparence de l'eau n'est pas le même en plusieurs endroits du lac, alors la pénétration du rayonnement solaire net dans la colonne d'eau peut être aussi différente. De la même façon, le rayonnement atmosphérique incident moins celui qui est réfléchi représente le rayonnement atmosphérique net qui entre dans l'eau.

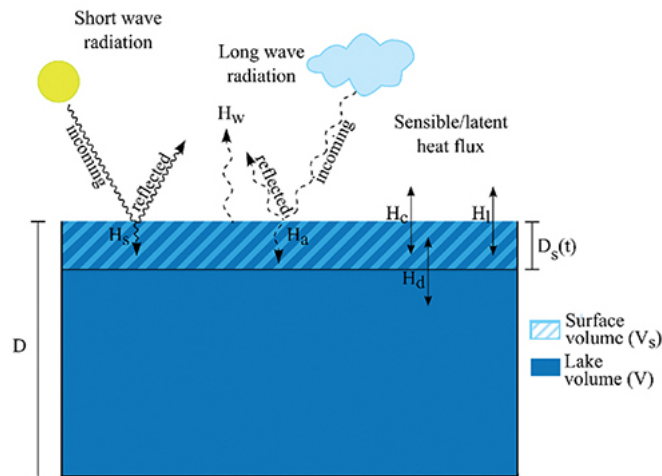


FIGURE 2.2 : Rayonnements thermiques rencontrés à la surface d'un plan d'eau d'après Piccolroaz (2016)

Echange de chaleur par convection

Un autre échange de chaleur se produit à la surface d'un plan d'eau. Cet échange qualifié de flux de chaleur sensible dépend de la masse volumique de l'air, de la capacité calorifique de l'air et de la différence entre la température de l'air juste au-dessus du plan d'eau et la température de l'eau à la surface. Si la température de l'air est supérieure à celle de l'eau, alors il y a un transfert de chaleur de l'air vers l'eau. Au contraire, si la température de l'air est inférieure à celle de l'eau, il y a un transfert de chaleur de l'eau vers l'air.

Lorsque le transfert de chaleur se fait de l'atmosphère au plan d'eau, la couche d'air juste au-dessus du lac se refroidit et la colonne d'air est stable parce que l'air froid est plus lourd que l'air chaud. A l'inverse, lorsque de la chaleur circule du plan d'eau vers l'atmosphère, la couche d'air situé juste au-dessus du plan d'eau se réchauffe ce qui déstabilise la colonne d'air. Par un processus de convection naturelle, l'échange de chaleur est ainsi accéléré entre l'atmosphère et le plan d'eau.

Evaporation

Le processus d'évaporation crée un échange de masse et de chaleur du plan d'eau vers l'atmosphère. Cet échange de chaleur dépend de la masse volumique de l'air, de la chaleur latente de vaporisation, de la vitesse du vent et de l'humidité de l'air au-dessus du plan d'eau.

Hydrologie

Les différents types d'apports en eau aux lacs sont présentés sur la figure 2.3. Les précipitations directes correspondent à la pluie qui tombe directement sur le lac.

Une partie des précipitations qui tombent sur le bassin versant d'un plan d'eau est captée par les réseaux unitaires et/ou séparatifs qui collectent les eaux usées et les eaux pluviales, ainsi que par les cours d'eau. Ces canalisations et ces rivières peuvent se déverser dans les plans d'eau (Meybeck, 1995b). La température de ces apports dépend de la période de l'année et du type d'affluent. Elle peut être supérieure ou inférieure à la température de surface des plans d'eau. D'après la dépendance de la masse volumique de l'eau avec la température de l'eau, ces apports peuvent être plus ou moins léger que l'eau de surface des plans d'eau et par conséquent s'introduire à la surface ou en profondeur (annexe A). Par exemple en été, un déversoir d'orage connecté à un plan d'eau en milieu urbain introduit de l'eau en surface car l'eau a le temps de se réchauffer en contact avec les surface urbaines pendant le ruissellement. A l'inverse, la température de l'eau des fleuves qui se déversent dans des grands lacs naturels est généralement plus froide que la température de l'eau à la surface du plan d'eau. Par conséquent, l'eau plonge (Halder et al., 2013). Ce processus a des conséquences importantes sur la répartition verticale de la chaleur et des nutriments dans les plans d'eau.

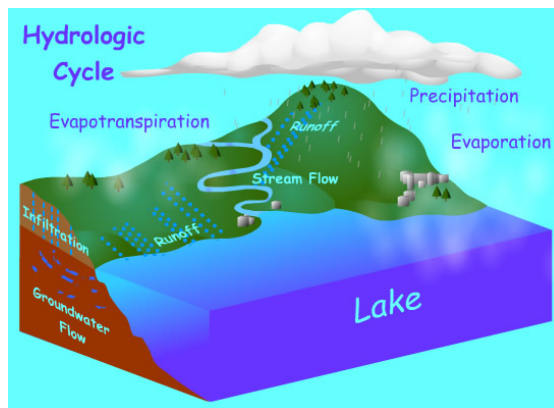


FIGURE 2.3 : Cycle de l'eau d'après l'Université technologique du Michigan aux Etats-Unis (<http://techalive.mtu.edu>)

2.1.2 Processus physiques dans la masse d'eau

Hydrodynamique

L'écoulement d'un fluide peut se faire de façon laminaire ou turbulente (Chassaing, 2000). En régime laminaire, l'écoulement est plus ou moins parallèle. L'ensemble de l'eau s'écoule dans la même direction. Mais les grandes dimensions d'un plan d'eau et la variabilité de ses forçages météorologiques et hydrologiques font que ce type d'écoulement est en pratique rarement rencontré dans les lacs.

La plupart du temps, l'écoulement est turbulent dans un plan d'eau. L'action du vent à la surface présentée dans la sous-section 2.1.1 engendre un profil de vitesse logarithmique dans la couche supérieure de la colonne d'eau et crée des gradients verticaux de vitesse horizontale. Couplé à une géométrie complexe, cet écoulement peut aussi présenter des gradients horizontaux de vitesse horizontale. Ces gradients génèrent du cisaillement qui crée du mélange dans les trois dimensions caractéristique d'un écoulement turbulent (Lesieur, 1994).

Stratification thermique

Le rayonnement solaire incident net à courtes longueurs d'ondes pénètre dans un plan d'eau et réchauffe par conséquent la colonne d'eau (Lemmin, 1995). Comme l'intensité de ce rayonnement décroît de façon exponentielle selon la loi de Beer-Lambert de la surface au fond du lac, il réchauffe plus le haut de la colonne d'eau. Si la température du plan d'eau est supérieure à 4 °C, alors ce réchauffement stabilise la colonne d'eau car plus l'eau est chaude, plus sa masse volumique est faible (annexe A).

En régime turbulent, les cisaillements créés par les gradients de vitesse dans le haut de la colonne d'eau engendrent du mélange qui a tendance à homogénéiser la température de l'eau. Le profil vertical de la température de l'eau n'est donc pas exponentiel comme celui de l'intensité lumineuse, mais il ressemble plutôt à une marche d'escalier. La couche du haut en contact avec l'air où la température varie peu s'appelle l'épilimnion, celle où la température varie rapidement avec la profondeur s'appelle le métalimnion, ou la thermocline, et la couche du bas qui présente comme l'épilimnion de faibles variations de température s'appelle l'hypolimnion (figure 2.4). De plus, un refroidissement de la surface du plan d'eau engendre une instabilité qui est compensée par une convection qui a aussi tendance à homogénéiser la couche de surface.

Dans les plans d'eau profonds, l'action du vent et la variation de la température de l'air ne peuvent pas détruire la stratification qui s'établit pendant une grande partie de la saison chaude (Boehrer and Schultze, 2008). Ces lacs sont dits monomictiques, s'ils se mélangent complètement une fois par an à la fin de la période de brassage hivernale, ou dimictique, s'ils se mélangent deux fois par an, une fois à la fin de la période de stratification estivale et une deuxième fois à la fin de la période de brassage hivernal. Dans les plans d'eau peu profonds, plusieurs brassages complets de la colonne d'eau peuvent se produire pendant la période estivale. Plusieurs épisodes de stratification thermique se produisent tout le long de l'année. Ces plans d'eau sont dits polymictiques.

Dans le contexte du réchauffement climatique, des études suggèrent que des lacs polymictiques pourraient devenir dimictiques. Avec l'augmentation de la température de l'air, la température de l'eau à la surface des plans d'eau augmenterait plus rapidement que la température du fond et cela renforcerait donc la stratification thermique qui serait plus résistante à l'action du vent et au refroidissement par convection thermique (Lenters, 2015). Une autre raison viendrait de l'intensification des efflorescences algales et de sa répercussion sur la thermique des lacs (Shatwell et al., 2016). La profondeur maximale et la superficie d'un plan d'eau déterminent aussi si celui-ci peut présenter une stratification thermique (Gorham and Boyce, 1989). Une profondeur maximale élevée et une

superficie limitées favorise le développement d'une stratification thermique. La profondeur de la thermocline dépend principalement de la superficie du lac. Plus la superficie du plan d'eau est faible, plus la thermocline est proche de la surface, et inversement. La stratification thermique impose au phytoplancton de rester à une certaine profondeur suffisamment longtemps pour s'adapter à l'intensité lumineuse ambiante (Tilzer and Goldman, 1978). Cette stratification thermique limite ainsi les échanges entre l'épilimnion et l'hypolimnion, elle joue un rôle important dans le développement algal et dans la plupart des processus biogéochimiques.

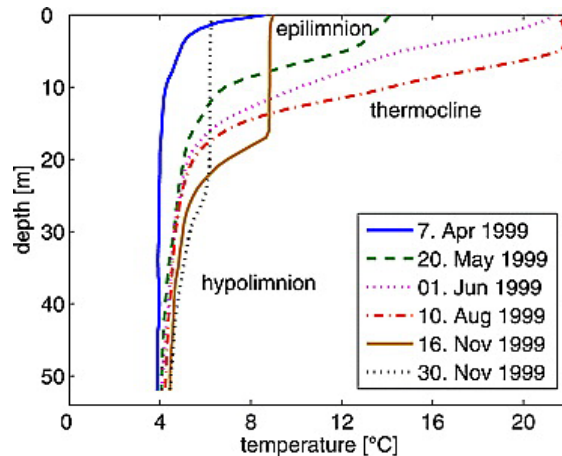


FIGURE 2.4 : Profils de température de l'eau mesurés pendant une période de stratification thermique Boehrer and Schultze (2008)

Ondes internes

Un bref épisode de vent à la surface d'un plan d'eau, s'il est suffisamment intense, peut générer un enfoncement de la thermocline dans la région du lac située sous le vent, du côté opposé à celui où souffle le vent. Ce phénomène est représenté sur la figure 2.5. Cet enfoncement déstabilise la masse d'eau et une onde se propage à l'ensemble du plan d'eau créant ainsi un déplacement vertical périodique de la thermocline.

Si l'épisode de vent est plus intense et plus long, alors l'enfoncement de la thermocline dans la région sous le vent devient une inclinaison plus importante de la thermocline sous forme de pente (Mortimer, 1952). Ce phénomène est représenté sur la figure 2.6. La masse d'eau reste stable tant que l'action du vent la maintient dans cette position. Mais dès que le vent s'arrête, la structure du plan d'eau n'est pas stable et revient naturellement vers son état d'équilibre qui correspond à la thermocline horizontale. La masse d'eau entre donc en mouvement pour retrouver cet équilibre et se caractérise par une onde stationnaire.

Ces deux types d'ondes créent des courants, des mouvements verticaux périodiques de la thermocline et donc des hétérogénéités horizontales à la surface du lac. Elles ont de nombreuses conséquences sur le fonctionnement d'un plan d'eau. Elles génèrent du

mélange à la thermocline (Preusse et al., 2010). Les ondes internes créent un cisaillement qui peut entraîner des instabilités de Kelvin-Helmholtz présentées sur la figure 2.7 et qui sont responsables d'un mélange supplémentaire (Preusse et al., 2010). Les ondes internes se réfléchissent aussi sur les parois et il existe des interactions entre les ondes à l'échelle du bassin avec la bathymétrie (Valerio et al., 2012).

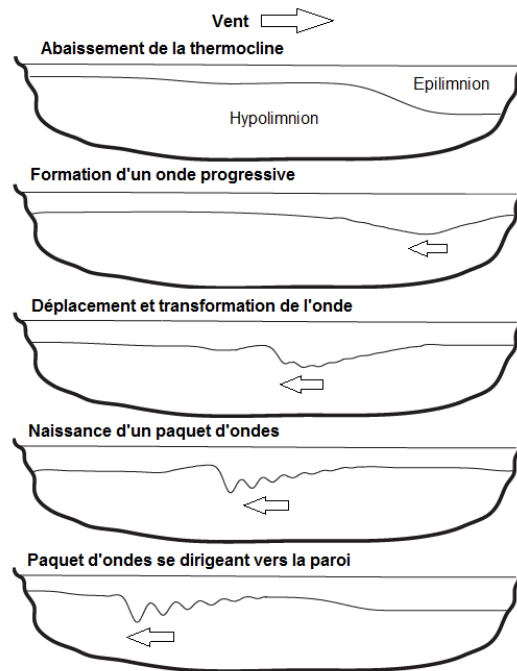


FIGURE 2.5 : Schéma d'une onde interne progressive d'après le site Internet du Programme volontaire des lacs du Missouri (<http://www.lmvp.org/Waterline/spring2004/seiche.htm>)

Remontée et plongée d'eau

En fonction de l'intensité de la stratification thermique, de la géométrie d'un plan d'eau et de la direction et de la vitesse du vent, l'action du vent à la surface du lac crée un déplacement vertical plus ou moins important de la thermocline. Si l'action du vent dépasse une certaine intensité, alors de l'eau en profondeur peut remonter à la surface du plan d'eau. Ce seuil peut être quantifié par le nombre de Wedderburn (Shintani et al., 2010). Une remontée d'eau est dite partielle ou complète si de l'eau originalement située respectivement à une profondeur intermédiaire ou au fond du lac remonte jusqu'à la surface. Une remontée peut se mesurer par son intensité et sa durée (Poeschke et al., 2015), son intensité pouvant par exemple se mesurer par le gradient horizontal de température de l'eau à la surface du plan d'eau que la remontée d'eau génère.

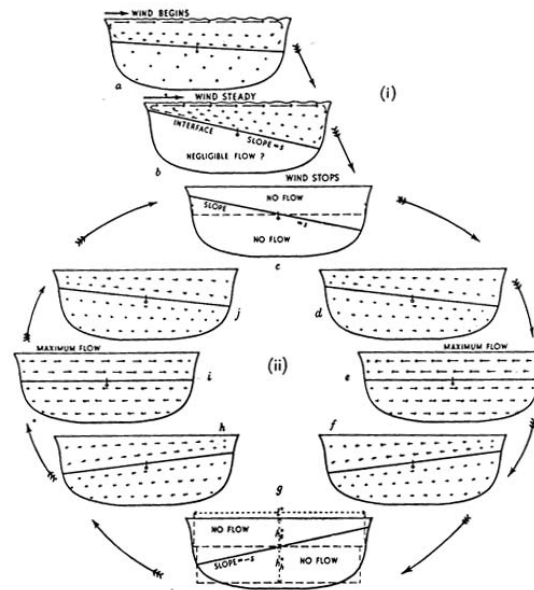


FIGURE 2.6 : Schéma d'une onde interne stationnaire d'après Mortimer (1952)

Des remontées d'eau ont été observées à plusieurs endroits dans des plans d'eau. Certaines ont été mesurées en plein milieu de structures tourbillonnaires divergentes caractérisées par des tourbillons cycloniques (qui tourne dans le sens antihoraire) dans l'hémisphère nord et anticycloniques (qui tourne dans le sens horaire) dans l'hémisphère sud (Troitskaya et al., 2015). D'autres ont aussi été localisées sur les berges d'un plan d'eau (Plattner et al., 2006; Shimaraev et al., 2012). Les courants générés par des vents parallèles aux berges sont déviés, par l'effet de la rotation de la terre et la force de Coriolis, vers la droite dans l'hémisphère nord et vers la gauche dans l'autre hémisphère. Dans le cas des plans d'eau allongés, des remontées d'eau ont encore été mesurés dans les toutes les parties du lac incluant les berges et la zone pélagique (Effler et al., 2004).

Les remontées d'eau génèrent des gradients horizontaux de température de l'eau de plusieurs degrés Celsius à la surface du plan d'eau (Effler et al., 2004). Ce front se propageant à la surface du plan d'eau à une vitesse de plusieurs cm s^{-1} . Dans certains cas, elles peuvent aussi se manifester par des concentrations en oxygène dissous proches de zéro à la surface (Effler et al., 2004). Les remontées d'eau créent du mélange vertical dans le métalimnion et diminuent l'intensité de la stratification thermique (Schladow et al., 2004). Elles favorisent par conséquent un flux de nutriments de l'hypolimnion vers l'épilimnion qui impactent la dynamique du phytoplancton (Corman et al., 2010). En fonction de la clarté de l'eau qui est remontée à la surface, une remontée d'eau peut rendre aussi l'eau de surface plus ou moins transparente (Steissberg et al., 2005). Certaines études suggèrent enfin que les remontées d'eau ont aussi un impact sur les échanges de gaz entre le plan d'eau et l'air, particulièrement le méthane qui est produit en profondeur (Poeschke et al., 2015).

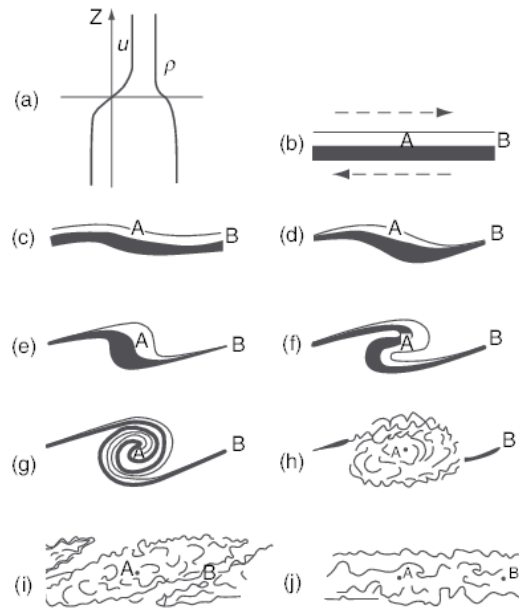


FIGURE 2.7 : Schéma de l'instabilité de Kelvin-Helmholtz d'après Mortimer (1952)

2.1.3 Processus physiques au niveau des parois et au fond d'un plan d'eau

Apports par la nappe

Une partie des précipitations qui tombent sur le bassin versant d'un plan d'eau s'infiltrer dans le sol et alimente la nappe d'eau souterraine. Un plan d'eau pouvant être connecté à une nappe, il peut donc être aussi alimenté par celle-ci.

Transfert de chaleur indirect entre l'épilimnion et l'hypolimnion

En période de stratification thermique, les ondes internes transfèrent de la chaleur depuis l'épilimnion vers l'hypolimnion dans les zones littorales suffisamment profondes. Ce transfert se réalise de façon indirectement via les échanges de chaleurs avec les parois du lac (Nishri et al., 2015). Pendant une partie de la période d'une onde interne, l'épilimnion est relativement bas dans la colonne d'eau et est en contact avec le sédiment qu'il réchauffe. Pendant le reste du cycle de l'onde, l'hypolimnion s'élève au niveau du sédiment réchauffé précédemment par l'épilimnion et un transfert de chaleur se produit à ce moment entre le sédiment et l'eau relativement froide de l'hypolimnion. Ce qui a pour conséquent de réchauffer l'hypolimnion. La contribution de ce mécanisme est significative et complémentaire à celle du rayonnement direction et au transfert de chaleur vertical dans la colonne d'eau généré par la turbulence.

2.1.4 Développement algal

Le développement algal nécessite à la fois de l'énergie provenant du rayonnement solaire et de nutriments sous forme de matière inorganique dissoute, l'un et l'autre pouvant limiter le développement de toutes espèces phytoplanctoniques (Capblancq, 1995).

La physiologie des différentes espèces de phytoplancton montre qu'elles n'ont pas toutes les mêmes besoin en terme de lumière et de nutriment. Sous des conditions d'intensité lumineuse et de concentration en nutriments données, certaines espèces vont être avantager par rapport à d'autres. Il existe donc une compétition entre les différentes espèces (Los, 2009). Par exemple, certaines espèces qui se développent mieux dans les couches superficielles sous des intensités lumineuses relativement élevée capte en premier le rayonnement solaire et fait par conséquent de l'ombre au phytoplancton situé en-dessous.

Il existe trois formes principales de nutriments qu'utilisent le phytoplancton pour se développer, l'azote, le phosphore et la silice qui est seulement utilisées par les diatomées pour construire leur squelette. Le carbone est aussi un élément essentiel à la production primaire et on considère généralement qu'il n'est pas limitant car il est abondant dans le milieu naturel. La température de l'eau influence aussi le développement algal, chaque espèce phytoplanctonique présentant généralement une température optimale à laquelle son développement est maximum. Au niveau supérieur dans le réseaux trophique, le zooplancton limite aussi le développement algal par prédation. Là encore, il existe différents espèce de zooplancton qui privilégie le broutage de certaines espèces phytoplanctoniques par rapport à d'autres. Si les conditions environnementales sont hétérogènes, alors le développement algal peut donc théoriquement l'être aussi.

2.1.5 Interaction entre les processus physiques et le développement algal

Les interactions entre les processus physiques présentés et le développement algal se manifestent par la création d'hétérogénéités concernant les trois principaux facteurs influençant le développement algal, la température de l'eau, l'intensité lumineuse dans la colonne d'eau et les concentrations en nutriments, ces hétérogénéités générant à leur tour un développement algal hétérogène.

La stratification thermique agit comme une barrière qui sépare les couches superficielles et plus profondes. Le modèle conceptuel du groupe de travail "Phytoplankton Ecology Group" affirme que le démarrage du développement algal au printemps dans les grands lacs est lié à l'apparition de la stratification thermique (Sommer et al., 1986, 2012). Plus précisément, c'est le rapport entre l'épaisseur de la couche de surface de mélange et celle de la zone euphotique qui est déterminant. Ce modèle conceptuel ne s'applique pas aux petits plans d'eau peu profonds où la lumière joue aussi probablement un rôle important.

Dans les grands lacs avant que la stratification ne s'établisse, le phytoplancton peut être transporté entre la surface et les couches profondes où l'intensité lumineuse est trop faible pour qu'il se développe. A partir du moment où la stratification débute, le

phytoplancton présent dans les couches de surface est bloqué et l'intensité lumineuse qu'il reçoit permet son développement. Mais la stratification thermique peut ne pas démarrer au même moment en différents endroits d'un plan d'eau car des zones peuvent être plus ou moins exposées au vent ou plus ou moins à l'ombre (relief montagneux, bâtiments en zone urbaine), la stratification thermique ayant plus de facilité à démarrer là où le vent est faible et où l'ensoleillement est élevé. Ces hétérogénéités dans l'établissement de la stratification thermique peuvent à leur tour générer des hétérogénéités dans le développement algal.

Les ondes internes déplacent aussi le phytoplancton verticalement, le transportant alternativement dans des couches où l'intensité lumineuse est plus ou moins élevée. L'amplitude et la fréquence de ces ondes dictent le temps de séjour du phytoplancton dans ces zones différentes et par conséquent la quantité de lumière qu'il reçoit. Plus un plan d'eau est petit, plus cette période est petite, de l'ordre de l'heure, alors que plus le plan d'eau est grand, plus elle est élevée, pouvant atteindre plusieurs jours comme au Léman où elle vaut environ 3 jours (Filatov et al., 2012). Des études montrent que les ondes internes peuvent expliquer des variations de concentration en phytoplancton, comme celles de l'espèce *Planktothrix rubescens* au lac du Bourget en France (Cuypers et al., 2011).

Les remontées d'eau comme leur nom l'indique apportent de l'eau située originellement en profondeur à la surface. Elles sont accompagnées de descentes d'eau qui, à l'inverse, emporte de l'eau de surface en profondeur. En présence de phytoplancton en profondeur comme c'est le cas dans certains lacs en cours de réoligotrophisation (Leach et al., 2017), une remontée d'eau peut faire parvenir du phytoplancton proche de la surface dans une zone plus éclairée, ce qui aura une influence sur son développement. Certaines remontées d'eau sont suivies d'un mélange horizontal et peuvent aussi enrichir les couches supérieures en nutriments.

Certains processus physiques génèrent des hétérogénéités susceptibles de favoriser ou, au contraire, de limiter le développement algal à certains endroits du lac générant ainsi des hétérogénéités dans le développement algal. Plusieurs études montre en effet des hétérogénéités de développement algal (Kiefer et al., 2015). Mais l'interprétation de ces hétérogénéités est délicate car on n'a pas forcément assez de données rapprochées dans le temps pour suivre les structures et accéder aux autres variables environnementales.

2.2 Modélisation

Des modèles hydrodynamiques et écologiques permettent de simuler le fonctionnement d'un plan d'eau en tenant compte des forçages météorologiques et hydrologiques à une échelle de temps et d'espace qui ne peuvent pas en pratique être appréhendés par des mesures.

2.2.1 Dimension des modèles

Ces modèles peuvent être classés en fonction de leurs dimensions spatiales (figure 2.8). Dans les modèles unidimensionnels verticaux (1D), les équations décrivent l'évolution

temporelle de la colonne d'eau. Ils sont capables de simuler par exemple la stratification thermique mais ne donnent pas accès aux hétérogénéités horizontales engendrés par les autres processus physiques, comme les ondes internes et les remontées d'eau. Les modèles bidimensionnels (2D) intégrés sur toute la profondeur de la colonne d'eau simulent l'évolution temporelle des hétérogénéités horizontales mais ne résolvent pas la dimension verticale. Ils ne donnent pas d'informations par exemple sur la stratification thermique. Seuls les modèles tridimensionnels (3D) permettent de simuler le fonctionnement d'un plan d'eau dans sa totalité. Ils permettent de simuler à la fois la stratification thermique, les ondes internes, les remontées et les plongées d'eau, et les principaux processus responsables d'hétérogénéités. L'inconvénient des modèles 3D est qu'ils nécessitent plus de temps de calcul. Mais les progrès en informatique réduisent cet inconvénient chaque année.

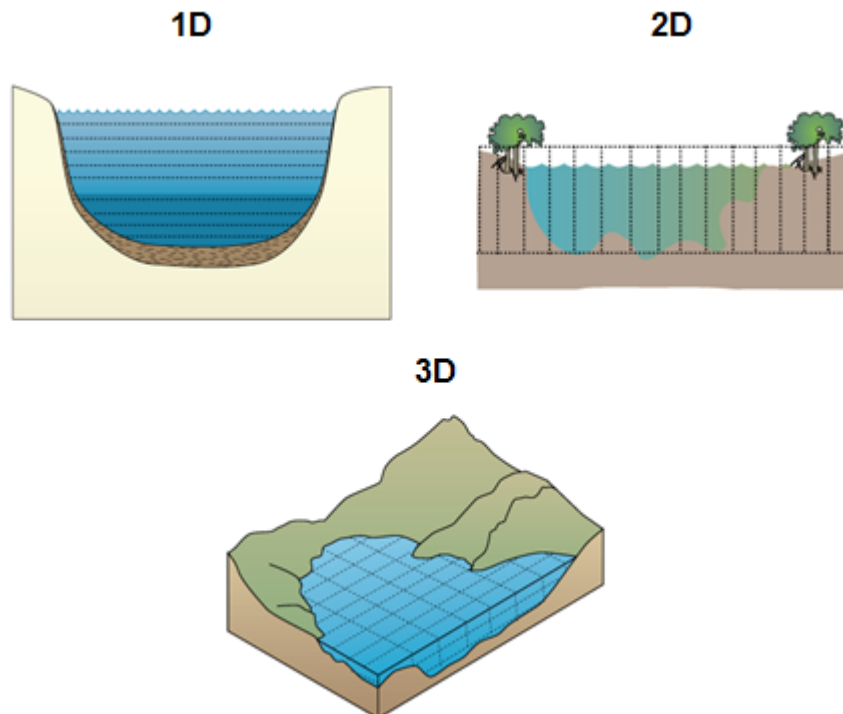


FIGURE 2.8 : Dimension des modèles hydrodynamiques et écologiques d'après le site Internet du GLEON (<http://cdi.gleon.org>)

2.2.2 Modèles tridimensionnels

Plusieurs modèles 3D ont été appliqués sur différents plans d'eau. D'après une recherche effectuée le 19 juin 2017 sur le moteur de recherche du service d'information

universitaire en ligne Web of Science, il y avait respectivement 25, 58 et 64 articles qui présentaient des applications des modèles Delft3D, EFDC et ELCOM sur des plans d'eau, ces articles représentant la moitié des études de modélisation 3D sur les lacs.

CWR-ELCOM (Centre for Water Research Estuary and Lake Computer Model) est un modèle 3D développé par le CWR en Australie (<http://www.ce.utexas.edu/prof/hodges/site2006/elcom.htm>). Il est payant et il n'est pas open source. Il est couplé au modèle écologique CAEDYM (Computational Aquatic Ecosystem Dynamics). Delft3D est un autre modèle 3D en référence à la ville de Delft au Pays-Bas où il est développé par Deltares (<https://oss.deltares.nl/web/delft3d>). Il est gratuit et open source. Il possède un module hydrodynamique et écologique. Son forum est dynamique et des rencontres entre ses utilisateurs sont organisés chaque année. EFDC (Environmental Fluid Dynamics Code) est un autre modèle 3D (<http://www.epa.gov/exposure-assessment-models/efdc>). Il est développé par l'Agence américaine de protection de l'environnement (EPA). Il est gratuit mais il n'est pas open source. Il est couplé au modèle écologique WASP (Water Quality Analysis Program). La majorité des travaux de modélisation 3D portent sur des grands lacs (Leon et al., 2011; Wahl and Peeters, 2014). Les petits plans de l'eau représentatifs de la majorité des lacs en France et dans le monde ont jusqu'à présent fait l'objet de peu de travaux de modélisation.

2.2.3 Données d'entrée

L'utilisation des modèles 3D nécessite plusieurs types de données d'entrée. Tout d'abord, le maillage de la surface d'un plan d'eau peut être créé en utilisant des mailles Cartésiennes ou curvilignes en fonction de la complexité de son contour. Dans la direction verticale, les deux méthodes de discrétisation spatiale du domaine généralement utilisées sont présentées figure 2.9. La méthode σ présente le même nombre de couches verticales en chaque point du domaine (Phillips, 1957). L'épaisseur de ces couches varie donc en fonction de la profondeur totale. Cette approche est bien adaptée au milieu côtier où la profondeur varie progressivement. Une autre approche, appelée méthode Z, utilise des couches verticales de même épaisseur suivant l'horizontale et pouvant varier suivant la verticale (Deltares, 2014b). Cette méthode est plus adaptée aux lacs où la bathymétrie varie brutalement en zone littorale. Mais cette approche a l'inconvénient de présenter un fond en marches d'escalier qui introduit des erreurs dans le calcul de l'écoulement au fond du lac (Platzek et al., 2014).

Les forçages météorologiques et les apports par les rivières sont aussi indispensables pour réaliser des simulations 3D. Les données météorologiques peuvent idéalement provenir d'un capteur multiparamètres qui enregistre les différentes variables au-dessus du plan d'eau. Ces données peuvent aussi provenir d'une autre station météorologique située proche du site d'étude. Autrement, ces données peuvent aussi être des résultats de simulations numériques atmosphériques. Cette dernière approche présente l'avantage de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale des forçages météorologiques à la surface des grands lacs, mais le fait que ces données soient simulées introduit une incertitude. A l'instar des données météorologiques, les apports par les rivières peuvent être mesurées ou simulées grâce à des modèles hydrologiques de bassins versants type SWMM (Storm

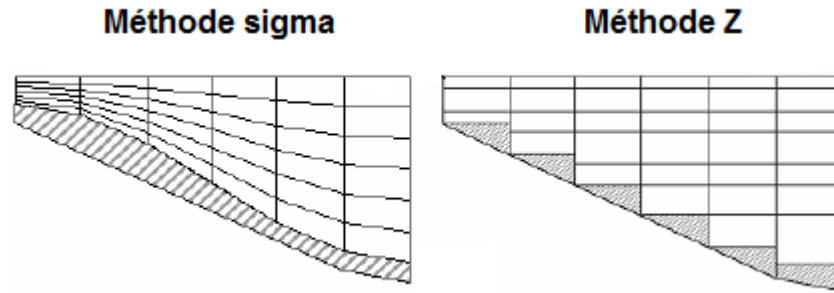


FIGURE 2.9 : Méthodes de discrétisation verticale d'un domaine de calcul, σ et Z , d'après Deltares (2014b)

Water Management Model).

2.2.4 Calage des modèles 3D

Les modèles 3D contiennent un certain nombre de paramètres qui définissent les processus physiques et écologiques. Certains doivent être considérés comme des paramètres de calage pour adapter le modèle à un plan d'eau en particulier. L'objectif de cette étape de calage consiste à reproduire au mieux des mesures *in situ* par la méthode essai-erreur. Le calage des modèles nécessite donc aussi des mesures *in situ* qui sont acquises lors de campagnes de mesure sur le lac ou bien par des traitements d'images satellitaires qui donnent des valeurs pour certaines variables à la surface des plans d'eau.

2.2.5 Méthodes numériques

Il existe trois façons de résoudre les équations aux dérivées partielles qui sont à la base des modèles 3D : la méthode des différences finies, celle des volumes finis et celle éléments finis. Généralement, la méthode des différences finies est la plus simple à mettre en œuvre pour chercher une solution approchée aux équations de la mécanique des fluides. Mais celle des volumes finis est aussi souvent utilisée car elle présente l'avantage d'assurer une solution conservative, tout flux entrant dans un volume donné étant égal au flux sortant du volume voisin.

2.2.6 Performances des modèles 3D

Les performances des modèles 3D à reproduire les observations sont variables d'un modèle à l'autre et d'un lac à l'autre. Différentes métriques peuvent aussi être utilisées pour quantifier la capacité d'un modèle à reproduire des observations, comme l'erreur moyenne, l'erreur absolue moyenne, le carré de la moyenne des erreurs, la racine carrée du précédent, le coefficient de détermination, etc.

Les modèles hydrodynamiques 3D présentent généralement de très bonnes performances, les différentes métriques calculées pour la température de l'eau étant très souvent très bons (Zhao et al., 2013; Missaghi and Hondzo, 2010; Jin et al., 2000, 2002; Jin and Ji, 2005).

Pour les modèles écologiques, la concentration en chlorophylle-a est généralement la variables qui reproduit le moins bien les mesures, suivie par les concentrations en nutriments (Arhonditsis and Brett, 2004). Les performances d'un modèle écologiques sont dites acceptables si la racine carrée du carré de la moyenne des erreurs en pourcentage est inférieure à 100% pour la concentration en chlorophylle-a et inférieure à 50% pour les concentrations en nutriments. Certains modèles présentent de très bonnes performances (Kacikoc and Beyhan, 2014; Li et al., 2015).

2.3 Surveillance de l'état écologique des plans d'eau

L'Europe impose à ses pays membres d'évaluer l'état écologique de leurs plans d'eau dans le but de protéger et restaurer la ressource en eau douce (UE, 2000).

2.3.1 Directive-cadre européenne sur l'eau

En France, l'évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau réalisée dans le cadre de la directive-cadre européenne sur l'eau (DCE) est une évaluation annuelle qui est réalisée une année sur un plan de gestion de six ans (MEEM, 2016a). Cinq classes d'état écologiques ont été définies : Très bon, bon, moyen, médiocre et mauvais. Des éléments de qualité biologiques, physico-chimiques et hydromorphologiques sont utilisés pour classer les plans d'eau en fonction de leur état écologique. Les rôles respectifs de ces éléments de qualité, ou sous-états, dans l'évaluation de l'état écologique, et par conséquent dans la classification des plans d'eau, sont présentés sur la figure 2.10.

Trois éléments de qualité biologique sont d'abord calculés : l'indice phytoplancton lacustre (IPLAC), l'indice biologique macrophytique en lac (IBML) et l'indice ichtyofaune lacustre (IIL) (MEEM, 2016a). L'IPLAC est basé sur l'abondance et la composition du phytoplancton, l'abondance étant basée sur la concentration en chlorophylle-a (Chla). Si l'état résultant de ces éléments de qualité biologique est suffisamment bon (états très bon ou bon), alors des éléments de qualité physico-chimique sont ensuite calculés. Au contraire, si l'état résultant des éléments de qualité biologique n'est pas suffisamment bon (états moyen, médiocre ou mauvais), alors les éléments de qualité physico-chimique ne sont pas calculés et l'état écologique correspond à l'état biologique. Le rôle des éléments de qualité physico-chimique est de confirmer l'état résultant des éléments de qualité biologique, ou au contraire de contredire cet état en le déclassant. Par exemple, si l'état correspondant aux éléments de qualité biologique est bon, alors il faut aussi que la qualité physico-chimique soit bonne pour que l'état écologique soit évalué bon. Les éléments de qualité physico-chimique sont entre autres basés sur quatre variables : la concentration en ammonium (NH_4), la concentration en nitrate (NO_3), la concentration en phosphore total (TP) et la profondeur de disque de Secchi (Zs).

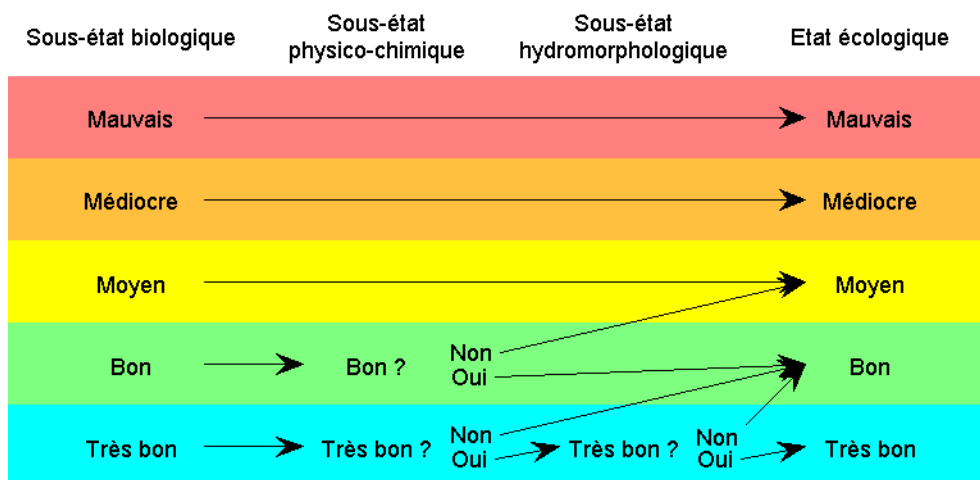


FIGURE 2.10 : Rôles respectifs des éléments de qualité biologique, physico-chimique et hydromorphologique dans la classification de l'état écologique, conformément aux termes de la DCE d'après MEEM (2016a)

Le protocole expérimental pour l'évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau prévoit un prélèvement intégré sur toute l'épaisseur de la zone euphotique quatre fois par an (MEEM, 2016a). Ces prélèvements ont lieu en un seul point du lac situé à l'aplomb du point le plus profond. La profondeur de disque de Secchi est utilisée pour estimer la profondeur correspondant à la base de la couche euphotique qui est supposée égale à 2.5 fois Z_s (Lemmin, 1995). La fenêtre temporelle dans laquelle le premier prélèvement de l'année est réalisé correspond à la fin de la période de brassage, entre mi-février et fin mars (FT1). Les trois autres fenêtres temporelles correspondent à la période de stratification thermique (FT2, FT3 et FT4). Elles s'étendent respectivement de mi-mai à fin juin, de juillet à août et de septembre à mi-octobre. Deux campagnes de mesure consécutives doivent être séparées d'au moins trois semaines.

L'élément de qualité biologique basé sur la concentration en chlorophylle-a est calculé par la valeur moyenne des trois concentrations mesurées dans les trois fenêtres temporelles FT2, FT3 et FT4. Les éléments de qualité physico-chimique basés sur les variables NH_4 et NO_3 sont calculés par les valeurs maximales des quatre concentrations mesurées dans les quatre fenêtres temporelles. L'élément de qualité physico-chimique basé sur la variable P_{tot} est calculé par la valeur médiane des quatre concentrations mesurées dans les quatre fenêtres temporelles. Enfin, l'élément de qualité physico-chimique basé sur la variable Z_s est calculé par la valeur médiane des quatre profondeurs mesurées dans les quatre fenêtres temporelles. L'état correspondant aux valeurs de ces éléments de qualité est déduit pour chaque variable en se référant aux valeurs seuils établies (De Bortoli and Argillier, 2008; Danis and Roubeix, 2014).

2.3.2 Incertitudes et variabilités

Des imprécisions dans la détermination de la profondeur de la zone euphotique à partir de la mesure de transparence par disque de Secchi peuvent se produire et conduire à des incertitudes dans l'estimation de la profondeur de la zone euphotique dans laquelle les prélèvements sont réalisés (Blanquet et al., 2011). Pour les variables physico-chimiques, la dérive des sondes multiparamètres peut aussi donner lieu à des imprécisions, ces sources d'incertitudes pouvant potentiellement au final conduire à une mauvaise classification des plans d'eau en fonction de leur état écologique.

Trois types de variabilité ont aussi été identifiés dans l'évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau : la variabilité intra-annuelle liée au choix des dates des quatre campagnes de mesure, la variabilité spatiale liée au choix du point d'échantillonnage et la variabilité interannuelle liée au choix de l'année de l'évaluation sur un plan de gestion de six ans (Soulignac et al., 2017a). La variabilité intra-annuelle liée au choix des dates des quatre campagnes de mesure a été mise en évidence sur les trois grands lacs alpins, le lac d'Annecy, le lac du Bourget et le Léman, pour lesquels plusieurs prélèvements au sein des fenêtres temporelles ont été réalisés. Ce qui permet de construire plusieurs combinaisons de dates pour donner un état écologique. Ce type de variabilité basée sur la variable Ptot pour le Léman est présentée sur la figure 2.11. Le choix des dates des quatre campagnes de mesure peut influencer la détermination de l'état écologique, particulièrement quand l'état est proche d'une valeur seuil qui définit la séparation entre deux états.

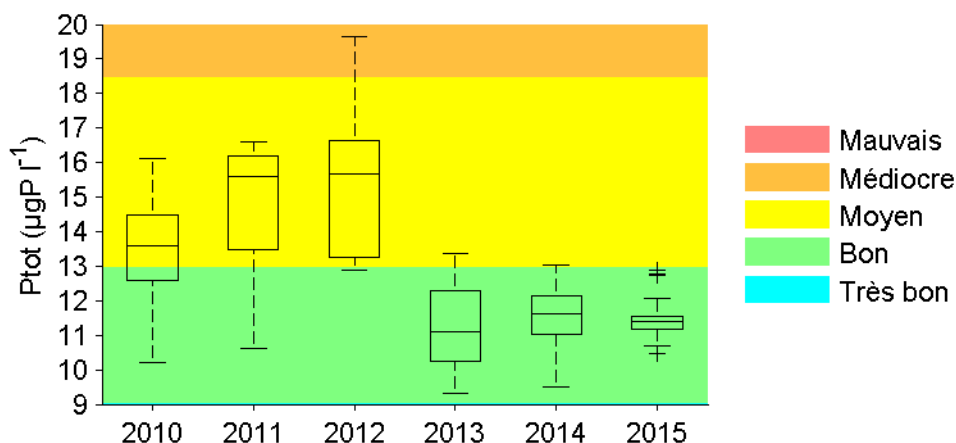


FIGURE 2.11 : Variabilité intra-annuelle du sous-état écologique basé sur la concentration en phosphore total (Ptot) du Léman liée au choix des dates des campagnes de mesure sur le plan de gestion 2010-2015 d'après Soulignac et al. (2017a)

La variabilité spatiale liée au choix du point d'échantillonnage a aussi été mise en évidence dans deux plans d'eau, la retenue de Villesrest et celle de Bimont, pour lesquels des prélèvements ont été réalisés à plusieurs stations. Dans les deux cas, la qualité est meilleure à l'aval de la retenue par rapport à l'amont. Ce type de variabilité basée sur la

profondeur de disque de Secchi pour la retenue de Bimont est présenté sur la figure 2.12. La station de prélèvement peut donc aussi influencer la détermination de l'état écologique.

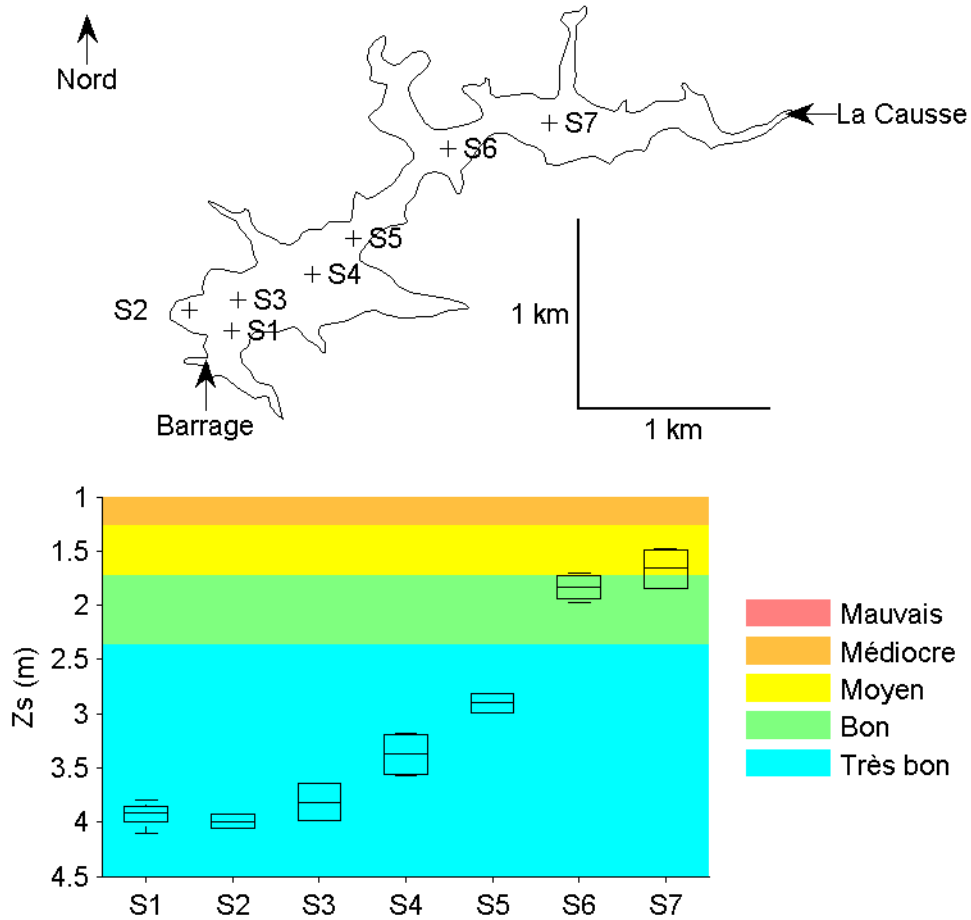


FIGURE 2.12 : Variabilité spatiale du sous état écologique basé sur la profondeur de disque de Secchi (Z_s) de la retenue de Bimont liée au choix du point d'échantillonnage en 2015 d'après (Soullignac et al., 2017a)

Enfin, la variabilité interannuelle liée au choix de l'année de l'évaluation sur un plan de gestion de six ans se caractérise par un changement d'état dans l'évaluation d'une année à l'autre. La variabilité interannuelle des plans d'eau DCE basée sur la concentration en chlorophylle-a et sur le plan de gestion 2004-2009 est présentée sur la figure 2.13. En fonction de l'année où l'état écologique d'un plan d'eau est évalué, il se peut que l'état diffère. Là encore, ces variabilités, intrinsèques aux plans d'eau, peuvent conduire à une mauvaise classification des plans d'eau en fonction de leur état écologique. Le risque étant au final de ne pas allouer correctement les ressources humaines et financières pour restaurer pleinement les plans d'eau qui ont le plus besoin.

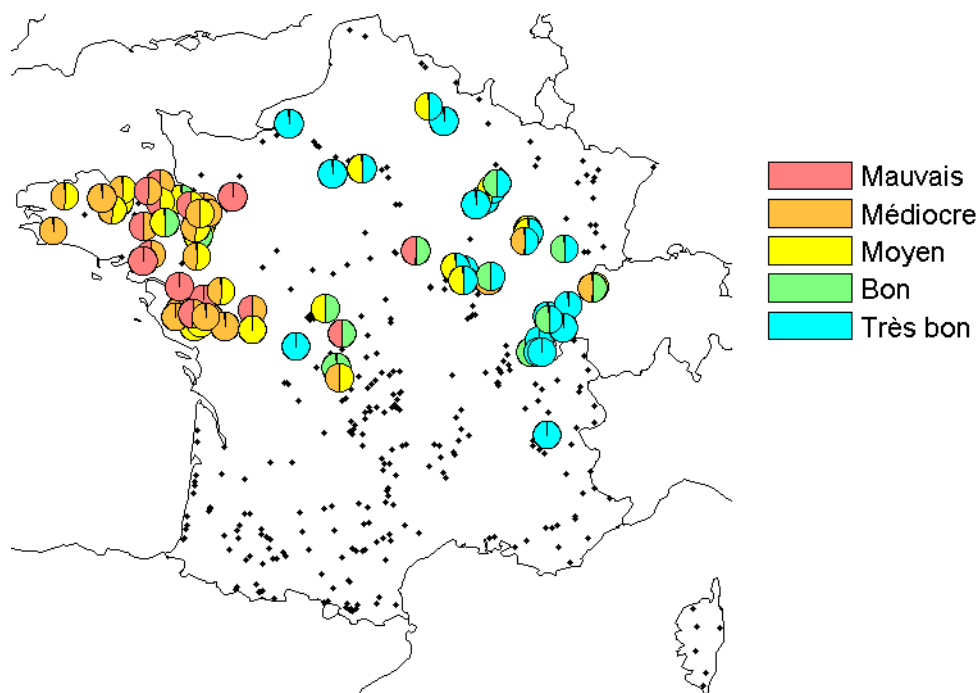


FIGURE 2.13 : Variabilité interannuelle du sous-état écologique basé sur la variable Chla des plans d'eau français suivis dans le cadre de la DCE et liée au choix de l'année de l'évaluation sur le plan de gestion 2010-2015 d'après Soullignac et al. (2017a)

2.3.3 Propositions d'amélioration

La plupart des recherches scientifiques en lien avec la DCE portent sur l'élaboration d'indicateurs qui servent à évaluer l'état écologique des plans d'eau (Padisak et al., 2006). Pour réduire ces incertitudes et cette variabilité afin de relativiser face aux variabilités qui existent dans l'évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau, de nouvelles techniques sont proposées, leur objectif étant principalement d'augmenter le nombre de points d'échantillonnage et la fréquence des prélèvements. Les mesures satellitaires permettent d'améliorer la résolution spatiale et temporelle (Bresciani et al., 2011). Mais cette approche renseigne seulement sur la surface et pas la profondeur de la masse d'eau. En complément de l'approche par satellite, la modélisation tridimensionnelle apparaît comme un outil intéressant puisqu'il donne accès aux variables biologiques et physico-chimiques dans les trois dimensions spatiales et dans le temps.

Peu de travaux ont combiné les jeux de données recueillis par les suivis de DCE et la modélisation 3D hydrodynamique et écologique. Des études utilisent un modèle unidirectionnel vertical pour estimer la réduction d'apport en nutriments nécessaire pour obtenir un bon état écologique dans le cadre de la DCE (Trolle et al., 2008) mais encore aucune n'a cherché à évaluer les incertitudes de l'évaluation de l'état écologique liées aux choix des dates des campagnes de mesure et de l'emplacement du point de prélèvement.

Cette synthèse bibliographique met en avant plusieurs points. D'abord, les plans d'eau français dont l'état écologique doit être évalué dans le cadre de la DCE sont en majorité relativement petits et peu profonds. Ensuite, les processus physiques et écologiques créent des hétérogénéités spatio-temporelles de plusieurs variables utilisés dans l'évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau, ces hétérogénéités pouvant entraîner une variabilité de l'évaluation d'un état écologique. Enfin, l'outil de modélisation tridimensionnelle (3D) permet de simuler le fonctionnement hydrodynamique et écologique d'un plan d'eau, donc de prévoir les hétérogénéités spatio-temporelles et donc aussi d'estimer cette variabilité de l'évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau induite par ces hétérogénéités.

Peu de travaux portent sur des plans de tailles relativement petites et peu profond, à la fois sur la caractérisation des hétérogénéités spatio-temporelles et la modélisation 3D. De plus, la modélisation 3D n'a pas encore été utilisée pour évaluer les incertitudes d'une estimation de l'état écologique d'un plan d'eau réalisée dans le cadre de la DCE.

A l'issue de cette synthèse bibliographique, les objectifs de cette thèse sont donc rappelés. Le premier objectif est d'évaluer les capacités d'un modèle 3D à reproduire le fonctionnement hydrodynamique d'un petit lac, le deuxième objectif est d'illustrer la manière dont la modélisation 3D contribue à la compréhension du fonctionnement d'un plan d'eau par l'interprétation d'hétérogénéités spatio-temporelles observées et, enfin, le troisième objectif est de montrer l'apport de la modélisation 3D dans l'évaluation des incertitudes de l'estimation de l'état d'un plan d'eau dans le cadre de la DCE.

Chapitre 3

Matériels et méthodes

Le premier site d'étude est le lac de Créteil, un petit plan d'eau urbain peu profond de 42 ha. Un dispositif expérimental unique y a été installé pour collecter des mesures dans le but de caractériser son fonctionnement physique et de créer le modèle hydrodynamique tridimensionnel (3D) (chapitre 4). Le deuxième site d'étude est un lac de grande taille, le Léman. La base de données très complète existant sur ce lac a été utilisée pour créer le modèle couplé hydrodynamique-écologie (chapitres 5 et 6).

Ce chapitre présente d'abord les deux plans d'eau étudiés (section 3.1). Les données sont ensuite présentées dans la section 3.2. Les modèles sont présentés dans la section 3.3. Les indicateurs de performances des modèles utilisés pour quantifier les écarts entre les mesures et les résultats des simulations numériques sont présentés dans la section 3.4. Les méthodes d'estimation de la variabilité d'une évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau et de représentativité d'un point de prélèvement sont présentées dans la section 3.5. L'application des méthodes de calcul de la variabilité de l'évaluation de l'état écologique et de la représentativité d'un point de prélèvement appliquées aux résultats des simulations écologiques du Léman est présentée au chapitre 6.

3.1 Sites d'études

L'emplacement et le contour des deux plans d'eau étudiés, le lac de Créteil et le Léman, sont présentés sur la figure 3.1. Leurs caractéristiques sont présentées dans le tableau 3.1.

3.1.1 Lac de Créteil

Le choix de ce site d'étude a été motivé par les nombreux travaux de recherche passés (Lacroix et al., 1989; Garnier and Benest, 1990; Garnier et al., 1992). Le lac de Créteil est un lac artificiel situé sur la commune du même nom (figures 3.1 et 3.2). Il ne fait pas partie des plans d'eau suivis dans le cadre de la DCE en France car sa superficie est inférieure à 50 ha. Cependant, il est représentatif des plans d'eau urbains et sa superficie de 42 ha est proche de la limite inférieure de la superficie des plans d'eau concernés

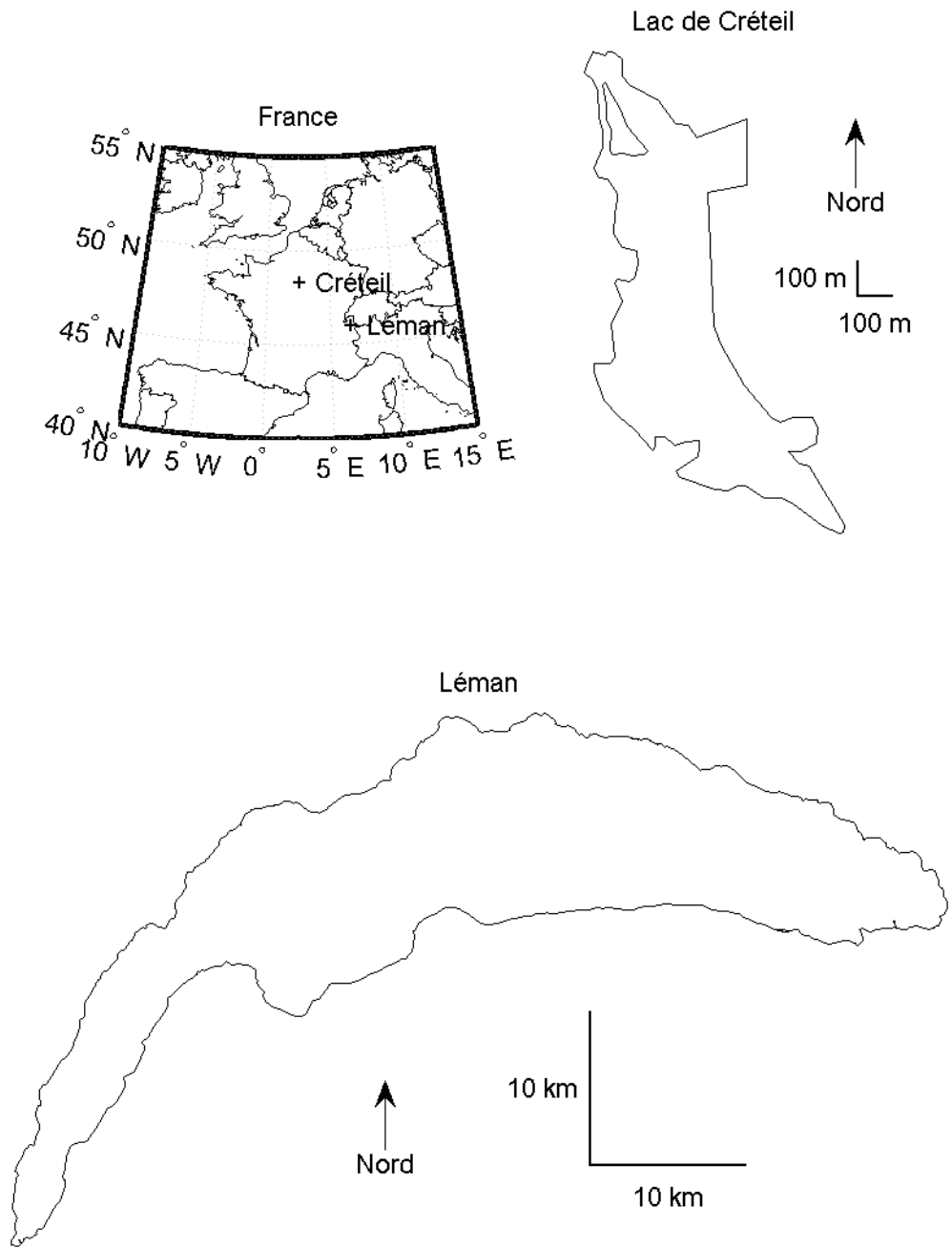


FIGURE 3.1 : Emplacement et contour des deux sites d'études, le lac de Créteil et le Léman

	Lac de Créteil	Léman
Latitude	48.8° Nord	46.5° Nord
Longitude	2.5° Est	6.5° Est
Altitude	30 m	372 m
Superficie	0.4 km ²	580.1 km ²
Périmètre	4 km	200 km
Longueur	1.5 km	72.3 km
Profondeur moyenne	4 m	153 m
Profondeur maximale	6 m	309 m
Volume	1.9 10 ⁶ m ³	89 10 ⁹ m ³
Temps de séjour	6 mois	11.6 ans

TABLE 3.1 : Caractéristiques du lac de Créteil et du Léman

par la DCE dont la majorité a une superficie comprise entre 50 et 100 ha. Ce type de plans d'eau, fréquents dans les régions urbaines ou péri-urbaines, devrait cependant faire l'objet d'une surveillance de type DCE car ils sont au cœur de nombreux enjeux, qualité de vie, îlot de fraîcheur, biodiversité, nage en eau libre, etc. Une meilleure connaissance de leur fonctionnement physique et écologique, associée à la modélisation 3D, pourrait permettre de définir un protocole de suivi adapté pour ces petits lacs.

Le lac de Créteil est polymictique. Ce plan d'eau est une ancienne carrière d'extraction de gypse et de graviers qui fut exploitée de 1940 à 1976. Cette carrière fut creusée dans les anciennes alluvions de la Seine et de la Marne et a atteint la nappe ce qui a conduit à la formation de mares profondes (Garnier, 1992). Cette carrière a été transformée en lac au milieu des années 1970 avec la création d'un parc de 62 ha sur le côté ouest du lac. Le lac est aussi entouré d'immeubles au nord (figure 3.2), à l'est et au sud-est. Il est alimenté par la nappe qui s'écoule de la Marne vers la Seine, par un déversoir d'orage qui collecte les précipitations d'une zone urbaine de 100 ha et par la pluviométrie directe. Son niveau est régulé par un seuil. De nombreuses activités de loisirs, la navigation et la pêche, y sont pratiquées. La baignade y est interdite mais elle pourrait y être pratiquée. Son eau est aussi utilisée pour arroser le parc à l'ouest et pour le nettoyage et les travaux de voirie de la ville de Créteil.

Les données du conseil général du val de Marne dans le secteur du lac de Créteil montrent que de part et d'autre du lac, le niveau de la nappe peut être situé au-dessus ou bien en dessous du niveau de la surface du lac. Le plan de situation des piézomètres est présenté sur la figure 3.3 et la comparaison entre le niveau de la nappe dans les piézomètres et celui de la surface du lac est présenté sur la figure 3.4. Il est donc probable qu'il y ait un écoulement de la nappe à travers le lac.

3.1.2 Léman

Le Léman est un grand lac naturel profond situé dans les Alpes à la frontière entre la France et la Suisse (figures 3.1 et 3.5). Ses caractéristiques sont présentées dans le tableau 3.1. Il est composé de deux bassins. Le grand bassin qui est le plus profond est



FIGURE 3.2 : Photographie du lac de Créteil prise par José Rodolfo scarati Martins

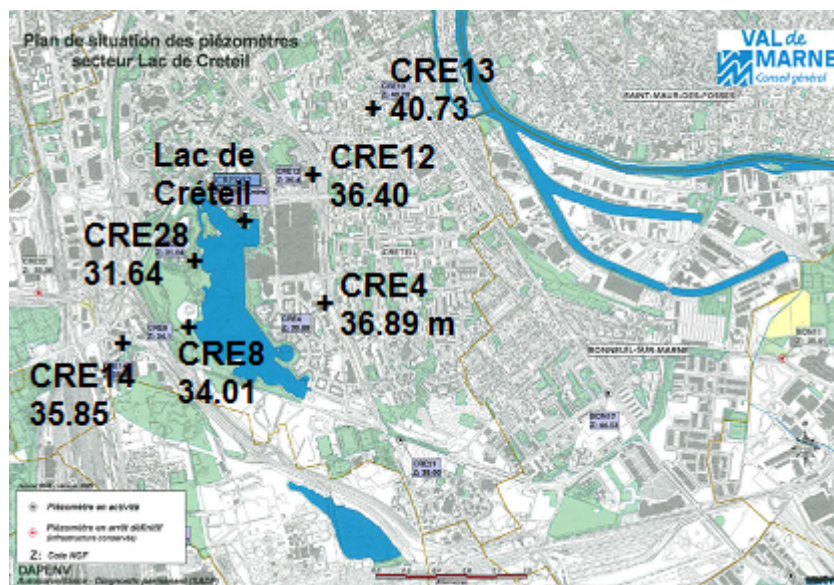


FIGURE 3.3 : Plan de situation des piézomètres dans le secteur du lac de Créteil d'après les données du conseil général du Val-de-Marne

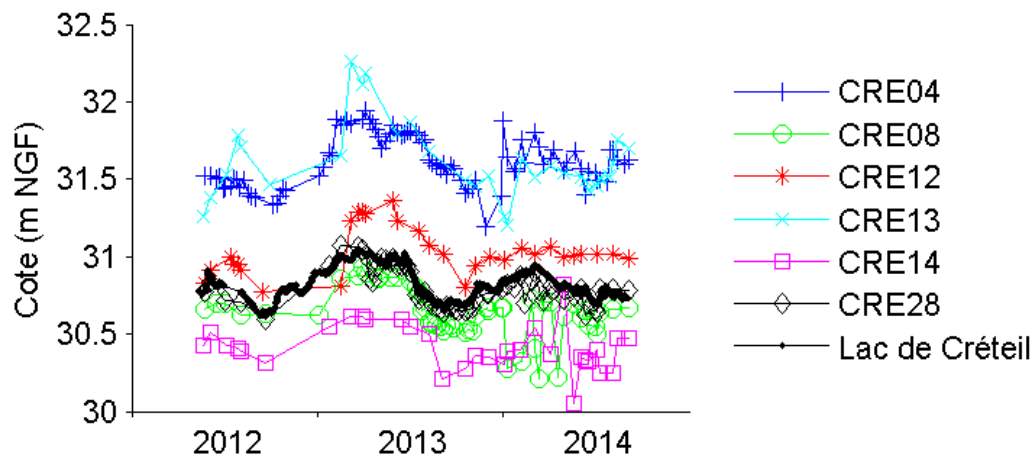


FIGURE 3.4 : Comparaison entre les niveaux d'eau du lac de Créteil et dans les piézomètres du secteur d'après les données du conseil général du Val-de-Marne

situé à l'est et le petit bassin est situé à l'ouest. Le Léman présente une stratification thermique pendant toute la période estivale, il ne gèle jamais et ne se mélange pas complètement chaque année (CIPEL, 2017a). Son principal affluent est le Rhône qui représente 84% des apports totaux en moyenne sur la période 1965-2016. Un programme de suivi de sa qualité sur le long terme démarré dans les années 1970 a révélé d'importants changements sur la concentration en phosphore. Le Léman fut eutrophe pendant plusieurs années et grâce à des mesures pour limiter les apports en phosphore provenant de son bassin versant dans les années 1970, les concentrations ont commencé à diminuer dans les années 1980. Aujourd'hui, le Léman est mésotrophe (Kaiblinger et al., 2009; Jacquet et al., 2014a).

3.2 Données

3.2.1 Lac de Créteil

Instruments de mesure

La station de mesure en continu qui a été installée au lac de Créteil et que nous appellerons par la suite "station lac" est une station LakeESP de Precision Measurement Engineering (PME) équipée d'un panneau solaire qui lui a permis d'être autonome toute l'année, d'une station météorologique, d'un capteur de rayonnement et d'une chaîne de capteurs. Les mesures acquises à haute fréquence toutes les 30 s étaient transmises par le réseau GSM sur un serveur de l'École nationale des ponts et chaussées. La station météorologique (Vaisala WXT520) mesure six variables : la vitesse et la direction du vent, la pression atmosphérique, la température de l'air, l'humidité relative et les précipitations



FIGURE 3.5 : Photographie du Léman d'après le site Internet du tourisme en France (<http://www.decouvrir-la-france.com>)

sous forme liquide. Le capteur de rayonnement net (Kipp and Zonen NR Lite2) mesure le rayonnement total net à la surface du lac. La station météorologique et le capteur de rayonnement étaient situés à 2 m au-dessus de la surface du lac. La chaîne de mesure était équipée de cinq capteurs de température de l'eau PME, de deux capteurs de fluorescence pour mesurer la concentration en chlorophylle-a Turner Design Cyclops-7 et d'un capteur de rayonnement photo-synthétiquement actif Li-Cor LI-192. Les cinq capteurs de température étaient positionnés à 0,5, 1,5, 2,5, 3,5 et 4,5 m de profondeur, les capteurs de concentration en chlorophylle-a à 1,5 et 2,5 m et le capteur de rayonnement photo-synthétiquement actif à 1,5 m de profondeur.

Deux chaînes de mesure ont aussi été déployées lors de campagnes spécifiques pour mesurer les hétérogénéités spatiales. Ces chaînes étaient identiques et composées chacune de deux capteurs de température NKE instrumentation SP2T10 et d'une sonde multiparamètres NKE instrumentation MP5 qui mesure la température de l'eau, la conductivité, la concentration en oxygène dissous et la concentration en chlorophylle-a par mesure de la fluorescence. Les deux capteurs de température étaient positionnés à 0.5 et 2.5 m de profondeur et la sonde multiparamètres était positionnée à 1.5 m de profondeur.

Un courantomètre-profileur à effet Doppler et haute résolution Nortek Aquadopp HRProfiler a été utilisé pour mesurer la vitesse des courants suivant un profil vertical.

Un disque de Secchi de diamètre 20 cm dont la partie supérieure est divisée en quatre secteurs égaux qui sont peints alternativement en noir et en blanc a été utilisé pour mesurer la profondeur de pénétration de la lumière dans l'eau.

Enfin, un échosondeur Humminbird 798ci HD SI Combo a été utilisé pour mesurer

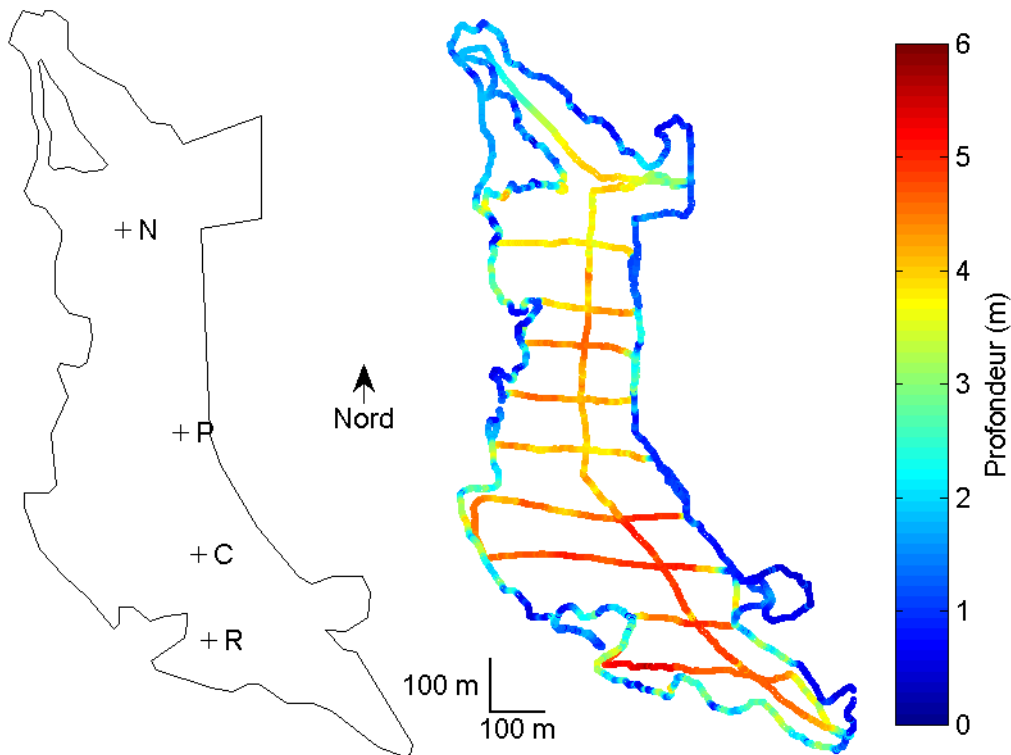


FIGURE 3.6 : Contour du lac de Créteil, emplacement de ses quatre points de prélèvement, N, P, C et R, et profondeurs utilisées pour réaliser sa bathymétrie

la bathymétrie du lac de Créteil.

Les spécifications techniques et photographies des instruments de mesure utilisés au lac de Créteil sont présentées en annexe B.

Acquisition des données et campagnes de mesure

La station lac a été installée dans la zone la plus profonde du lac, au point C (figure 3.6). Elle a fonctionné entre le 11 mai 2012 et le 7 novembre 2014 mais a dû être arrêtée pour maintenance du 17 au 21 janvier 2013.

Les deux chaînes latérales ont d'abord été déployées de part et d'autre de la station lac. L'une était placée face au rejet d'eaux pluviales (point P) et l'autre proche d'une roselière dans la partie sud du lac (point R) (figure 3.6). Treize campagnes de mesure ont été réalisées dans cette configuration entre le 26 octobre 2012 et le 12 décembre 2013. La fréquence d'acquisition des capteurs était réglée sur 30 s puis 3 min à partir du 21 octobre 2013 pour économiser les piles durant les deux derniers déploiements. Les dates de début et de fin de ces campagnes de mesure sont présentées dans le tableau 3.2¹.

¹Les données acquises par les sondes multiparamètres fixés sur les chaînes latérales n'ont pas pu être récupérées quand l'acquisition n'avait pas été correctement lancée et les jours où la batterie était

Campagne	Début	Fin
1	26/10/2012	14/11/2012
2	14/11/2012	10/12/2012
3	10/12/2012	15/01/2013
4	17/01/2013	12/02/2013
5	12/02/2013	26/03/2013
6	03/04/2013	16/04/2013
7	16/04/2013	15/05/2013
8	23/05/2013	11/06/2013
9	11/06/2013	20/06/2013
10	31/07/2013	12/09/2013
11	13/09/2013	21/10/2013
12	21/10/2013	18/11/2013
13	18/11/2013	10/12/2013

TABLE 3.2 : Dates de début et de fin des déploiements des chaînes latérales aux points P et R dans le lac de Créteil

Campagne	Début	Fin
1	02/04/2014	25/04/2014
2	25/04/2014	12/05/2014
3	12/05/2014	27/05/2014
4	27/05/2014	13/06/2014
5	16/07/2014	03/09/2014

TABLE 3.3 : Dates de début et de fin des déploiements des chaînes latérales aux points P et N dans le lac de Créteil

La configuration précédente a été ensuite modifiée de façon à explorer la partie nord du lac en déplaçant la chaîne de mesure située précédemment au point R, au point N (figure 3.6). Cinq campagnes de mesure ont été réalisées dans cette nouvelle configuration entre le 2 avril et le 3 septembre 2014. La fréquence d'acquisition des capteurs était réglée sur 3 min. Les dates de début et de fin de ces déploiements sont présentées dans le tableau 3.3.

Le courantomètre-profileur était installé sur un portique rigide (figure 3.7) à proximité de la station lac au point C (figure 3.6). Il était placé à 60 cm au-dessus du fond du lac et orienté tête vers le haut et sa portée était réglée à 2.921 m (127 cellules verticales

déchargée. Les données acquises par les sondes multiparamètres ne sont donc pas disponibles aux points P et R pour les campagnes 3 (du 10 décembre 2012 au 15 janvier 2013) et 5 (du 12 février au 26 mars 2013), et seulement au point R pour les campagnes 1 (du 26 octobre 2012 au 14 novembre 2012), 2 (du 14 novembre 2012 au 10 décembre 2012) et 8 (du 23 mai 2013 au 11 juin 2013). De plus, les mesures enregistrées par le capteur de température au point P à 0.5 m de profondeur le dernier jour de la dernière campagne, le 10 décembre 2013, ont aussi malencontreusement été sauvegardées sous le même nom que celles enregistrées au point R à 0.5 m de profondeur, ce qui fait que les données du point R ne sont aussi pas disponibles.

de 2.3 cm d'épaisseur) pour mesurer la vitesse de l'eau entre approximativement 1.5 et 4.5 m de profondeur là où la stratification thermique s'établit et où les ondes internes se développent. La fréquence d'acquisition de l'appareil était réglé sur 3 min et les mesures correspondent à la moyenne pendant les trente secondes précédant l'heure de la mesure. Les dates de début et de fin des déploiements du courantomètre-profileur sont présentées dans le tableau 3.4.

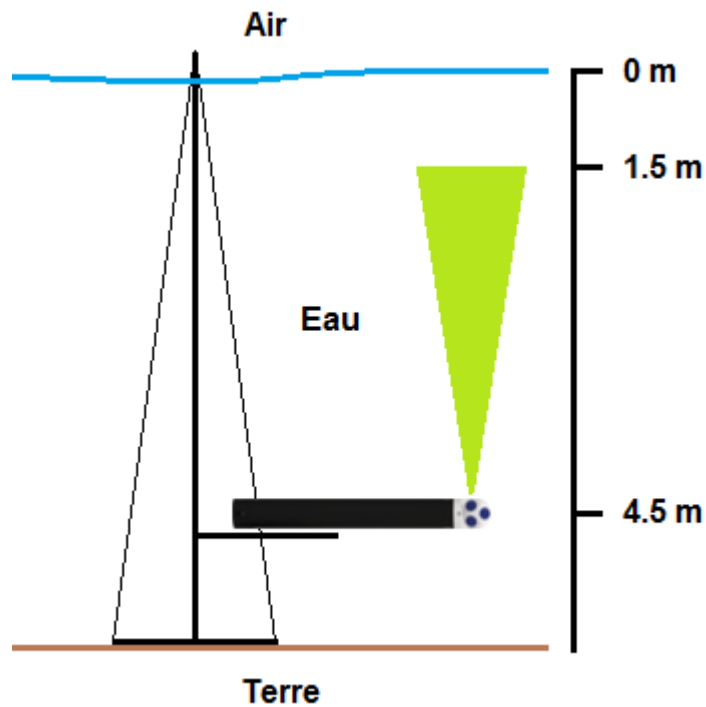


FIGURE 3.7 : Schéma de l'installation du courantomètre-profileur dans le lac de Créteil

La bathymétrie du lac de Créteil a été réalisée en septembre 2013 avec L'échosondeur. La trajectoire et les profondeurs utilisées pour la réaliser sont présentées sur la figure 3.6.

Mesures complémentaires

Des données météorologiques acquises à l'aéroport d'Orly par Météo France avec un pas de temps horaire sont aussi utilisées. L'aéroport d'Orly est situé à environ 9 km du lac de Créteil. Ses coordonnées sont les suivantes : latitude 48.7° nord, longitude 2.4° est et altitude 89 m. L'aéroport est situé à une altitude supérieure de 59 m à celle du lac de Créteil (30 m). La hauteur et la durée de précipitation, la direction et la vitesse du vent à 2 m, la température sous abri, l'humidité relative et la pression atmosphérique sont utilisées pour vérifier les mesures acquises par la station météorologique montée sur la station lac installée au lac de Créteil. La hauteur de précipitation correspond aux

Campagne	Début	Fin
1	18/04/2013	23/04/2013
2	12/09/2013	21/10/2013
3	19/11/2013	29/11/2013
4	03/04/2014	13/04/2014
5	28/05/2014	13/06/2014
6	17/07/2014	03/09/2014

TABLE 3.4 : Dates de début et de fin des déploiements du courantomètre-profileur dans le lac de Créteil

précipitations liquides (pluie) et solides (neige et grêle) en mm recueillie dans l'heure précédente. La durée de précipitation est la durée en minutes pendant laquelle des précipitations sont observées dans l'heure précédente. La direction du vent à 2 m entre 0° et 360° est la direction du vent moyennée sur les 10 min précédant l'heure ronde (90° : vent provenant de l'est, 180° : vent provenant du sud, 270° : vent provenant de l'ouest, 360° : vent provenant du nord, et 0° : temps calme). La vitesse du vent à 2 m en m s^{-1} est la moyenne de la vitesse du vent pendant les 10 min précédant l'heure ronde. La température sous abri en $^\circ\text{C}$ est la température de l'air relevée sous abri à l'heure ronde. L'humidité relative en % est l'humidité relative horaire relevée sous abri à l'heure ronde. La pression atmosphérique en hPa est la pression à l'altitude de la station relevée à heure ronde. Le rayonnement global et la nébulosité totale sont aussi utilisés pour réaliser les simulations numériques. Le rayonnement global en J/cm^2 est l'ensemble des rayonnements solaires (direct et diffus) parvenant de toutes les directions sur une surface horizontale dans l'heure précédente et la nébulosité totale en octas est une observation humaine qui se mesure dans les 10 min précédant l'heure ronde. L'octa correspond à une fraction de $1/8$ de de la voûte céleste. Un ciel clair vaut 0 octa, un ciel peu nuageux 1 à 2, un ciel nuageux 3 à 4, un ciel très nuageux 5 à 7, un ciel couvert 8. Le chiffre 9 est utilisé lorsque le ciel est invisible notamment à cause du brouillard.

Un suivi mensuel de variables biologiques et physico-chimiques du lac de Créteil a aussi été réalisé aux points C, P et R (figure 3.6) dans le cadre du projet de recherche PULSE (Peri-Urban Lakes, Society and Environment), projet financé par le programme « Changements environnementaux planétaires et sociétés » (CEPS) de l'Agence nationale de la recherche (ANR). La profondeur de pénétration de la lumière dans l'eau (profondeur de disque de Secchi) est présentée tableau 3.5. Son minimum valait 1.2 m le 17 septembre 2013 au point R et son maximum valait 4.5 m le 11 juin 2013 au point C. Elle a été mesurée lors des campagnes de mesure mensuelles réalisées entre décembre 2011 et décembre 2013 dont les dates sont présentées dans le tableau 3.6. Les mesures enregistrées par la station lac les jours des campagnes mensuelles sont présentées en annexe C.

	C	P	R	N
14/05/2012	3.1	3.1	3.1	
12/06/2012	1.5	1.3	1.5	
05/07/2012	3.9	3.2	3.8	
11/09/2012	1.4	1.5	1.5	
16/10/2012	1.3	1.3	1.3	
14/11/2012	1.9	1.8	1.8	
10/12/2012	2.5	3.0	2.5	
15/01/2013	2.0	2.2	2.0	
12/02/2013	2.0	2.0	2.0	
26/03/2013	2.0	1.7	2.3	
16/04/2013	3.0	2.7	2.9	
15/05/2013	2.7	2.7	2.7	
11/06/2013	4.5	3.5	4.0	
17/09/2013	1.6	1.7	1.2	
15/10/2013	1.7	2.0	2.5	
12/05/2014	2.1	2.0		2.2
27/05/2014	4.0	3.0		2.5
16/07/2014	2.5	3.0		2.5

TABLE 3.5 : Profondeurs de disque de Secchi en m mesurée dans la lac de Créteil

2011	2012	2013
6 décembre	17 janvier	15 janvier
	14 février	12 février
	13 mars	26 mars
	17 avril	16 avril
	14 mai	15 mai
	12 juin	11 juin
	5 juillet	9 juillet
	29 juillet	29 juillet
	11 septembre	17 septembre
	16 octobre	15 octobre
	14 novembre	12 novembre
	10 décembre	10 décembre

TABLE 3.6 : Dates des campagnes de mesure mensuelles réalisées au lac de Créteil

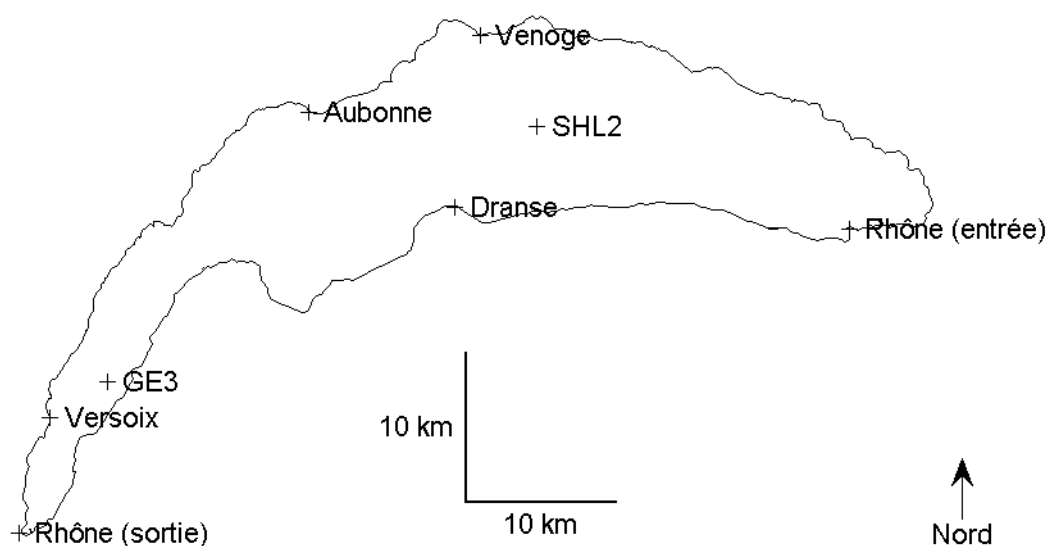


FIGURE 3.8 : Contour du Léman, emplacements de ses deux stations de prélèvements, SHL2 et GE3, et de ses cinq affluents principaux, Rhône, Dranse, Aubonne, Venoge et Versoix

3.2.2 Léman

Météorologie

Les données météorologiques du Léman sont les résultats de ré-analyses d'observations sur une maille de 1.5 km par 1.5 km réalisées avec un modèle atmosphérique bidimensionnel du consortium pour la modélisation des petites échelles (<http://www.cosmo-model.org>). Sept variables météorologiques sont simulées : la température de l'air, humidité relative de l'air, la pression atmosphérique, la vitesse du vent, la direction du vent, le rayonnement solaire incident et nébulosité. Ce sont des données horaires entre le 1^{er} mars 2008 et le 31 décembre 2012

Mesures *in situ*

Les mesures *in situ* proviennent de deux stations, SHL2 située à l'aplomb du point le plus profond dans le grand bassin et GE3 située dans le petit bassin (figure 3.8). Elles ont été extraites de la base de données du SOERE-OLA (<http://si-ola.inra.fr>).

Les variables suivantes ont été utilisées : la température de l'eau (T_e), la concentration en oxygène dissous (O_2), la concentration en ammonium (NH_4), la concentration en nitrate (NO_3), la concentration en orthophosphate (PO_4), la concentration en silice dissoute (SiO_2), la concentration en phosphore total (P_{tot}), la concentration en chlorophylle-a (Chl_a), l'abondance et la composition du phytoplancton et du zooplancton.

Profondeur (m)	SHL2	SHL2	GE3
	Chla	Autres variables	Toutes les variables
0	X	X	X
1	X		
2	X		
2.5		X	X
3.5	X		
5	X	X	X
7.5	X	X	X
10	X	X	X
15	X	X	X
20	X	X	X
25		X	
30	X	X	X
35		X	
50		X	X
70			X
100		X	
150		X	
200		X	
250		X	
275		X	
290		X	
300		X	
305		X	
309		X	

TABLE 3.7 : Profondeurs des prélèvements réalisés dans le Léman aux deux stations de prélèvement, SHL2 et GE3

Les profils verticaux de T_e mesurés en SHL2 et GE3 ont une résolution verticale de 1 m. En SHL2, les six variables, O₂, NH₄, NO₃, PO₄, SiO₂ et P_{tot}, sont disponibles à vingt profondeurs entre la surface et le fond du lac et Chla à dix profondeurs entre la surface et 30 m de profondeur. Les profondeurs des prélèvements sont présentées dans le tableau 3.7. L'abondance et la composition du phytoplancton et du zooplancton sont des mesures intégrées entre la surface et 18 m de profondeur pour le phytoplancton et entre la surface et 50 m de profondeur pour le zooplancton. En GE3, les six variables, O₂, NH₄, NO₃, PO₄, SiO₂ et P_{tot}, sont disponibles à dix profondeurs entre la surface et le fond du lac (tableau 3.7). Chla est une mesure intégrée entre la surface et 20 m de profondeur.

En SHL2, les mesures sont généralement mensuelles de novembre à février et bi-mensuelles de mars à octobre pendant la période du développement algal². En GE3, les

²Les mesures de concentration en chlorophylle-a ne sont pas disponibles le 17 mars 2010, le 9 mai

2008	2009	2010	2011	2012
8 janvier	21 janvier	19 janvier	10 janvier	11 janvier
11 février	16 février	24 février	14 février	23 février
3 mars	2 mars	17 mars	8 mars	8 mars
31 mars	17 mars	29 mars	28 mars	19 mars
9 avril	6 avril	6 avril	18 avril	26 avril
21 avril	21 avril	19 avril	2 mai	9 mai
13 mai	12 mai	3 mai	11 mai	24 mai
22 mai	25 mai	17 mai	30 mai	18 juin
2 juin	18 juin	9 juin	7 juin	27 juin
17 juin	29 juin	28 juin	21 juin	9 juillet
10 juillet	6 juillet	13 juillet	4 juillet	25 juillet
28 juillet	20 juillet	28 juillet	27 juillet	13 août
6 août	13 août	9 août	16 août	28 août
18 août	31 août	26 août	22 septembre	11 septembre
9 septembre	9 septembre	7 septembre	28 septembre	26 septembre
29 septembre	21 septembre	20 septembre	10 octobre	11 octobre
15 octobre	6 octobre	7 octobre	16 novembre	23 octobre
27 octobre	16 novembre	28 octobre	29 novembre	13 novembre
4 novembre	7 décembre	18 novembre		26 novembre
15 décembre		8 décembre		19 décembre

TABLE 3.8 : Dates des campagnes de mesure réalisées au Léman à la station de prélèvement SHL2

mesures sont mensuelles. Les dates des prélèvements sont présentées dans les tableaux 3.8 et tableau 3.9.

L'abondance de phytoplancton est donnée en biovolume d'une espèce par unité de volume, en $\mu\text{m}^3 \text{ ml}^{-1}$ (le prélèvement est intégré entre la surface et 18 m de profondeur). L'abondance de zooplancton est donnée en nombre d'individus par unité de surface, ind m^{-2} (le prélèvement est intégré entre la surface et 50 m de profondeur).

Affluents

Les mesures *in situ* dans les cinq principaux affluents du Léman : Aubonne, Dranse, Rhone, Venoge et Versoix (figure 3.8) ont été récupérées auprès de la CIPEL : débit, température de l'eau, concentration en matière inorganique particulaire, concentration en ammonium, concentration en nitrate, concentration en orthophosphate, concentration en phosphore total et concentration en silice dissoute. Ces données sont disponibles à pas de temps hebdomadaire.

2008	2009	2010	2011	2012
28 janvier	27 janvier	2 février	25 janvier	24 janvier
25 février	24 février	23 mars	22 février	21 février
25 mars	31 mars	23 avril	22 mars	20 mars
23 avril	21 avril	18 mai	19 avril	23 avril
19 mai	19 mai	15 juin	17 mai	21 mai
16 juin	1 juillet	13 juillet	14 juin	14 juin
16 juillet	21 juillet	10 août	12 juillet	10 juillet
11 août	18 août	6 septembre	10 août	7 août
8 septembre	22 septembre	5 octobre	5 septembre	10 septembre
6 octobre	20 octobre	2 novembre	4 octobre	2 octobre
3 novembre	17 novembre	7 décembre	1 novembre	6 novembre
1 décembre	15 décembre		6 décembre	6 décembre

TABLE 3.9 : Dates des campagnes de mesure réalisées au Léman à la station de prélèvement GE3

Images satellitaires

Les mesures satellitaires de la concentration en chlorophylle a à la surface du Léman n'ont été fournies dans le cadre de la collaboration avec l'EPFL. Elles proviennent d'images acquises par le spectromètre MERIS monté sur le satellite ENVISAT et traitées avec l'algorithme FUB WeW (Schroeder et al., 2007). 648 cartes sont disponibles entre 2002 et 2012, durée de la mission ENVISAT.

3.3 Modèles

Le modèle Delft3D est utilisé pour réaliser la modélisation tridimensionnelle (3D) du lac de Créteil et du Léman. C'est un logiciel libre (code source ouvert) et gratuit développé par Deltares au Pays-Bas (<https://oss.deltares.nl/web/delft3d>).

Ce modèle a été choisi parce qu'il permet de construire un maillage avec des couches horizontales. Cette approche, appelé la méthode Z, permet réduire les erreurs dues à la diffusion numérique lors des changements rapides de profondeur, comme c'est le cas dans les plans d'eau, par rapport à la méthode σ qui présente des couches parallèles dont l'épaisseur s'adapte au fond et à la surface. La méthode Z n'est pas disponible dans deux modèles hydrodynamiques 3D français de référence, MARS et TELEMAC. Ces deux modèles n'ont donc pas été beaucoup appliqués pour des plans d'eau mais leurs performances pour des applications côtières où la bathymétrie varie plus lentement sont très bonnes.

Delft3D a de plus déjà été utilisé avec succès pour simuler le fonctionnement de plusieurs lacs de différentes tailles partout dans le monde (Chanudet et al., 2012; Kacikoc and Beyhan, 2014; Li et al., 2015; McCombs et al., 2014; Razmi et al., 2013, 2014; Wahl and Peeters, 2014)

	Lac de Créteil	Léman
Type des mailles	Cartésien	Curvilinéaire
Nombre de mailles	981	589
Taille des mailles	20 m x 20 m	environ 1 km x 1 km
Nombre de couches verticales	18	100
Épaisseur des couches verticales	1/3 m	variation exponentielle de 1 m en surface à 7 m au fond

TABLE 3.10 : Caractéristiques des maillages du lac de Créteil et du Léman

J'ai réalisé le modèle hydrodynamique du lac de Créteil et une première version du modèle hydrodynamique du Léman n'a été fournie dans le cadre de la collaboration avec l'EPFL que j'ai adaptée pour y coupler le modèle biologique.

3.3.1 Maillage

Le maillage de la surface du lac de Créteil est constitué de 981 mailles cartésiennes orthogonales de 20 m de côté et celui du Léman de 589 mailles curvilinéaires d'environ 1 km de côté. 18 couches d'épaisseur un tiers de mètre sont utilisées pour discrétiser le domaine de calcul du lac de Créteil dans la direction verticale et 100 couches dont l'épaisseur varie exponentiellement ($Z_{i+1} = 1,02 Z_i$) entre 1 m à la surface du lac et 7 m au fond pour le Léman, leur épaisseur étant plus faible près de la surface pour mieux représenter les courants et la stratification thermique saisonnière. Les caractéristiques des deux maillages sont présentées dans le tableau 3.10 et ils sont représentés sur les figures 3.9 et 3.10.

3.3.2 Modèle hydrodynamique

Les simulations hydrodynamiques sont réalisées avec le module Delft3D-FLOW. Ce modèle résout le système d'équations du mouvement et de la chaleur pour un écoulement à surface libre dans l'approximation "eau peu profonde" précisée après. L'hypothèse de Boussinesq est aussi utilisée et le milieu est supposé hydrostatique et incompressible. La rotation de la terre est prise en compte par l'intermédiaire de la force de Coriolis. La décomposition de Reynolds est appliquée aux équations de Navier-Stokes et le concept de viscosité turbulente est utilisé pour exprimer la dispersion verticale. Ce modèle est décrit entièrement dans le manuel utilisateur de Deltares (2014b).

Equations de base

Le système d'équations hydrodynamiques est composé de l'équation de continuité 3.1, des deux équations de conservation de la quantité de mouvement suivant l'horizontale, 3.2 et 3.3, et de l'équation de conservation de la chaleur 3.4. L'équation de conservation de la quantité de mouvement dans la direction verticale est réduite à l'équation de pression

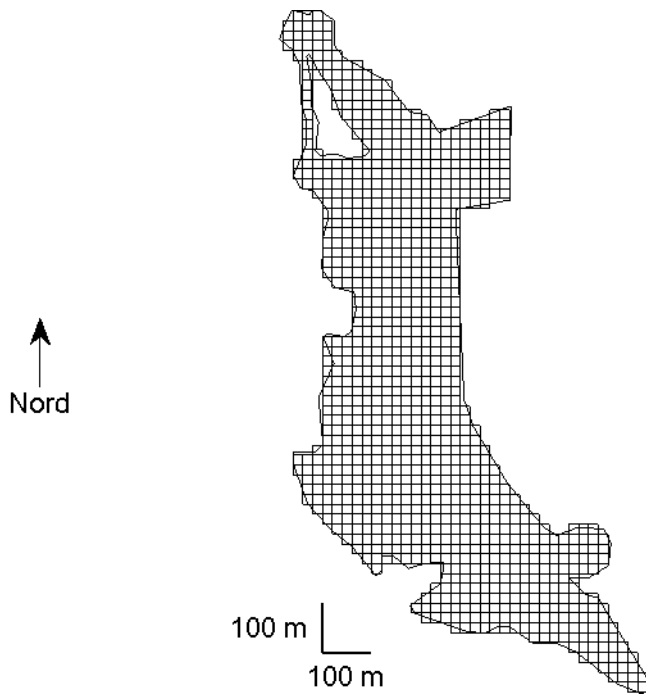


FIGURE 3.9 : Maillage de la surface du lac de Créteil

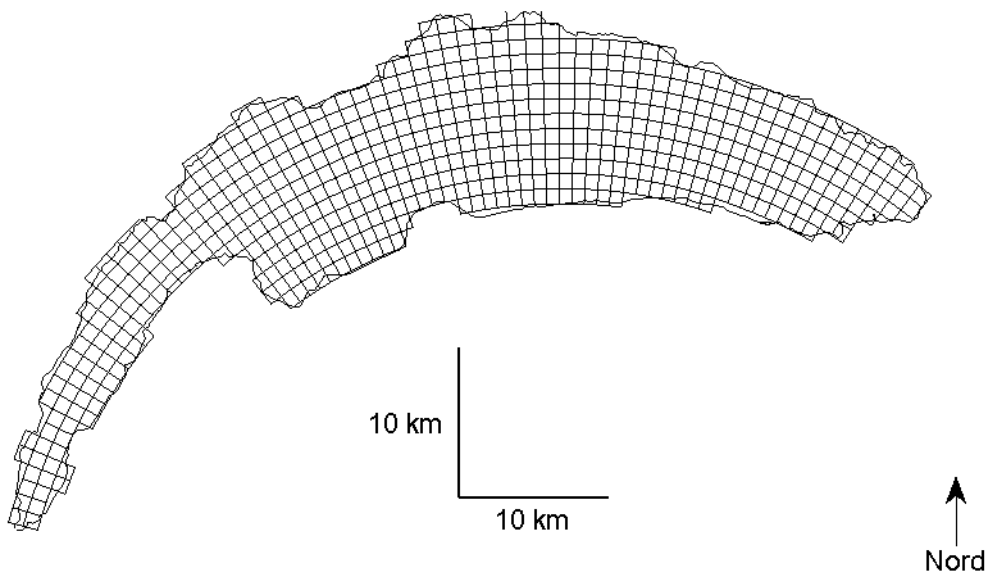


FIGURE 3.10 : Maillage de la surface du Léman

hydrostatique.

Ce jeu d'équations aux dérivées partielles en combinaison avec un jeu de conditions initiales et de conditions aux limites est résolu sur un maillage structuré par la méthode des différences finies.

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \quad (3.1)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} + u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} + w \frac{\partial u}{\partial z} = \\ - \frac{1}{\rho_0} \frac{\partial p}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial x} \left(\nu_H \frac{\partial u}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(\nu_H \frac{\partial u}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(\nu_V \frac{\partial u}{\partial z} \right) + f v \end{aligned} \quad (3.2)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial v}{\partial t} + u \frac{\partial v}{\partial x} + v \frac{\partial v}{\partial y} + w \frac{\partial v}{\partial z} = \\ - \frac{1}{\rho_0} \frac{\partial p}{\partial y} + \frac{\partial}{\partial x} \left(\nu_H \frac{\partial v}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(\nu_H \frac{\partial v}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(\nu_V \frac{\partial v}{\partial z} \right) - f u \end{aligned} \quad (3.3)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial T}{\partial t} + u \frac{\partial T}{\partial x} + v \frac{\partial T}{\partial y} + w \frac{\partial T}{\partial z} = \\ + \frac{\partial}{\partial x} \left(D_H \frac{\partial T}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(D_H \frac{\partial T}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(D_V \frac{\partial T}{\partial z} \right) + \frac{S}{\rho_0 C_{pw}} \end{aligned} \quad (3.4)$$

x , y et z sont les coordonnées (m), u , v et w sont les trois composantes du vecteur vitesse (m s^{-1}), f est la fréquence de Coriolis (s^{-1}), T est la température de l'eau (K), ρ est la masse volumique de l'eau (kg m^{-3}) et p est la pression (Pa), ν_H et ν_V sont les coefficients horizontal et vertical de viscosité turbulente ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$), D_H et D_V sont les coefficients horizontal et vertical de diffusion turbulente de la chaleur ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$), S est la chaleur par unité de volume (W m^{-3}) issue de la transformation de la lumière incidente et des apports par les rivières dans nos cas d'études, ρ_0 est la masse volumique de référence de l'eau (1000 kg m^{-3}) et C_{pw} est la chaleur spécifique de l'eau ($\text{J K}^{-1} \text{ kg}^{-1}$).

Dispersion

Dans l'approximation "eau peu profonde", les coefficients de viscosité turbulente ν et de diffusion turbulente de la chaleur D sont calculés différemment dans les directions horizontale et verticale, les termes verticaux étant très petits devant les termes horizontaux. Les coefficients de viscosité turbulente et de diffusion turbulente de la chaleur horizontaux ν_H et D_H sont calculés d'après les équations 3.5 et 3.6.

$$\nu_H = \nu_V + \nu_H^{back} \quad (3.5)$$

$$D_H = D_V + D_H^{back} \quad (3.6)$$

ν_H^{back} et D_H^{back} sont les coefficients de viscosité turbulente et de diffusion turbulente de la chaleur horizontaux "de fond".

D'après les dimensions horizontales des mailles et les recommandations fournies par Deltares (Deltares, 2014b), ces deux paramètres sont réglés à $1 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ pour le lac de Créteil et $100 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ pour le Léman. ν_V et D_V sont les coefficients de viscosité turbulente et de diffusion turbulente de la chaleur verticaux. Ils sont calculés d'après les équations 3.7 et 3.8.

$$\nu_V = \nu_{mol} + \max\left(\nu_{3D}, \nu_V^{back}\right) \quad (3.7)$$

$$D_V = \frac{\nu_{mol}}{\sigma_{mol}} + \max\left(D_{3D}, D_V^{back}\right) \quad (3.8)$$

ν_{mol} est la viscosité cinématique de l'eau, σ_{mol} est le nombre de Prandtl pour la diffusion de la chaleur (0.7) et ν_{3D} et D_{3D} sont les coefficients de viscosité turbulente et de diffusion turbulente de la chaleur calculés par le modèle de turbulence k- ϵ recommandé pour les écoulements stratifiés. Pour résoudre les équations d'advection-diffusion des variables k et ϵ , les termes de production de la turbulence, de flottabilité et de dissipation sont supposés prépondérants. ν_V^{back} et D_V^{back} sont les coefficients de viscosité turbulente et de diffusion turbulente de la chaleur verticaux "de fond".

D'après les recommandations fournies par (Deltares, 2014b), ν_V^{back} a été réglé à $10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ et D_V^{back} à $10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ pour le Léman. Pour le lac de Créteil, ces deux paramètres ont été réglés à $0 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$. Le coefficient de diffusion turbulente de la chaleur vertical peut aussi être augmenté au niveau de la thermocline, là où le déferlement des ondes internes produit du mélange supplémentaire, en utilisant le coefficient de longueur d'Ozmidov (équation 3.9). Mais cette option n'est pas utilisée et le coefficient est laissé à 0 m, sa valeur par défaut.

$$D_V = \max\left(D_{3D}, 0.2L_{oz}^2 \frac{g}{\rho} \frac{\partial \rho}{\partial z}\right) \quad (3.9)$$

Intensité lumineuse dans la colonne d'eau

L'intensité lumineuse dans la colonne d'eau en W m^{-2} est calculée d'après la loi de Beer-Lambert (équation 3.10) (Lemmin, 1995).

$$I(z) = I_s \exp\left(-\frac{1.7}{Z_s} z\right) \quad (3.10)$$

I_s est l'intensité lumineuse à la surface en W m^{-2} , Z_s est la profondeur de Secchi en m et z est la profondeur comptée à partir de la surface en m. I_s est une entrée du modèle. Le modèle nous impose d'utiliser la même valeur pour S_d en tout point du domaine et tout le long de la simulation. Pour le lac de Créteil, ce paramètre a fait l'objet d'un calage qui a conduit à utiliser une valeur de 1 m. Pour le Léman, une profondeur de Secchi représentative de l'été, moyenne de mai à août, est choisie de la même manière que Wahl and Peeters (2014). Elle vaut respectivement 6 m, 6.1 m, 6.4 m et 4.6 m pour les quatre années 2009, 2010, 2011 et 2012.

Contrainte de cisaillement à la surface

La contrainte de cisaillement du vent à la surface $\vec{\tau}_s$, dont le module est exprimé en Pa, est calculée d'après l'équation 3.11.

$$\vec{\tau}_s = \rho_a C_d |\vec{U}| \vec{U} \quad (3.11)$$

ρ_a est la masse volumique de l'air (kg m^{-3}), C_d est le coefficient de traînée (-) et \vec{U} est le vecteur vitesse du vent à 10 m au dessus de la surface du lac dont le module est exprimé en m s^{-1} . \vec{U} est une entrée du modèle. ρ_a a été choisi égal à 1.2 kg m^{-3} pour les deux sites d'étude. Le coefficient de traînée est fonction de la vitesse du vent pour le Léman. Il vaut 0.00063 pour $|\vec{U}| = 0 \text{ m}^{-1}$ et croît linéairement jusqu'à 0.00723 pour $|\vec{U}| = 100 \text{ m}^{-1}$ Smith and Banke (1975). Pour le lac de Créteil, ce paramètre est constant et vaut 0.0015.

Contrainte de cisaillement au fond

La contrainte de cisaillement au fond du lac τ_b , dont le module est exprimé en Pa, est calculée d'après l'équation 3.12.

$$\vec{\tau}_b = \frac{g \rho_0 |\vec{u}_b| \vec{u}_b}{C^2} \quad (3.12)$$

g est l'accélération gravitationnelle (9.81 m s^{-2}), ρ_0 est la masse volumique de l'eau de référence (1000 kg m^{-3}), \vec{u}_b est le vecteur vitesse de l'eau calculé dans la couche juste au dessus du fond du lac et C est le coefficient de Chézy qui s'exprime en $\text{m}^{0.5} \text{ s}^{-1}$. Le module de \vec{u}_b s'exprime en m s^{-1} . C est choisi égal à $60 \text{ m}^{0.5} \text{ s}^{-1}$ pour les deux sites d'étude car cette valeur correspond à une surface de rugosité faible qui est supposé représentative pour les deux plans d'eau.

Masse volumique de l'eau

La masse volumique de l'eau ρ , calculée d'après l'équation de Millero and Poisson (1981) établie à pression atmosphérique, est fonction de la température de l'eau et de sa salinité. Les effets de la pression sur la masse volumique de l'eau ne sont pas pris en compte ce qui fait que plus la profondeur est élevée, plus le modèle sous-estime la masse volumique de l'eau. A 309 m de profondeur, au fond du Léman, pour une eau à $5 \text{ }^\circ\text{C}$ et de salinité 0.150 ppt, l'effet de la pression augmente la masse volumique de 0.16 % par rapport à une masse volumique de référence de 1000 kg m^{-3} .

La conductivité électrique de l'eau du lac de Créteil vaut environ $1500 \text{ } \mu\text{S cm}^{-1}$, ce qui correspond à une salinité de 0.75 ppt. Cette salinité relativement haute par rapport à d'autres plans d'eau est due à la nature géologique calco-carbonique du sol du bassin versant. Pour le Léman, les valeurs de salinité minimale et maximale mesurées sur la période 2008-2012 valent 0.120 ppt ($240 \text{ } \mu\text{S cm}^{-1}$) et 0.165 ppt ($330 \text{ } \mu\text{S cm}^{-1}$). La différence de masse volumique qui correspond à ces valeurs par rapport à une masse volumique de référence de 1000 g m^{-3} vaut 0.0036 % à $5 \text{ }^\circ\text{C}$ et 0.0034 % à $25 \text{ }^\circ\text{C}$. Ces différences sont négligeables par rapport aux variations induites par les variations de

température de l'eau. La salinité est donc choisie constante et égale à 0.15 ppt pour le Léman.

Flux de chaleur à travers la surface

Le flux de chaleur total à travers la surface du lac Q_{tot} est calculé d'après l'équation 3.13. Si Q_{tot} est positif, alors le lac reçoit de la chaleur, et inversement. Tous les flux sont exprimés en $W\ m^{-2}$.

$$Q_{tot} = Q_{sn} - Q_{eb} - Q_{ev} - Q_{co} \quad (3.13)$$

Q_{sn} est le rayonnement solaire net, Q_{eb} est la somme du rayonnement du lac et du rayonnement atmosphérique net, Q_{ev} est la perte de chaleur par évaporation et Q_{co} est le flux de chaleur sensible (convection). Tous les termes sont exprimés en $W\ m^{-2}$. Q_{sn} est égal au rayonnement solaire net (incident moins réfléchi) avec un albédo constant égal à 0.1. Q_{sn} est toujours positif ou nul et est une entrée du modèle. La quantité de chaleur apportée par le rayonnement solaire est distribuée en profondeur dans la colonne d'eau (équation 3.10) alors que la quantité de chaleur reçue ou cédée par les grandes longueurs d'ondes, l'évaporation et la chaleur sensible s'échange avec la couche de surface.

Méthodes numériques

Une méthode d'intégration temporelle explicite est utilisée pour résoudre le système d'équations différentielles. Le pas de temps des simulations numériques est fixé à 30 s pour le lac de Créteil et à 3 min pour le Léman. Ces valeurs respectent la condition de Courant-Friedrichs-Lewy. Les équations de quantité de mouvement sont résolues par un schéma numérique explicite multidirectionnel décentré et l'équation de la chaleur avec le deuxième schéma numérique de Van-Leer. Les plans d'eau sont initialement supposés au repos, ce qui est une approximation courante en modélisation hydrodynamique.

Niveau d'eau

Les variations du niveau d'eau sont négligées. Pour le lac de Créteil, elles sont inférieures à 3% de la hauteur d'eau pour chaque période de simulation d'un mois (figure 3.4). Pour le Léman, elles sont inférieures à 1% de la hauteur de la colonne d'eau. Aucun apport n'est donc considéré dans le cas du lac de Créteil et pour le Léman, le débit de sortie est considéré égal à la somme des débits entrants.

Pour le Léman, la température des affluents intervient dans le dernier terme de l'équation de la chaleur (équation 3.4). Mais il a été fait l'hypothèse que les affluents n'apportent pas de quantité de mouvement car leur impact sur l'hydrodynamique reste très local.

3.3.3 Modèle écologique

Equation d'advection diffusion

Les simulations écologiques sont réalisées avec le module Delft3D-ECO qui est directement couplé au module hydrodynamique Delft3D-FLOW. Delft3D-ECO est basé sur

une équation d'advection diffusion qui est représentée simplement par l'équation 3.14).

$$M_i^{t+\Delta t} = M_i^t + \Delta t \left(\frac{\Delta M}{\Delta t} \right)_{Tr} + \Delta t \left(\frac{\Delta M}{\Delta t} \right)_P + \Delta t \left(\frac{\Delta M}{\Delta t} \right)_S \quad (3.14)$$

M_i^t est la masse d'une variable d'état écologique (substance) au début d'un pas de temps de calcul, à l'instant t . $M_i^{t+\Delta t}$ est la masse de cette même substance dans le même volume à l'issue du pas de temps de calcul, à l'instant $t + \Delta t$. $\left(\frac{\Delta M}{\Delta t} \right)_{Tr}$ représente le changement de masse par transport, $\left(\frac{\Delta M}{\Delta t} \right)_P$ le changement de masse par processus et $\left(\frac{\Delta M}{\Delta t} \right)_S$ le changement de masse par apport ou soutirage. Les substances sont calculées par l'équation d'advection diffusion dans laquelle le champs de vitesse et la dispersion turbulente sont issus les résultats des simulations hydrodynamiques. Un ou plusieurs processus peuvent être associés à chaque substance. Ce modèle est décrit complètement dans les manuels utilisateurs de Deltares (2014a) et Deltares (2014c).

Substances

Le modèle écologique qui est appliqué au Léman compte 27 substances qui peuvent être regroupées en cinq groupes. Le premier groupe contient l'oxygène dissous (DO). Le deuxième groupe contient la matière minérale particulaire (IM1). Le troisième groupe contient la matière minérale dissoute : ammonium (NH₄), nitrate (NO₃), phosphore réactif (PO₄), phosphore fixé sur IM1 (AAP), silice réactive (SiO₂) et la silice contenue dans l'opale (Opal). Le quatrième groupe contient la matière organique. Le carbone organique particulaire est divisé en quatre fractions : POC1, POC2, POC3 et POC4, dont les taux de décomposition sont différents. A chaque fraction du carbone organique particulaire sont associés le phosphore et l'azote organique particulaire (PON1 et POP1, PON2 et POP2, PON3 et POP3, PON4 et POP4). Le quatrième groupe contient aussi le carbone organique dissous (DOC), l'azote organique dissous (DON) et le phosphore organique dissous (DOP). Le cinquième groupe contient les quatre groupes d'algues : diatomées (Diat), flagellées (Flag), algues vertes (Gree) et cyanobactéries (BIGr).

Phytoplancton

Delft3D-ECO fonctionne en biomasse carbonée de phytoplancton par unité de volume, gC m³. Le changement d'unité de biovolume à biomasse carbonée est donc effectué pour utiliser ces mesures dans le modèle et les comparer avec les résultats des simulations. Pour la conversion du biovolume en biomasse (non carbonée), la masse volumique de toutes les espèces de phytoplancton est supposée égale à la masse volumique de l'eau, 1000 kg m⁻³. Chaque taxon déterminé a été affecté à une des neuf classes algales suivantes : chlorophycées, chrysophycées, cryptophycées, cyanobactéries, diatomées, dinophycées, euglenophycées, xantophycées ou zygothycées. Pour la conversion de la biomasse en biomasse carbonée, les coefficients présentés dans le tableau 3.11 ont été utilisés (Wetzel and Likens, 2000).

Classe algale	Coefficient (gC g ⁻¹)
Chlorophycées	0.16
Chrysophycées	0.11
Cryptophycées	0.11
Cyanobactéries	0.22
Diatomées	0.11
Dinophycées	0.13
Euglenophycées	0.11
Xantophycées	0.11
Zygophycées	0.11

TABLE 3.11 : Coefficients de conversion de la biomasse du phytoplancton en biomasse carbonée d'après Wetzel and Likens (2000)

Processus

Deux modules de phytoplancton sont disponibles dans Delft3D-ECO : "DYNAMO" et "BLOOM" Los (2009). Le second (processus BLOOM_P) a été choisi car il contient des espèces dont les coefficients sont déjà calés en eau douce contrairement au premier pour lequel les coefficients des algues sont adaptés au milieu marin. De plus, BLOOM distingue trois phénotypes pour chaque groupe d'algue : adapté à des conditions limitantes en azote (type N), adapté à des conditions limitantes en phosphore (type P) et adapté à des conditions limitantes en lumière (type E). Le modèle tient compte aussi de la nitrification de l'ammonium (processus Nitrif_NH4), de la dénitrification des nitrates processus (DenWat_NO3), du transfert d'oxygène dissous de l'atmosphère vers la couche de surface (RearOXY) du lac, de la dissolution de la silice contenu dans l'opale (processus DisSi), de l'adsorption et désorption du phosphore de la matière inorganique particulaire (processus AdsPO4AAP), de la décomposition de la matière organique (processus DetFast, DetMedium, DetSlow, DetRefr et DetDOC), de la consommation d'oxygène dissous dans la colonne d'eau par la nitrification et la décomposition de la matière organique (processus CONSELAC), du broutage du phytoplancton par le zooplancton (processus CONBL) et de la sédimentation de la matière inorganique particulaire et phosphore adsorbé (processus Sed_IM1, Sed_AAP et Sed_CAAP), opale (Sed_Opal), de la matière organiques particulaire (processus Sed_POC1, Sed_POC2, Sed_POC3, Sed_POC4, SedNPOC1, SedNPOC2, SedNPOC3, SedNPOC4) et du phytoplancton (processus SEDALG). Tous ces processus sont décrit dans Deltares (2014a) et Deltares (2014c).

Zooplancton

A l'instar du phytoplancton, Delft3D-ECO fonctionne en masse de carbone par unité de volume, en gC m³, pour le zooplancton. Un autre changement d'unité est donc réalisé pour les mêmes raisons que pour le phytoplancton. Pour cela, la masse sèche total par unité de surface de tous les taxons et stades de développement correspondant aux espèces

Taxon	Stade de développement	Masse sèche $\mu\text{g ind}^{-1}$
Bosmina longirostris	Tous stades confondus	10
Cyclops sp	Nauplii	1.2
Cyclops sp + prealipnus	Stade i	3.8
	Stade ii	3.8
	Stade iii	3.8
Cyclops vicinus	Stade i	3.8
	Stade ii	3.8
	Stade iii	3.8
Daphnia galeata + hyalina	Tous stades confondus	14
Eubosmina longispina	Tous stades confondus	10
Eudiaptomus gracilis	Nauplii	1.2
	Stade i	2
	Stade ii	2
	Stade iii	2
	Stade iv	5.8
	Stade v	5.8
	Adulte	8

TABLE 3.12 : Coefficients de conversion de la biomasse du zooplancton en biomasse carbonée

herbivores est calculée en multipliant le nombre d'individu par les coefficients de conversion présentés dans le tableau 3.12. Cette masse est ensuite divisée par cinquante pour obtenir une masse par unité de volume car la profondeur d'intégration de la mesure est de 50 m. La moitié de cette masse est considérée comme étant du carbone (Marie-Elodie Perga, communication personnelle).

Intensité lumineuse dans la colonne d'eau

L'intensité lumineuse est calculée à chaque pas de temps dans chaque maille du domaine de calcul. Le rayonnement solaire incident est une entrée du modèle. Le module de phytoplancton considère que 45 % de ce rayonnement peut-être utilisé par le phytoplancton en sélectionnant la part photosynthétiquement active et en tenant compte de l'albédo (10%).

Pour une maille donnée du domaine de calcul, l'intensité lumineuse à l'interface entre deux couches verticales est calculée par l'équation 3.15.

$$I_{bot,i} = I_{top,i} e^{-e_{t,i} H_i} \quad (3.15)$$

$I_{bot,i}$ est l'intensité lumineuse à l'interface entre les couches verticales i et $i+1$ pour $i = 1$ à 100. $I_{top,i}$ est l'intensité lumineuse à l'interface entre les couches verticales $i-1$ et i pour $i = 2$ à 100. $I_{top,1} = I_s$, l'intensité lumineuse à la surface en W m^{-2} . H_i est l'épaisseur de la couche verticale i en m.

Substance	Valeur (par défaut)
Fresh DIATOMS type E	0.88 (0.27) m ² gC ⁻¹
Fresh DIATOMS type P/Si	0.55 (0.1875) m ² gC ⁻¹
Fresh FLAGELAT type E	0.638 (0.225) m ² gC ⁻¹
GREENS type E	0.225 (0.225) m ² gC ⁻¹
GREENS type N	0.1875 (0.1875) m ² gC ⁻¹
GREENS type P	0.1875 (0.1875) m ² gC ⁻¹
BLUEGRN type E	0.4 (0.4) m ² gC ⁻¹
BLUEGRN type N	0.2875 (0.2875) m ² gC ⁻¹
BLUEGRN type P	0.2875 (0.2875) m ² gC ⁻¹
POC1	0.1 (0.1) m ² gC ⁻¹
POC2	0.1 (0.1) m ² gC ⁻¹
POC3	0.1 (0.1) m ² gC ⁻¹
POC4	0.1 (0.1) m ² gC ⁻¹
IM1	0.01 (0.01) m ² gDM ⁻¹
DOC	0.001 (0.001) m ² gC ⁻¹

TABLE 3.13 : Coefficients d'extinction de l'intensité lumineuse dans la colonne d'eau des substances du modèle écologique Delft3D-ECO d'après Los (2009)

$e_{t,i}$ est le coefficient total d'extinction de la lumière pour la couche verticale i calculé d'après l'équation 3.16.

$$e_{t,i} = e_b + \sum_{i=1}^n e_{a,i} C_{alg,i} + \sum_{i=1}^m e_{p,j} C_{poc,j} + e_d C_{doc} + e_s C_{im} \quad (3.16)$$

e_b est le coefficient d'extinction "de fond" (0.08 m⁻¹) et e_a sont les coefficients d'extinction par le phytoplancton en m² gC⁻¹. Les valeurs des coefficients d'extinction de la lumière spécifiques au phytoplancton (diatomées et flagellées) ont été augmentées par rapport aux valeurs par défaut pour améliorer les résultats des simulations numériques. Ces valeurs ont été augmentées dans une gamme donnée par Capblancq (1995) (inférieur à 0.022 m² mgChla⁻¹). e_p sont les coefficients d'extinction par le carbone organique particulaire en m² gC⁻¹, e_d est le coefficient d'extinction par le carbone organique dissous en m² gC⁻¹ et e_s est le coefficient d'extinction par la matière inorganique particulaire en m² gC⁻¹. Les valeurs par défaut de ces coefficients ont été utilisées (tableau 3.13). C_{alg} est la concentration en phytoplancton en gC m⁻³. C_{poc} est la concentration en phytoplancton en gC m⁻³. C_{doc} est la concentration en carbone organique dissous en gC m⁻³. C_{im} est la concentration en matière inorganique particulaire en gDM m⁻³.

Vitesses de sédimentation

Le phytoplancton, la matière organique particulaire et l'opale sédimentent à des vitesses différentes. Les valeurs par défaut utilisées sont présentées dans le tableau 3.14.

Substance	Valeur recommandées
Fresh DIATOMS energy type	1 m d ⁻¹
Fresh DIATOMS P/Si type	1.5 m d ⁻¹
Fresh FLAGELAT energy type	0 m d ⁻¹
GREENS energy type	0.5 m d ⁻¹
GREENS nitrogen type	1 m d ⁻¹
GREENS phosphorus type	1 m d ⁻¹
BLUEGRN energy type	0 m d ⁻¹
BLUEGRN nitrogen type	0 m d ⁻¹
BLUEGRN phosphorus type	0 m d ⁻¹
POC1	0.5 m d ⁻¹
POC2	0.5 m d ⁻¹
POC3	0.5 m d ⁻¹
POC4	0.5 m d ⁻¹
Opal	0.5 m d ⁻¹
IM1	0.5 m d ⁻¹

TABLE 3.14 : Vitesses de sédimentation des substances du modèle écologique Delft3D-ECO d'après Deltares

Concentration en chlorophylle-a

La concentration en chlorophylle-a est calculée à partir des coefficients stœchiométriques par défaut présentés dans le tableau 3.15.

3.4 Indicateurs de performance des modèles

Quatre indicateurs de performances sont utilisés pour quantifier les écarts entre les mesures et les résultats des simulations numériques, l'erreur moyenne ME (equation 3.17), l'erreur absolue moyenne MAE (equation 3.18), la racine carrée de la moyenne du carré des erreurs $RMSE$ (equation 3.19) et le coefficient de détermination R^2 (equation 3.20).

$$ME = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (S_i - O_i) \quad (3.17)$$

$$MAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |S_i - O_i| \quad (3.18)$$

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (S_i - O_i)^2} \quad (3.19)$$

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (S_i - O_i)^2}{\sum_{i=1}^n (O_i - \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n O_i)^2} \quad (3.20)$$

Substance	Valeur par défaut
Fresh DIATOMS energy type	0.040 gChla gC ⁻¹
Fresh DIATOMS P/Si type	0.025 gChla gC ⁻¹
Fresh FLAGELAT energy type	0.029 gChla gC ⁻¹
GREENS energy type	0.033 gChla gC ⁻¹
GREENS nitrogen type	0.025 gChla gC ⁻¹
GREENS phosphorus type	0.025 gChla gC ⁻¹
BLUEGRN energy type	0.033 gChla gC ⁻¹
BLUEGRN nitrogen type	0.022 gChla gC ⁻¹
BLUEGRN phosphorus type	0.022 gChla gC ⁻¹

TABLE 3.15 : Coefficients stœchiométriques chlorophylle-a sur carbone des espèces phytoplanctoniques dans le modèle écologique Delft3D-ECO d'après Los (2009)

n est le nombre de valeurs des séries temporelles, S est la variable simulée et O est la variable mesurée. ME , MAE et $RMSE$ sont exprimées dans la même unité que la variable et R^2 en %.

Pour synthétiser les différents indicateurs de performance, le diagramme de Taylor est utilisé. Il fournit une synthèse de deux indicateurs : le coefficient de corrélation linéaire et l'écart type. Un indice de performance global est aussi calculé (Taylor, 2001).

3.5 Variabilité de l'état écologique d'un plan d'eau

Un objectif de ce travail est de montrer l'apport de la modélisation 3D dans l'évaluation de l'incertitude de l'évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau liée au choix des dates de campagnes de mesure et à l'emplacement de la station de prélèvement. Pour atteindre cet objectif, le protocole DCE est appliqué aux résultats des simulations numériques du Léman pour estimer la variabilité de l'évaluation de son état écologique.

Les opérations suivantes sont réalisées de la même façon dans toutes les mailles du domaine de calcul et pour tous les jours de l'année simulée. D'abord, la profondeur de la base de la zone euphotique simulée est calculée en considérant que 1% de l'intensité lumineuse de surface est disponible à cette profondeur. A partir de ces profondeurs, les valeurs moyennes sur la profondeur de la zone euphotique des quatre variables simulées, Chla, NH₄, NO₃ et P_{tot}, peuvent ainsi ensuite être calculées. La profondeur de disque de Secchi simulée, de son côté, est calculée en considérant que 15% de l'intensité lumineuse de surface est disponible à cette profondeur (Lemmin, 1995).

Mille combinaisons de quatre dates de prélèvement possibles sont tirées au sort dans les quatre fenêtres temporelles conformes au protocole DCE (figure 3.11), ces dates pouvant être assimilées à des dates de prélèvement virtuel. En combinant les valeurs moyennes dans la zone euphotique des cinq variables et les mille combinaisons de quatre dates, mille valeurs de l'état écologique du lac sont ainsi calculées dans chacune des mailles du domaine de calcul pour les cinq variables simulées. Cette méthode permet de calculer la

probabilité qu'une maille donne un état donné.

Un autre objectif de ce travail est de montrer l'apport de la modélisation 3D dans l'évaluation de la représentativité d'un point de prélèvement d'un plan d'eau. Pour cela, les résultats de simulations numériques du Léman sont utilisés. Pour toutes les combinaisons de quatre dates tirées aléatoirement, un état écologique du lac qualifié de médian est calculé en prenant la valeur médiane des états de toutes les mailles du domaine de calcul. Une maille est considérée représentative du lac si elle donne le même état que l'état médian. Autrement, elle est considérée non représentative du lac. Cette méthode permet de calculer la probabilité qu'une maille donne le même état que l'état médian du lac en l'appliquant sur les mille combinaisons de dates réalisées.

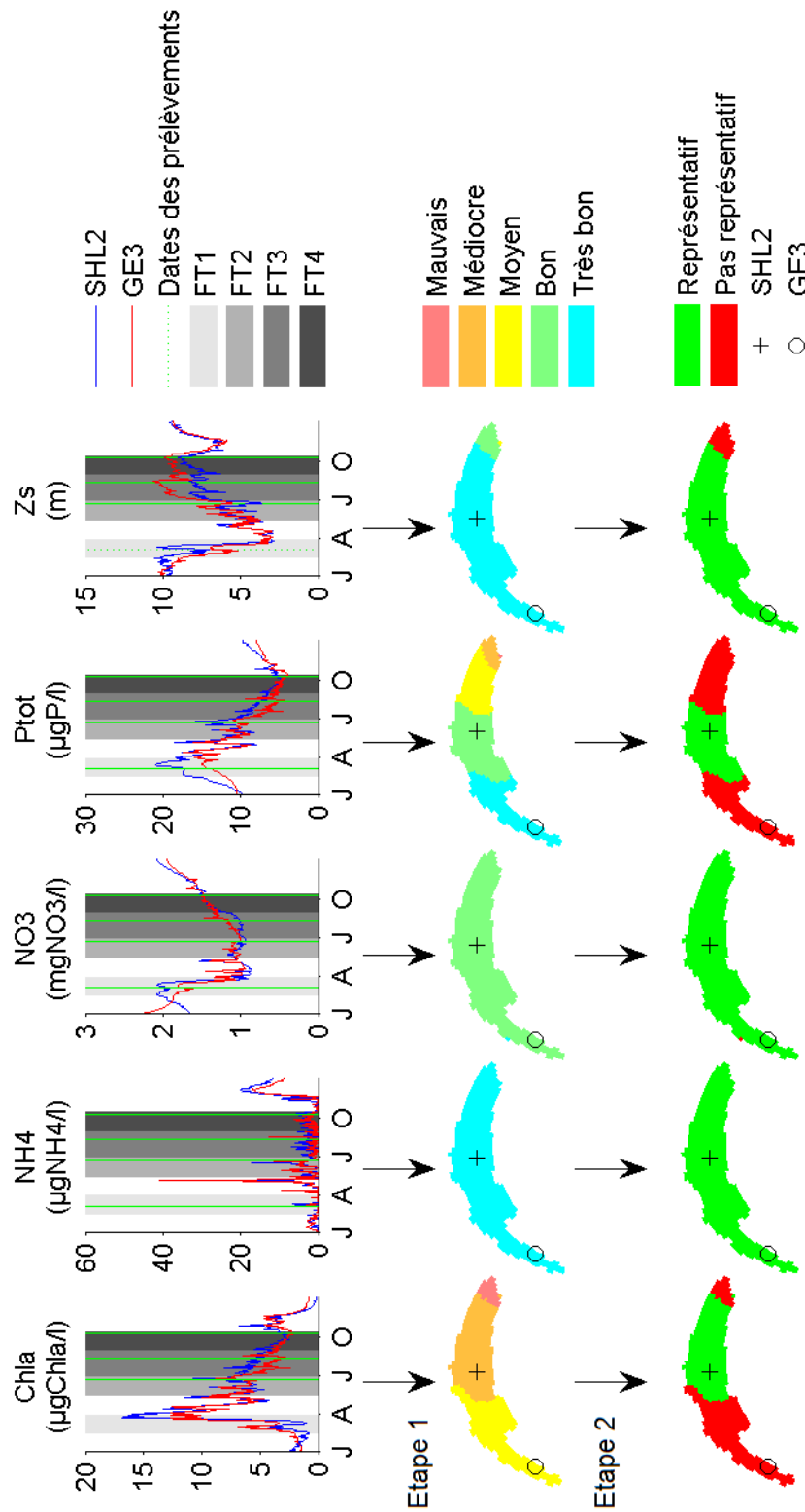


FIGURE 3.11 : Illustration de la méthode d'évaluation de la variabilité de l'état écologique d'un plan d'eau liée au choix des dates de campagnes de mesure et du point de prélèvement - Calcul des sous-états écologiques basés sur la concentration en chlorophylle-a (Chla), en ammonium (NH4), en nitrate (NO3), en phosphore total (Ptot) et sur la profondeur de disque de Secchi (Zs) dans chaque maille du domaine de calcul (Etape 1) - Calcul de la représentativité de chaque maille pour chaque variable (Etape 2)

Chapitre 4

Caractérisation expérimentale et modélisation tridimensionnelle du fonctionnement physique du lac de Créteil

La majorité des plans d'eau français dont l'état écologique doit être évalué dans le cadre de la directive-cadre européenne sur l'eau (DCE) présente une superficie comprise entre 50 ha et 100 ha. Or, la connaissance du fonctionnement de ces milieux relativement petits et peu profonds est limitée car on considère souvent que ces plans d'eau ont un fonctionnement homogène horizontalement, voire dans les trois directions spatiales (réacteur homogène).

L'objectif de ce chapitre est de caractériser le fonctionnement physique du lac de Créteil, un lac urbain de 42 ha peu profond, donc proche de la limite inférieure des plans d'eau DCE en terme de superficie (même s'il n'en fait pas partie), à partir des mesures acquises qui sont présentées au chapitre 3.

L'analyse des données météorologiques est présentée dans la section 4.1, le fonctionnement physique du lac est présenté dans la section 4.2, les résultats de la modélisation hydrodynamique tridimensionnelle sont présentés dans la section 4.3 et l'approfondissement des capacités du modèle à prévoir la stratification thermique et les ondes internes est enfin présentée dans la section 4.4.

4.1 Météorologie

4.1.1 Mesures de la station du lac de Créteil

Les huit variables météorologiques présentées dans cette sous-section ont été enregistrées toutes les trente secondes à deux mètres au-dessus de la surface du lac de Créteil au point C. Elles sont tracées sur la période du 11 mai 2012 au 7 novembre 2014 sur la figure 4.1. Les courbes de distribution de cinq d'entre elles sont présentées sur la figure 4.2.

Ces courbes de distribution sont tracées en utilisant les données de 2013 pour couvrir de la même manière les quatre saisons. Une analyse mensuelle des variables météorologiques présentées dans cette sous-section est aussi présentée en annexe D.

Une direction du vent nulle ($\alpha = 0^\circ$) correspond à un vent du nord, $\alpha = 90^\circ$ correspond à un vent d'est, $\alpha = 180^\circ$ correspond à un vent du sud et $\alpha = 270^\circ$ correspond à un vent d'ouest. La représentation sous forme de série temporelle montre que la direction du vent fluctue rapidement sur toute sa gamme de mesure, entre 0 et 360° (figure 4.1). Pour déterminer la direction du vent principale, la courbe de distribution d' α avec une résolution d' 1° est présentée sur la figure 4.2 et la rose des vents est tracée sur la figure 4.3. Deux directions du vent principales apparaissent. L'une est centrée sur 181° (vent du sud) et l'autre sur 343° (vent du nord-nord-ouest). Elles sont représentées par les deux lignes tiretées verticales sur la figure 4.2.

La courbe de distribution de la vitesse du vent (U_a) avec une résolution de $0,1 \text{ m s}^{-1}$ est présentée sur la figure 4.2. Sa valeur maximale valait $14,1 \text{ m s}^{-1}$ le 7 février 2014 quand le vent soufflait du sud. En 2013, U_a était comprise entre 0 et 1 m s^{-1} 14% du temps, entre 1 et 2 m s^{-1} 30% du temps, entre 2 et 3 m s^{-1} 26% du temps, entre 3 et 4 m s^{-1} 16% du temps, entre 4 et 5 m s^{-1} 8% du temps et 6% du temps supérieur à 5 m s^{-1} . Sa valeur médiane est $2,3 \text{ m s}^{-1}$. Pour détecter les directions dans lesquelles la vitesse du vent est maximale, U_a et α sont aussi présentés sous forme d'un graphique de dispersion sur la figure 4.4. Les deux directions principales détectées précédemment sont représentées par les deux lignes tiretées verticales. Elles correspondent aux vitesses de vent les plus élevées.

La courbe de distribution de la pression atmosphérique (P_{atm}) avec une résolution de $0,1 \text{ hPa}$ est présentée sur la figure 4.2. Sa valeur médiane en 2013, $1013,1 \text{ hPa}$, est représentée par la ligne verticale tiretée. P_{atm} valait au minimum $979,4 \text{ hPa}$ le 1^{er} novembre 2012, au maximum $1036,6 \text{ hPa}$ les 3 et 4 janvier 2013.

La courbe de distribution de la température de l'air (T_a) avec une résolution de $0,1^\circ\text{C}$ est présentée sur la figure 4.2. Sa valeur médiane en 2013, $12,0^\circ\text{C}$, est représentée par la ligne verticale tiretée. T_a valait au minimum $-4,7^\circ\text{C}$ le 4 mars 2013 au matin et au maximum $37,0^\circ\text{C}$ le 18 août 2012.

La courbe de distribution de l'humidité relative (Φ) avec une résolution de $0,1\%$ est présentée sur la figure 4.2. Sa valeur médiane en 2013, $72,1\%$, est représentée par la ligne verticale tiretée. Φ valait au minimum $16,9\%$ le 9 septembre 2012 et au maximum $96,3\%$ le 14 juin 2012.

La hauteur de précipitation (P), la durée de précipitation (PD) et l'intensité de précipitation (PI) sont tracées sur la figure 4.1. Le cumul de hauteur mensuel maximal valait $95,63 \text{ mm}$ en mai 2012 bien que les mesures n'aient commencé que le 11 mai 2012. Cela est dû à une très forte pluie enregistrée le 28 mai 2012. Le cumul de durée mensuel minimal valait $4 \text{ h } 44 \text{ min } 40 \text{ s}$ en septembre 2014 et le maximum valait $2 \text{ j } 01 \text{ h } 8 \text{ min } 40 \text{ s}$ en mai 2013. Enfin, l'intensité maximale valait $113,8 \text{ mm h}^{-1}$ le 7 juillet 2012.

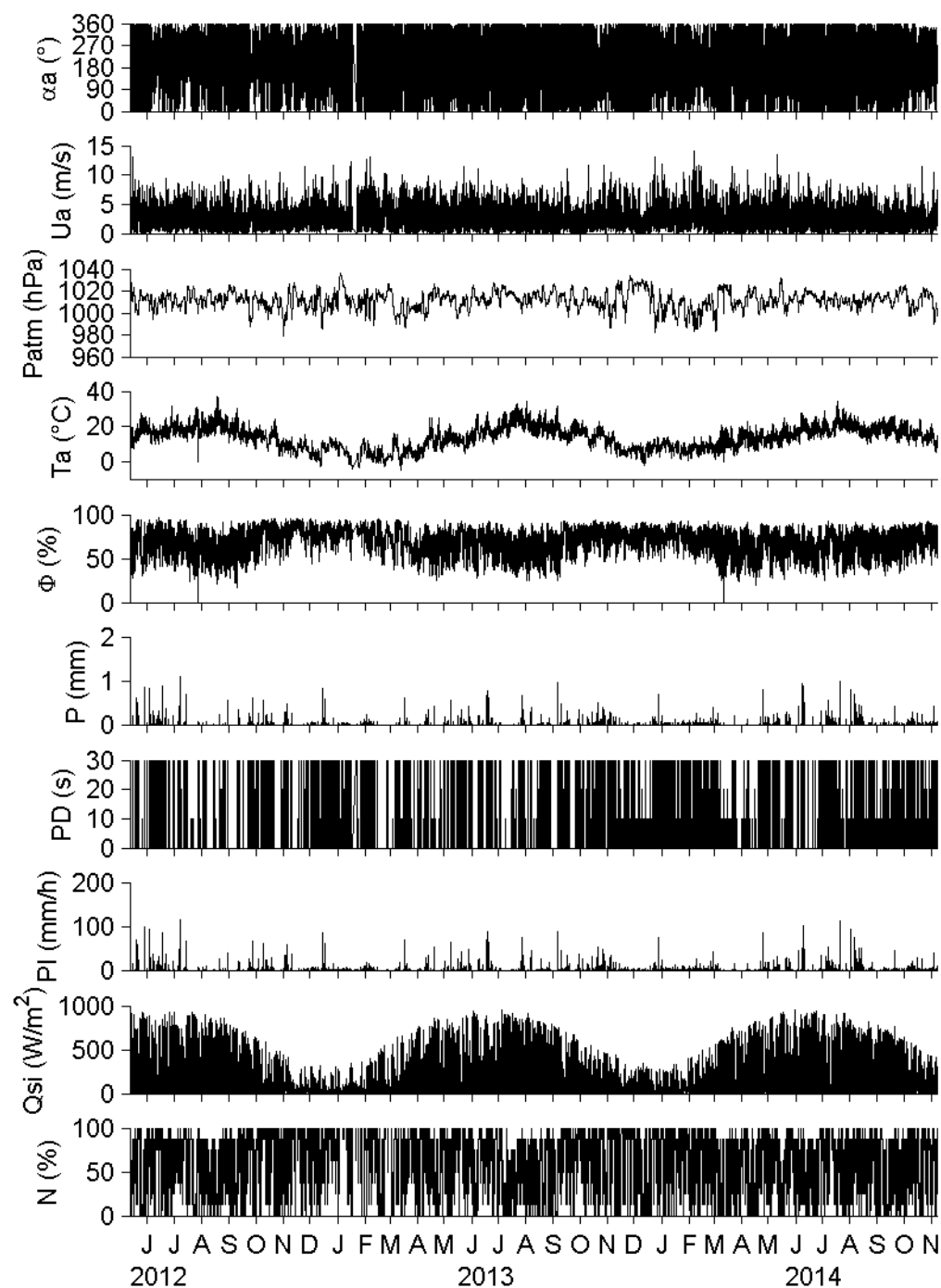


FIGURE 4.1 : Variables météorologiques enregistrées par la station du lac de Créteil : direction et vitesse du vent (αa et Ua), pression atmosphérique ($Patm$), température de l'air (Ta), humidité relative (Φ), hauteur, durée et intensité des précipitations (P , PD et PI), rayonnement solaire incident (Qsi) et nébulosité (N)

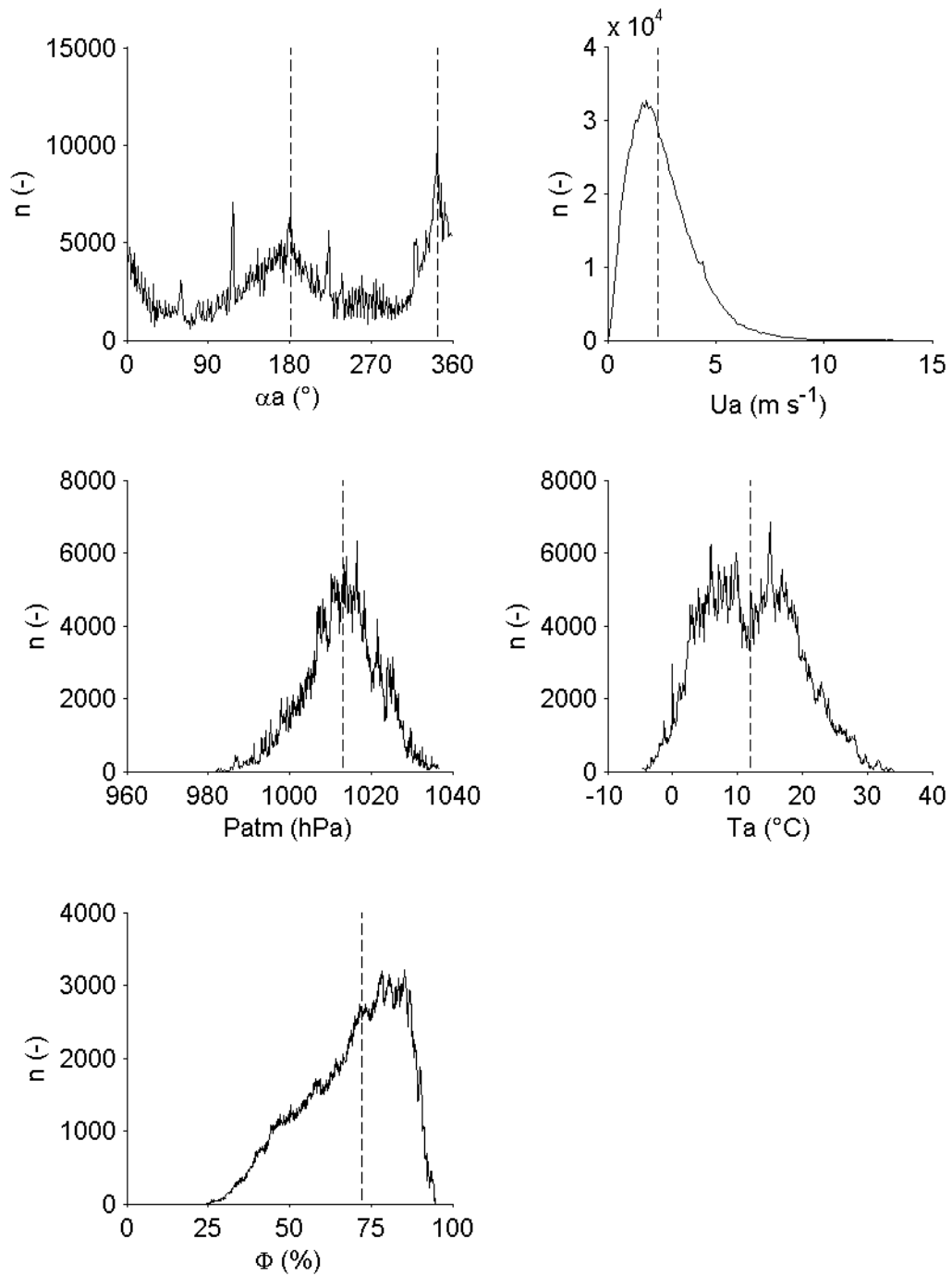


FIGURE 4.2 : Courbes de distribution des variables météorologiques enregistrées par la station du lac de Créteil en 2013 : direction et vitesse du vent (αa et Ua), pression atmosphérique ($Patm$), température de l'air (Ta) et humidité relative (Φ)

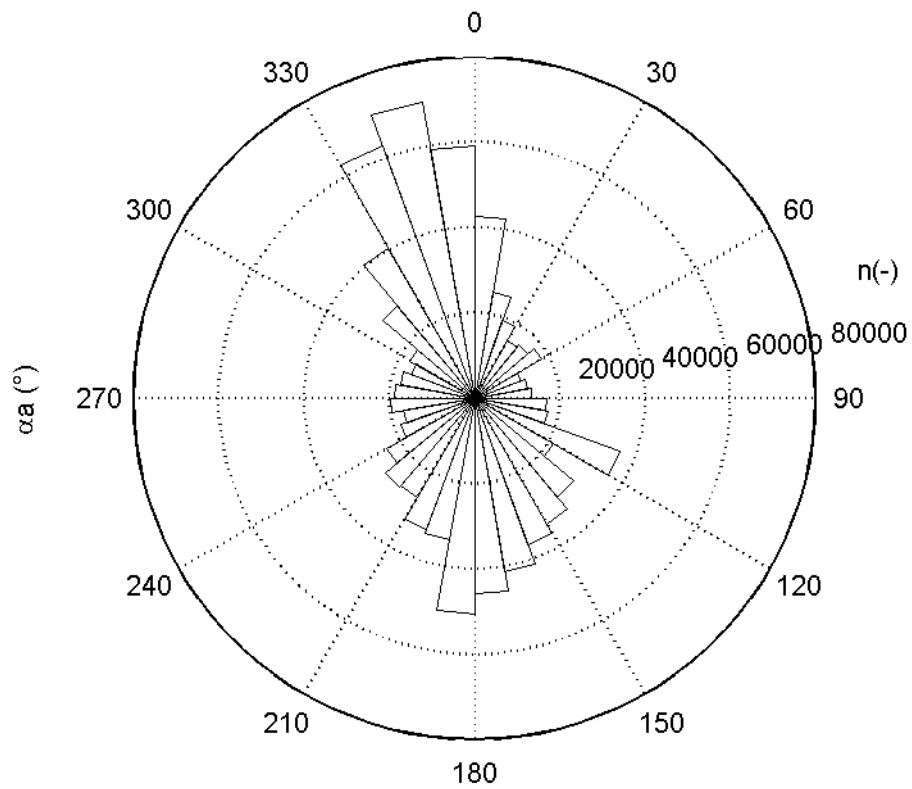


FIGURE 4.3 : Rose des vents d'après la direction du vent (α_a) enregistrée par la station du lac de Créteil en 2013

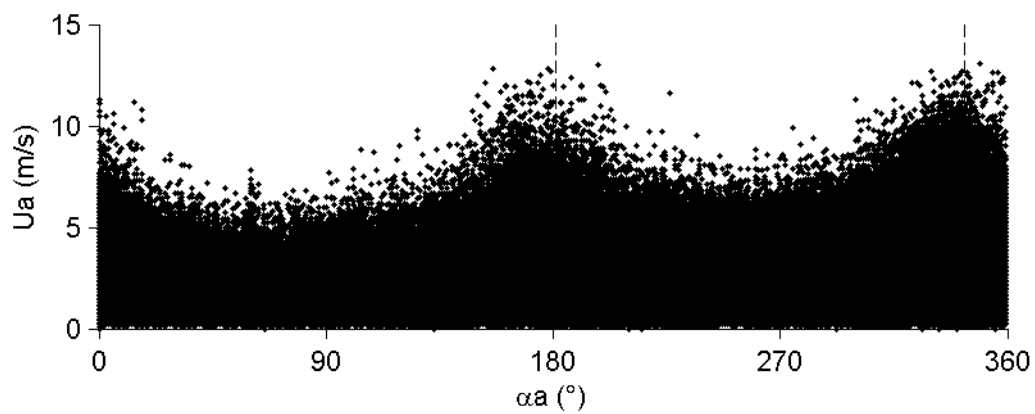


FIGURE 4.4 : Graphique de dispersion de la vitesse du vent (U_a) et de la direction du vent (α_a) enregistrées par la station du lac de Créteil en 2013

	1-14 juin 2012	1-14 décembre 2013
α_a (°)	32	71
U (m/s)	1,2	0,9
Patm (hPa)	6,8	7,3
Ta (°C)	0,9	1,4
Φ (%)	4,9	7,4
P (mm)	0,10	0,01
PD	4 min 29 s	2 min 35 s

TABLE 4.1 : Valeurs moyennes des écarts absolus entre les variables météorologiques enregistrées par la station du lac de Créteil et les données Météo France mesurées à l'aéroport d'Orly en été du 1 au 14 juin 2012 et en hiver du 1 au 14 décembre 2013

4.1.2 Mesures complémentaires de l'aéroport d'Orly

Le rayonnement solaire incident horaire (Q_{si}) et la nébulosité (N) sont des données Météo France enregistrées à l'aéroport d'Orly. Elle sont tracées en-dessous des variables météorologiques de la station du lac de Créteil sur la même période de temps, du 11 mai 2012 au 7 novembre 2014 (figure 4.1). Le rayonnement solaire incident horaire donné en $J\ cm^{-2}$ a été converti en $W\ m^{-2}$ en le multipliant par $10000/3600$. Il valait au maximum $953\ W\ m^{-2}$ le 5 juillet 2013 à 13 h UTC. La nébulosité horaire donnée en octas a été convertie en % en la multipliant par $100/8$ après avoir remplacé les valeurs qui correspondaient au brouillard (9) par une interpolation linéaire. Elle varie entre 0 et 100%.

4.1.3 Comparaison des mesures au-dessus du lac de Créteil et à l'aéroport d'Orly

Les sept variables météorologiques, α_a , U_a , $Patm$, T_a , Φ , P et PD , enregistrée par la station du lac de Créteil ont été comparées aux données Météo France mesurées à l'aéroport d'Orly situé à 10 km à l'ouest pour vérifier que les capteurs installés sur le lac de Créteil ont fonctionné correctement. Cette comparaison basée sur des valeurs horaires et réalisée sur deux périodes de temps, la première du 1 au 14 juin 2012, environ 3 semaines après l'installation, et la seconde du 1 au 14 décembre 2013, environ 1 an et demi plus tard, est présentée sur les figures 4.5 et 4.6. Les valeurs moyennes des écarts absolus sont présentés dans le tableau 4.1.

L'évolution temporelle de toutes les variables est semblable au lac de Créteil et à l'aéroport d'Orly pour les deux périodes. Cependant, la vitesse du vent (U_a) est supérieur à Orly puisque cette variable y est mesurée à 10 m de haut alors qu'au lac de Créteil, elle est mesurée à 2 m au dessus du lac. Les valeurs moyennes des écarts absolus ont légèrement augmenté de juin 2012 à décembre 2013 pour quatre variables, α_a , $Patm$, T_a et Φ . Cela peut être dû soit à des différences de conditions environnementales entre l'été et l'hiver, soit à une dérive des capteurs. L'écart de 6,8 hPa en juin 2012 et de 7,3 hPa en décembre 2013 sur la variable $Patm$ correspond à la différence d'altitude entre le lac

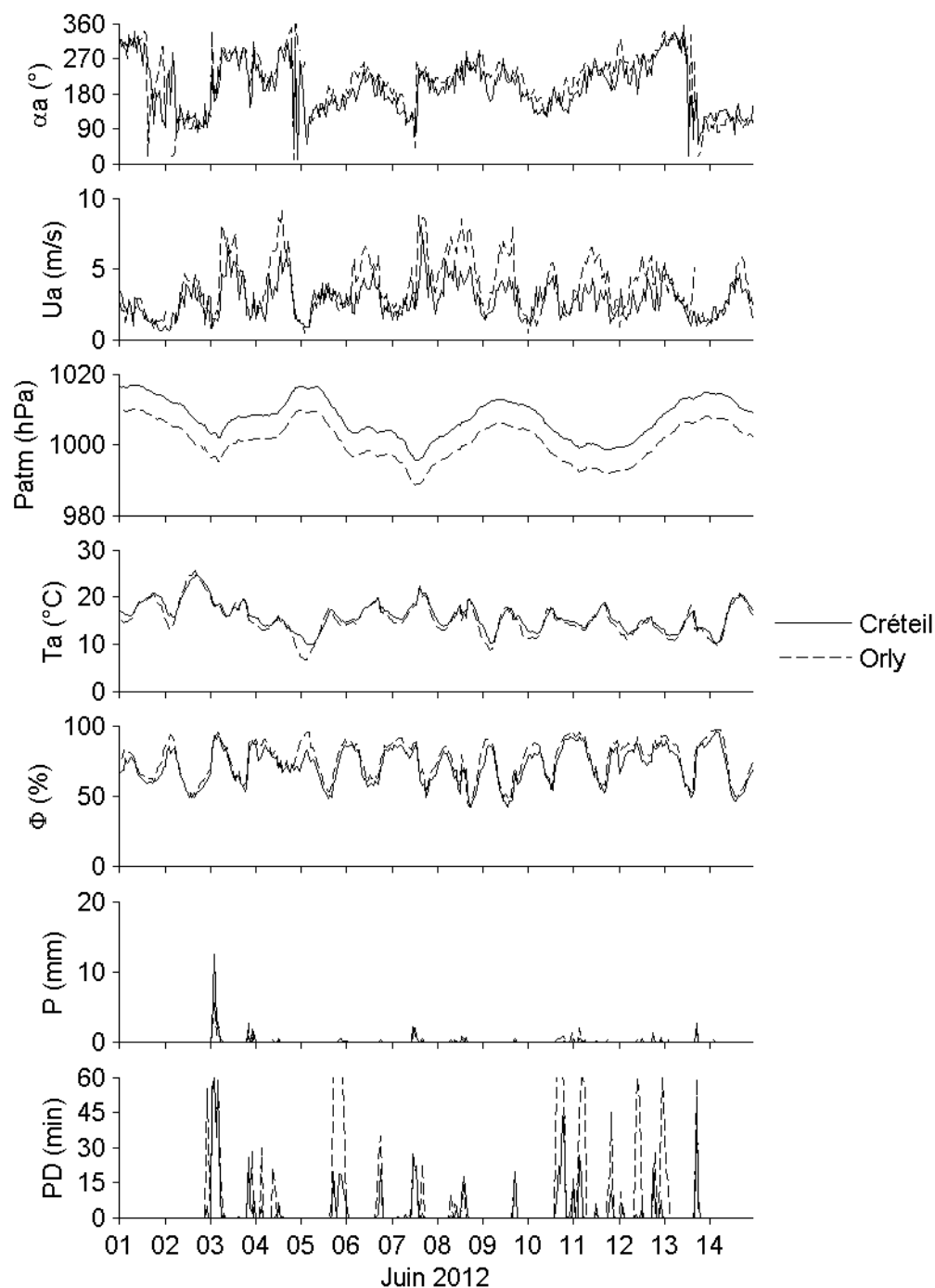


FIGURE 4.5 : Comparaison entre les variables météorologiques enregistrées par la station du lac de Créteil et les données Météo France mesurées à l'aéroport d'Orly du 1 au 14 juin 2012 : direction et vitesse du vent (α_a et U_a), pression atmosphérique (P_{atm}), température de l'air (T_a), humidité relative (Φ), hauteur et durée des précipitations (P et PD)

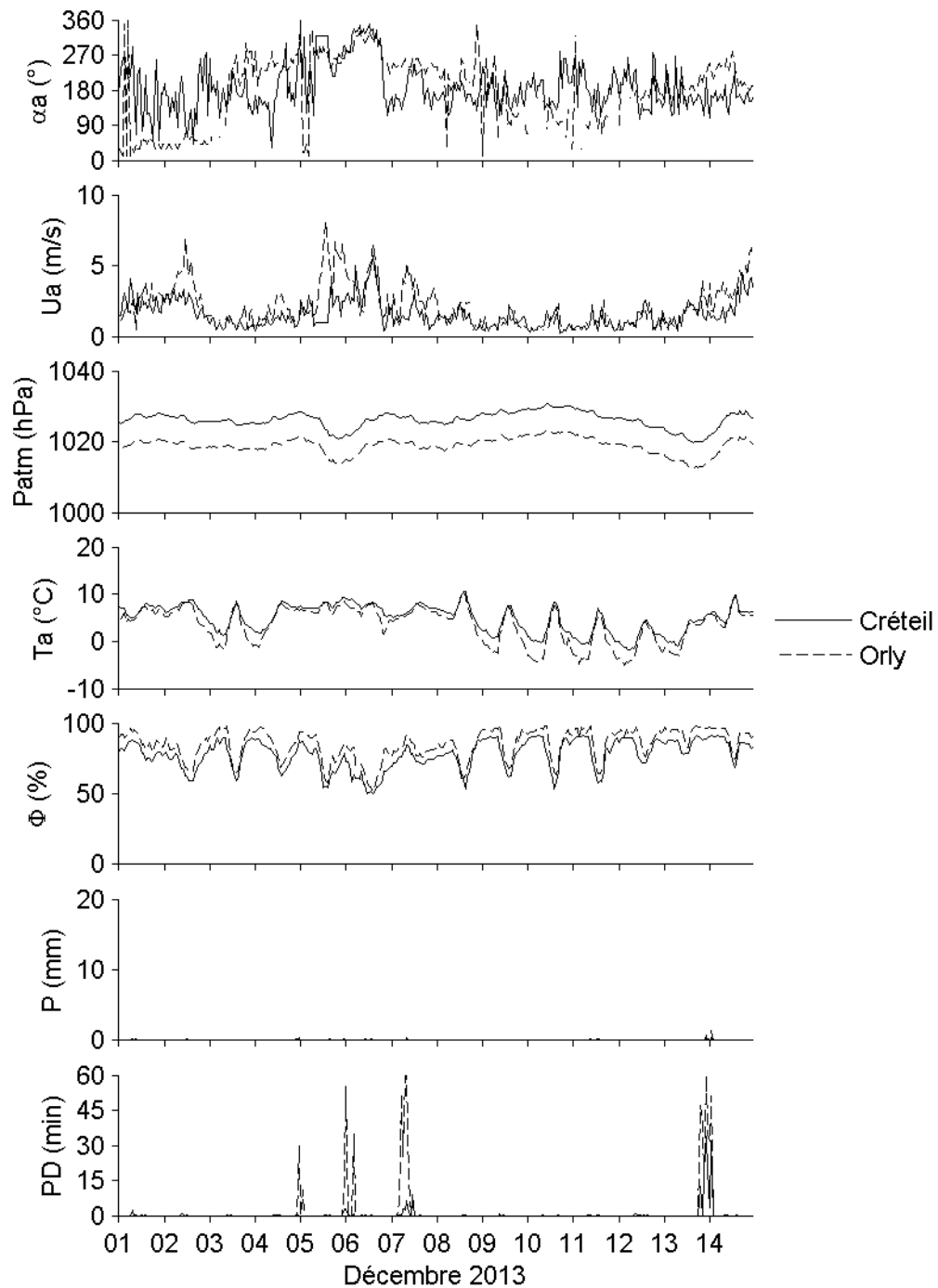


FIGURE 4.6 : Comparaison entre les variables météorologiques enregistrées par la station du lac de Créteil et les données Météo France mesurées à l'aéroport d'Orly du 1 au 14 décembre 2013 : direction et vitesse du vent (α et U_a), pression atmosphérique (P_{atm}), température de l'air (T_a), humidité relative (Φ), hauteur et durée des précipitations (P et PD)

de Créteil (30 m) et l'aéroport d'Orly (89 m), soit environ 60 m. En effet, en considérant la masse volumique de l'air égale à $1,2 \text{ kg m}^{-3}$, l'accélération de la pesanteur égale à $9,81 \text{ m s}^{-2}$ et cette différence d'altitude, on trouve un écart théorique de 7,1 hPa.

Cette comparaison permettrait aussi d'étudier de façon précise l'impact des lacs sur l'îlot de chaleur/fraîcheur en milieu urbain. La présence de plans d'eau ne contribuerait pas en effet systématiquement à une diminution de l'îlot de chaleur en milieu urbain car d'après une étude de modélisation, ces surfaces auraient tendance à renforcer la sensation de chaleur en automne et aussi pendant la nuit (Theeuwes et al., 2013).

4.2 Fonctionnement thermique et hydrodynamique

4.2.1 Température de l'eau et stratification thermique

La température de l'eau mesurée à l'heure ronde au points C (point central dans la zone la plus profonde), N (au nord), P (face au rejet d'eaux pluviales) et R (au sud) à différentes profondeurs est tracée sur la figure 4.7 entre le 11 mai 2012 et le 7 novembre 2014. Au point C, la température minimale valait $2,63 \text{ }^\circ\text{C}$ dans la nuit du 27 au 28 janvier 2013 et la température maximale $27,74 \text{ }^\circ\text{C}$ le 27 juillet 2013 à 0,5 m de profondeur.

Le lac de Créteil est polymictique. Au point C, en définissant un jour stratifié si la différence entre la température journalière (moyenne de la température sur une journée) à 0,5 m et 4,5 m de profondeur est supérieure ou égale à $0,5 \text{ }^\circ\text{C}$, et à l'inverse, un jour mélangé si cette différence est inférieure à $0,5 \text{ }^\circ\text{C}$, il y a eu 100 jours stratifiés et 134 jours mélangés entre le 12 mai et le 31 décembre 2013, 127 jours stratifiés et 234 jours mélangés entre le 1^{er} janvier et le 31 décembre 2013 (sans tenir compte du 16 au 22 janvier) et 118 jours stratifiés et 172 jours mélangés entre le 1^{er} janvier et le 7 novembre 2014 (figure 4.8). Cette méthode de comptage est inspirée de Kerimoglu and Rinke (2013). En 2012, quatre périodes de stratification thermique de plus d'une semaine ont été mesurées entre mai et août. En 2013, six épisodes de plus d'une semaine ont été mesurés entre avril et septembre et en 2014, trois épisodes de plus d'une semaine ont été mesurés entre juin et juillet. La plus longue période de stratification a duré 40 jours du 1^{er} juillet au 9 août 2013. La différence de température la plus grande entre 0,5 m et 4,5 m de profondeur était $6,82 \text{ }^\circ\text{C}$ le 9 juillet 2013. Les interruptions de stratification thermique peuvent être dues à une vitesse de vent élevée, à une diminution de la température de l'air, à un épisode pluvieux et souvent à une combinaison des trois (figure C.5). Le comportement d'un lac peu profond est donc beaucoup plus variable d'une année sur l'autre que dans un lac profond pour lesquels on observe une stratification saisonnière (Lemmin, 1995). Des périodes de stratification peuvent aussi être observées dans les petits plans d'eau en toute saison à part l'hiver ce qui rejoint les résultats de Song et al. (2013) qui ont mesurés de périodes de stratification forte dans des petites retenues peu profondes.

Les courbes de distribution de la température aux cinq profondeurs avec une résolution de $1 \text{ }^\circ\text{C}$ sont présentées sur la figure 4.9. En-dessous de $16 \text{ }^\circ\text{C}$, il n'y a pas de différences majeures entre les cinq profondeurs, c'est-à-dire qu'il y a la même probabilité d'avoir une température donnée à une profondeur donnée. Par contre, la probabilité

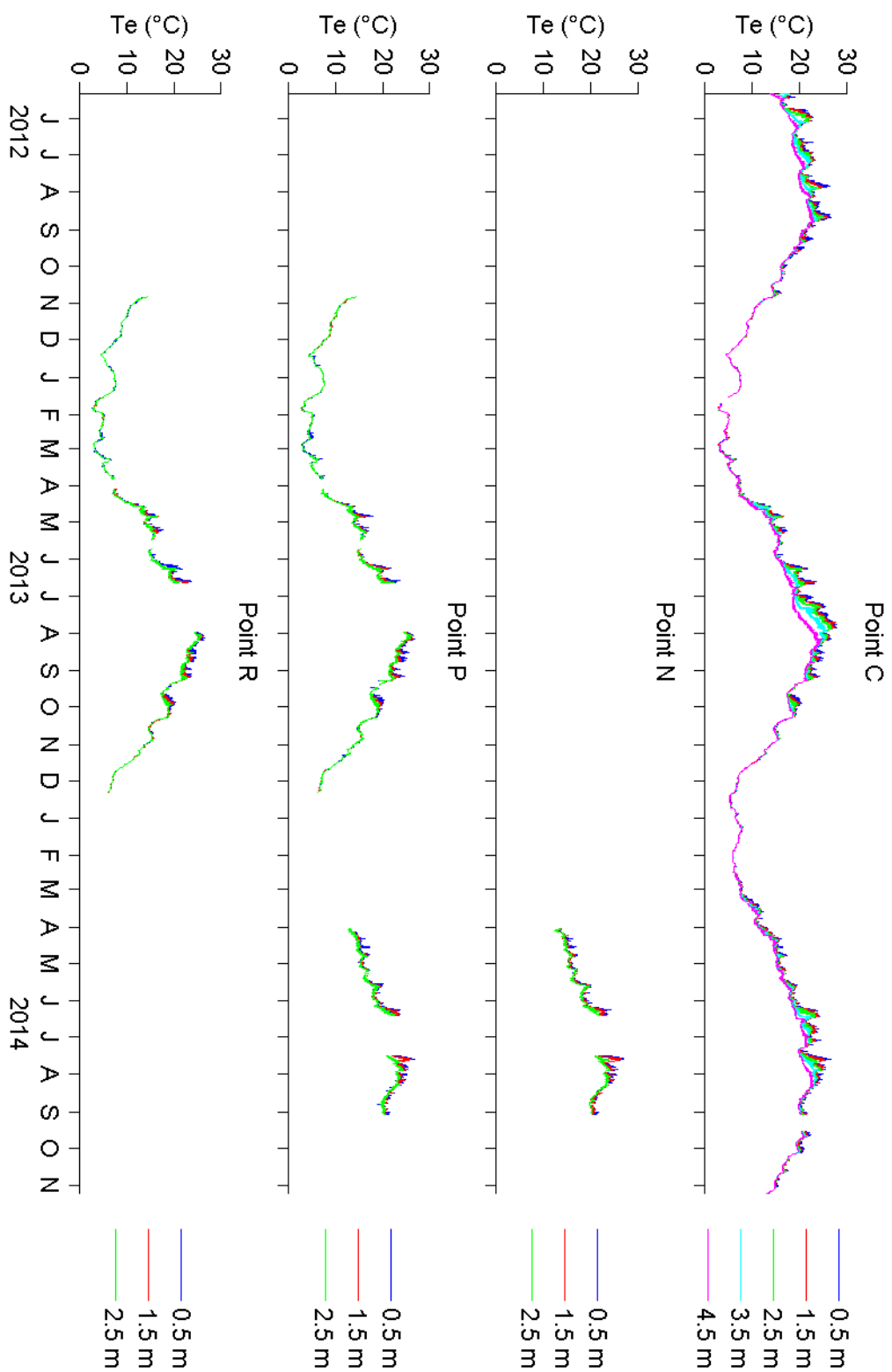


FIGURE 4.7 : Température de l'eau (T_e) mesurée dans le lac de Créteil aux points C, N, P et R

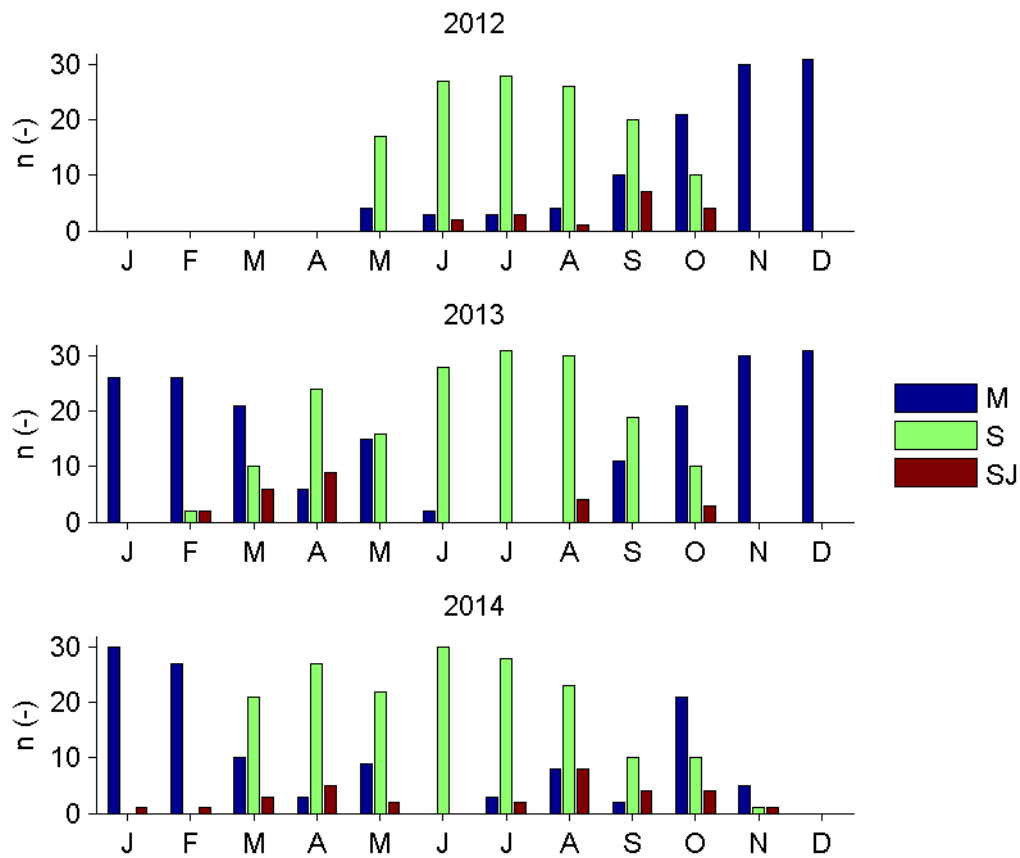


FIGURE 4.8 : Nombre de jours mélangés (M), nombre de jours stratifiés (S) et nombre de jours présentant une stratification thermique journalière (SJ) d'après la température de l'eau mesurée dans le lac de Créteil au point C

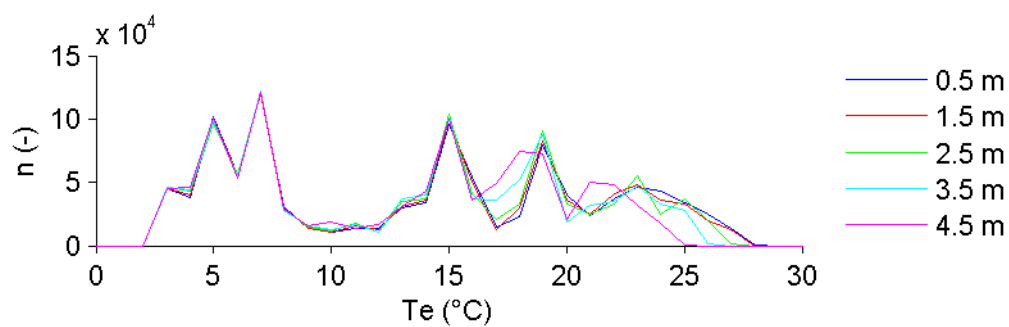


FIGURE 4.9 : Courbes de distribution de la température de l'eau mesurée dans le lac de Créteil au point C d'après les données de 2013

	Point N-P		Point N-C		Point P-C		Point P-R		Point C-R	
	μ	σ	μ	σ	μ	σ	μ	σ	μ	σ
0,5 m	-0,02	0,25	-0,01	0,34	0,01	0,20	0,01	0,22	-0,00	0,14
1,5 m	-0,01	0,25	-0,00	0,40	0,02	0,21	0,01	0,24	-0,01	0,15
2,5 m	-0,05	0,28	-0,07	0,43	-0,00	0,21	-0,00	0,24	0,00	0,14

TABLE 4.2 : Valeurs moyennes (μ) et des écarts types (σ) en $^{\circ}\text{C}$ des différences horizontales de température de l'eau mesurées dans le lac de Créteil entre les points N, P, C et R à trois profondeurs, 0,5, 1.5 et 2.5 m

d'avoir une température comprise entre 16 et 22 $^{\circ}\text{C}$ est plus grande à 4,5 m de profondeur, qu'à 3,5 m, 2,5 m, 1,5 m et 0,5 m. A l'inverse, la probabilité d'avoir une température supérieure à 22 $^{\circ}\text{C}$ est plus grande à 0,5 m de profondeur, qu'à 1,5 m, 2,5 m, 3,5 m et 4,5 m. En effet, il n'y a pas de stratification thermique quand la température de l'eau prise est inférieure à 16 $^{\circ}\text{C}$, il y en a seulement des faibles et courtes au début de l'année quand le lac se réchauffe. Quand la colonne d'eau est mélangée, la température de l'eau est le plus souvent inférieure ou égale à 7 $^{\circ}\text{C}$ ou supérieure ou égale à 15 $^{\circ}\text{C}$. La gamme de température comprise entre 7 et 15 $^{\circ}\text{C}$ correspond en effet aux périodes de transition par lesquelles le lac passe en se réchauffant rapidement au mois d'avril et en se refroidissant rapidement au mois de novembre.

4.2.2 Hétérogénéités horizontales de température

Les différences horizontales de température de l'eau mesurées entre les points N, C, P et R aux trois profondeurs, 0,5 m, 1,5 m et 2,5 m, sont tracées sur la figure 4.10 entre le 11 mai 2012 et le 7 novembre 2014. Les courbes de distribution des différences de température arrondies à 0,01 $^{\circ}\text{C}$ sont présentées figure 4.11. Ces courbes sont réalisées en prenant en compte toutes les données disponibles. Les quatre saisons ne sont donc pas couvertes de la même manière.

Pour les différences entre les points P et C, P et R et C et R, il y a moins de données à 1,5 m de profondeur car des mesures ont été perdues par défaillance du matériel (sous-section 3.2.1). La plupart du temps, aucune différence de température n'apparaît aux trois profondeurs et les distributions approchent une loi normale centrée sur 0 $^{\circ}\text{C}$. Cependant, l'écart type varie significativement en fonction des points considérés (tableau 4.2). Plus la distance qui sépare deux points est élevée, plus la valeur de l'écart type est élevée (figure 4.12). En effet, les points N et C qui sont les plus éloignés présentent les plus grandes différences et à l'inverse les points C et R qui sont les plus proches présentent les différences les plus petites. De plus, la valeur de l'écart type est plus grande à 2,5 m de profondeur qu'à 1,5 m et 0,5 m. L'étude des différences de température entre les points N et C qui présentent le plus grand écart type est approfondie dans la sous-section 4.2.4.

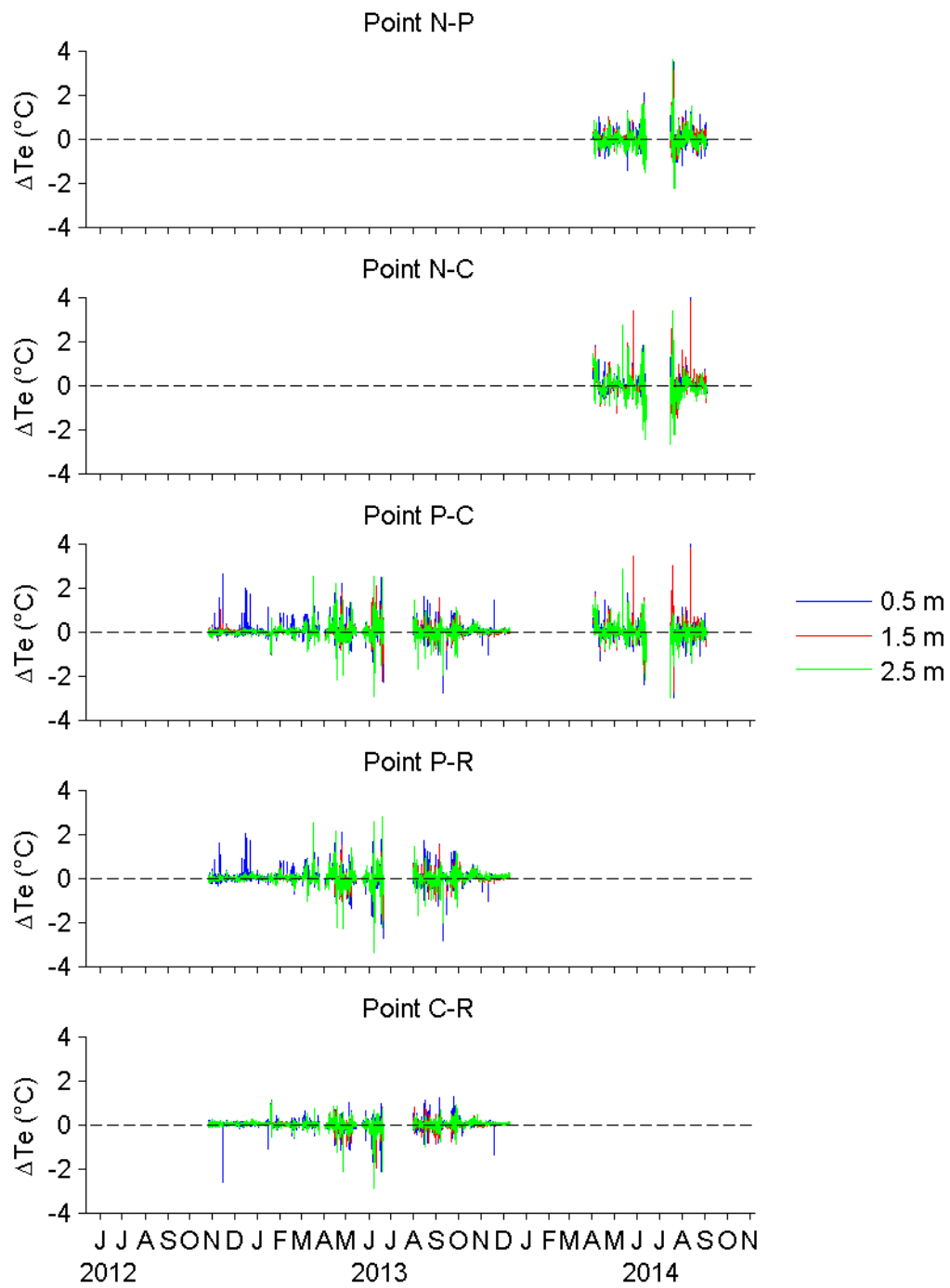


FIGURE 4.10 : Différences horizontales de température de l'eau (ΔTe) mesurées dans le lac de Créteil entre les points C, N, P et R

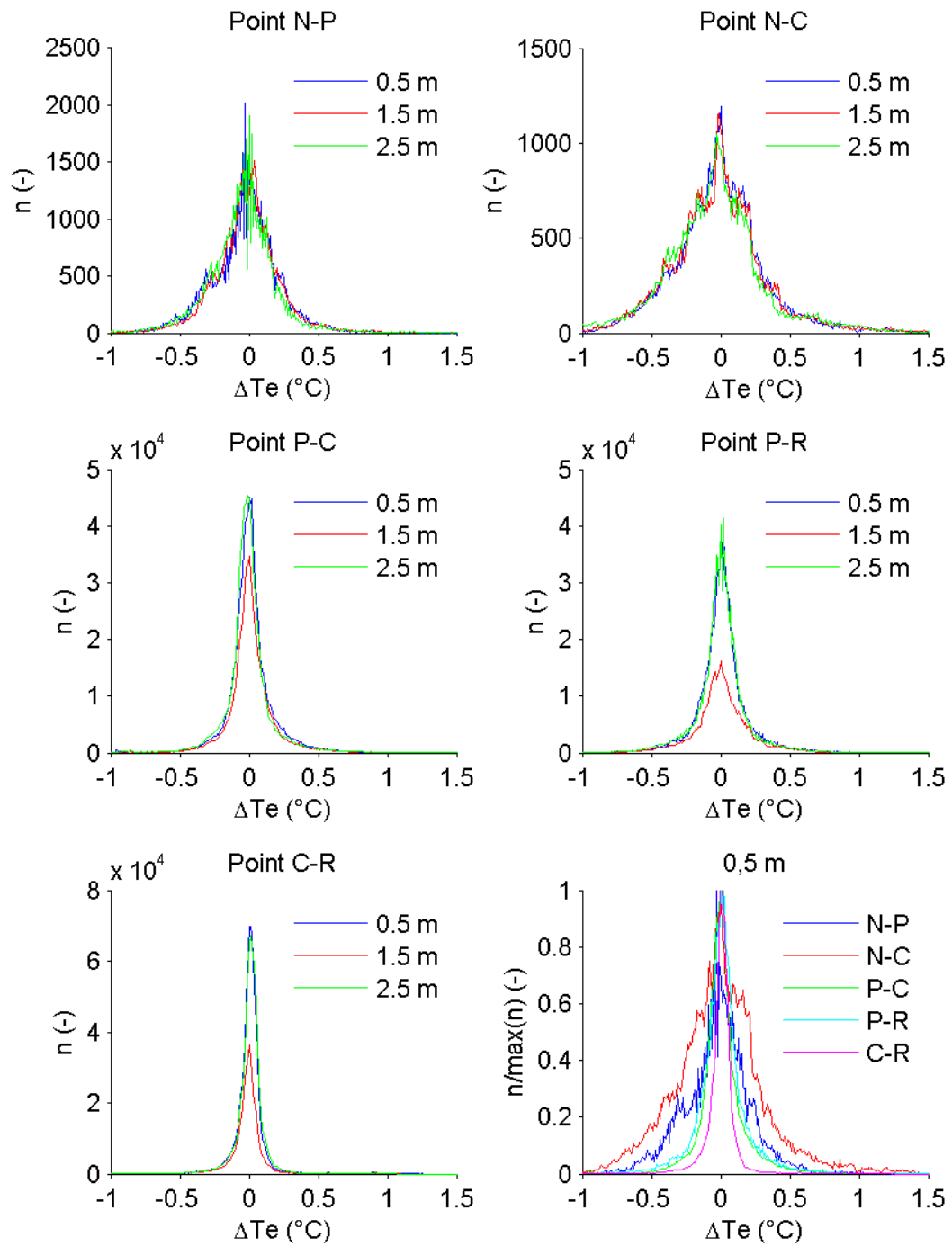


FIGURE 4.11 : Courbes de distribution des différences horizontales de température de l'eau (ΔT_e) mesurées dans le lac de Créteil entre les points C, N, P et R

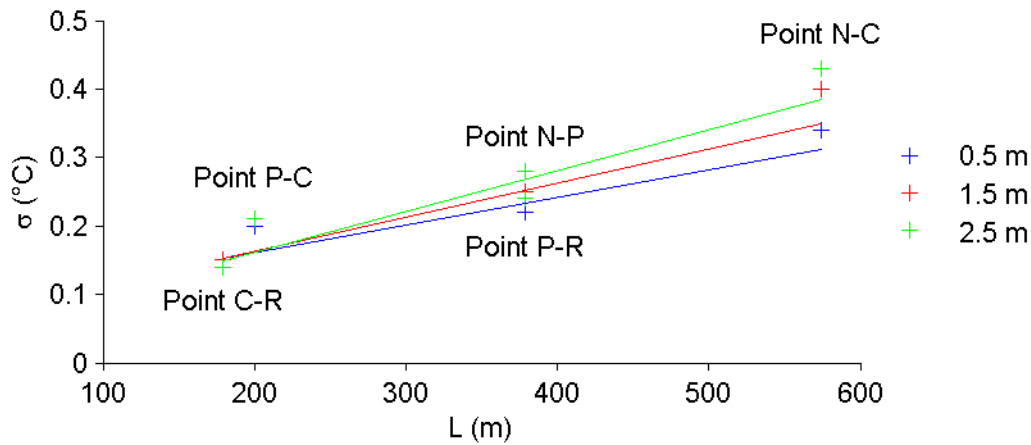


FIGURE 4.12 : Graphique de dispersion des valeurs des écarts types (σ) des différences horizontales de température de l'eau mesurées dans le lac de Créteil et de la distance (L) séparant les points C, N, P et R

4.2.3 Vitesse et direction des courants

La direction (α_e) et la vitesse (U_e) horizontales des courants mesurées au point C entre 1,5 m et 4,5 m de profondeur sont tracées sur la figure 4.13 pour les six campagnes de mesure réalisées en 2013 et 2014. Les dates de début et de fin des déploiements du courantomètre-profondeur sont présentées dans le tableau 3.4. Les courbes de distribution de α_e arrondie à 1° et de U_e arrondie à 1 cm s^{-1} sont aussi présentées figure 4.14 sous forme d'un graphique de contour réalisé en utilisant toutes les données des six campagnes de mesure. Comme pour les hétérogénéités horizontales de température, les quatre saisons ne sont donc pas couvertes de la même façon.

A 1,5 m de profondeur, α_e est le plus souvent comprise entre 180 et 270° , ce qui correspond à un courant venant d'entre le sud et l'ouest. Elle est comprise entre 0 et 90° 15% du temps, entre 90 et 180° 26% du temps, entre 180 et 270° 38% du temps et entre 370 et 360° 21% du temps. Entre 1,5 m et 3,5 m de profondeur, la direction principale correspond au sud-sud-ouest. A 4,5 m de profondeur, trois directions principales se distinguent. La première vient du sud-est, le deuxième du sud-sud-ouest et un peu moins souvent la troisième vient de l'ouest.

U_e est le plus souvent inférieure à 2 cm s^{-1} quelle que soit la profondeur. U_e est inférieur à 1 cm s^{-1} 49% du temps, compris entre 1 et 2 cm s^{-1} 37% du temps et supérieur à 3 cm s^{-1} 14% du temps. Une légère augmentation de U_e peut être notée en direction de 1,5 m de profondeur. Ceci s'explique probablement par la proximité de la surface.

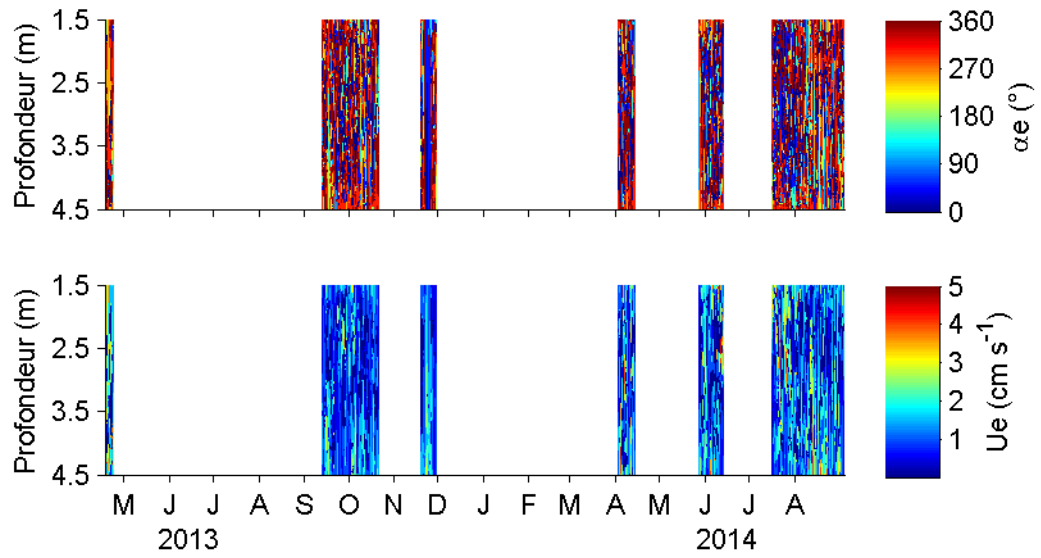


FIGURE 4.13 : Direction et vitesse des courants (α_e et U_e) mesurées dans le lac de Créteil au point C

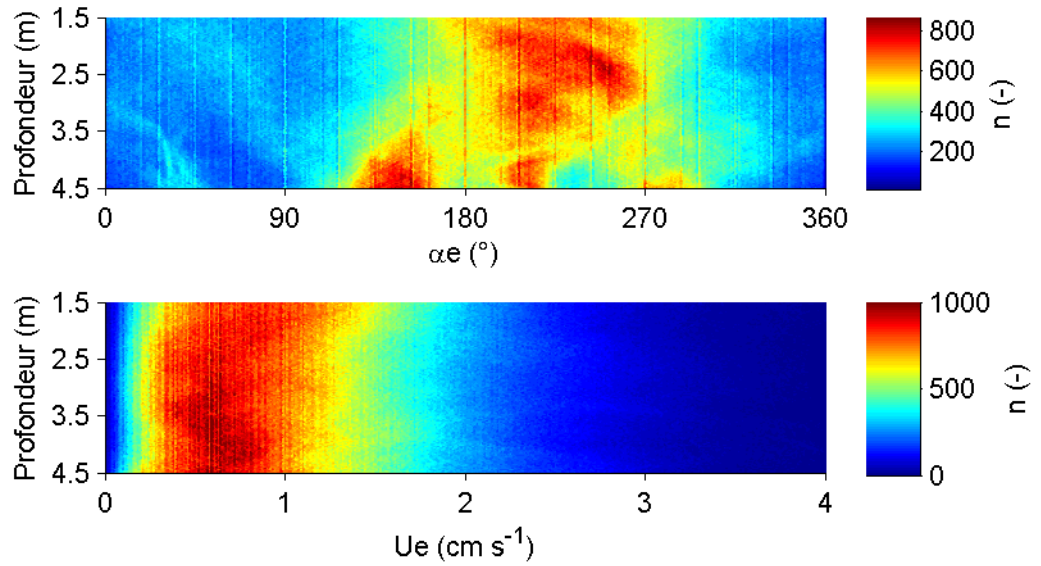


FIGURE 4.14 : Courbes de distribution de la direction et vitesse des courants (α_e et U_e) sous forme de graphiques de contour

4.2.4 Ondes internes

Les plus grandes différences de température observées précédemment entre les points N et C sont maintenant analysées plus en détail sur la figure 4.15. Entre le 9 et le 10 juin 2014, la température de l'eau au point C oscille à 2,5 m et à cette même profondeur, la température est alternativement plus élevée au point N et au point C. Ceci est caractéristique des ondes internes.

D'après les profils verticaux de température, l'amplitude de ces ondes est estimée. La température au point C à 1,5 m et 3,5 m de profondeur était relativement stable dans la nuit du 8 au 9 juin 2014 et elle valait respectivement environ 22 et 19 °C quand le passage d'une onde y est observé. La température à 2,5 m de profondeur passe brutalement de 22 à 20 °C. En supposant que la température de l'eau varie linéairement entre 1,5 m et 3,5 m, le déplacement vertical correspondant à ce changement de température est de 1,33 m. En faisant ce calcul à chaque augmentation ou diminution brutale de la température de l'eau, la valeur de l'amplitude se situe entre 1 et 2 m.

La période est calculée de façon plus précise en faisant une analyse spectrale des séries temporelles comme Vidal et al. (2007) et Pannard et al. (2011) (figure 4.16). Les résultats de l'analyse spectrale donnent une période d'environ 11 h pour tous les enregistrements à 2,5 m de profondeur. Cela signifie que ces ondes correspondent à un mouvement période de la thermocline qui est généré par des changements de direction du vent. La direction du courant est difficile à lire sur la figure 4.15 du fait des nombreux changements de direction aux petites vitesses, mais une oscillation entre 150 et 330 ° laisse penser que l'axe de ces ondes est orienté nord-nord-est.

Le fonctionnement hydrodynamique des petits lacs peu profonds peut donc être complexe. La variabilité temporelle des données météorologiques génère une alternance entre des périodes de stratification thermique et de mélange, des différences horizontales de température ainsi que des courants en trois dimensions. De plus, la variabilité inter-annuelle dans les forçages météorologiques entraîne une variabilité inter-annuelle de la polymicticité avec des nombres et des longueurs d'épisodes de stratification thermique plus ou moins grands. Peu d'études présentent de telles hétérogénéités spatiales dans un plan d'eau de cette taille. Comme pour les grands lacs, les petits lacs présentent des ondes internes. Ces résultats confirment ceux de Pannard et al. (2011) et de Mackay et al. (2011) qui ont mesuré des hétérogénéités spatiales de température de l'eau par temps calme, ces variations dépendant principalement de la profondeur de l'eau. Dans la section suivante, nous présentons l'application d'un modèle hydrodynamique tridimensionnel sur le lac de Créteil pour reproduire ces observations.

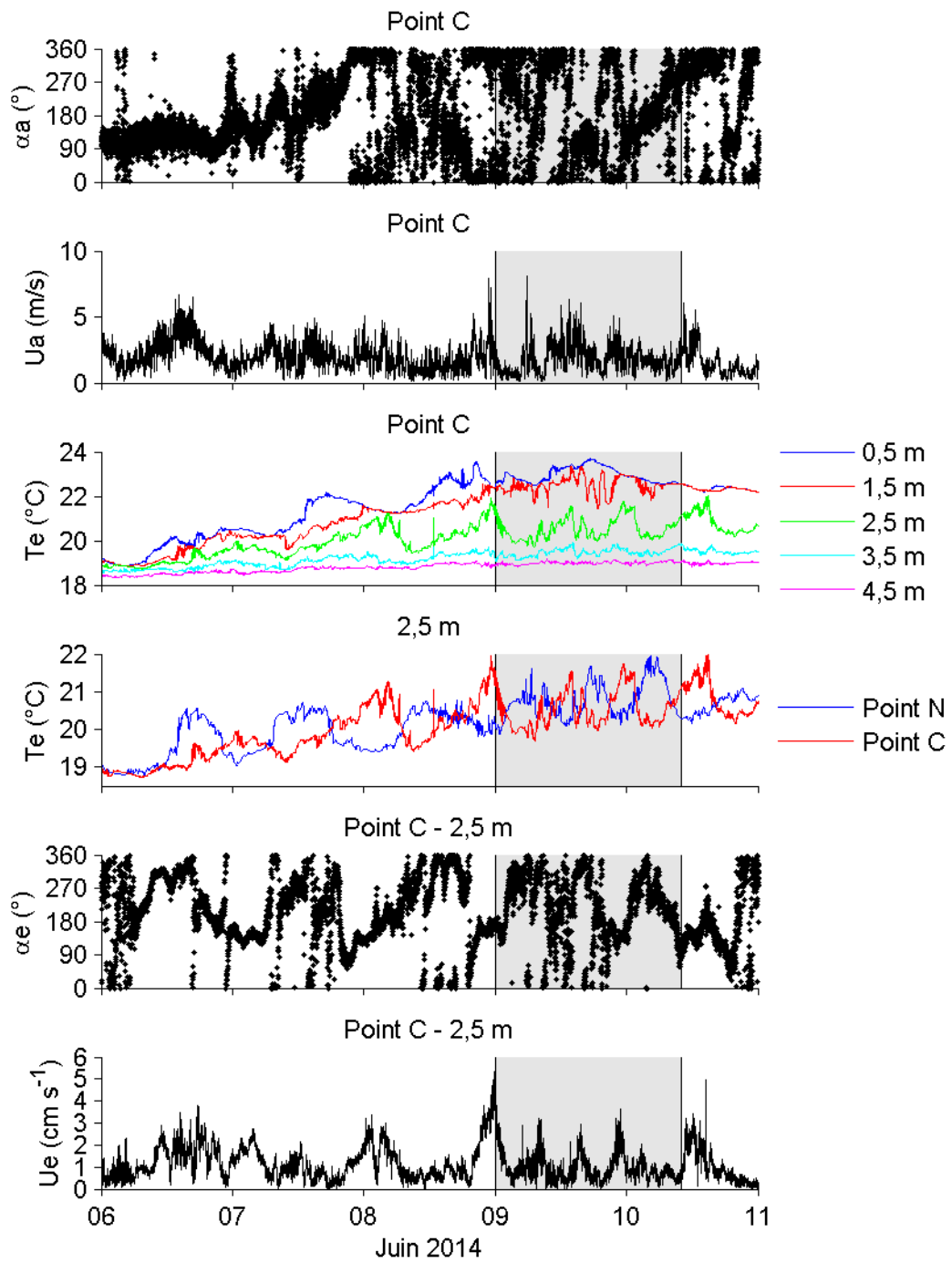


FIGURE 4.15 : Direction et vitesse du vent (α_a et U_a), température de l'eau (T_e) et direction et vitesse des courants (α_e et U_e) du 6 au 10 juin 2014 (la période grisé est utilisée pour calculer la densité spectrale de puissance)

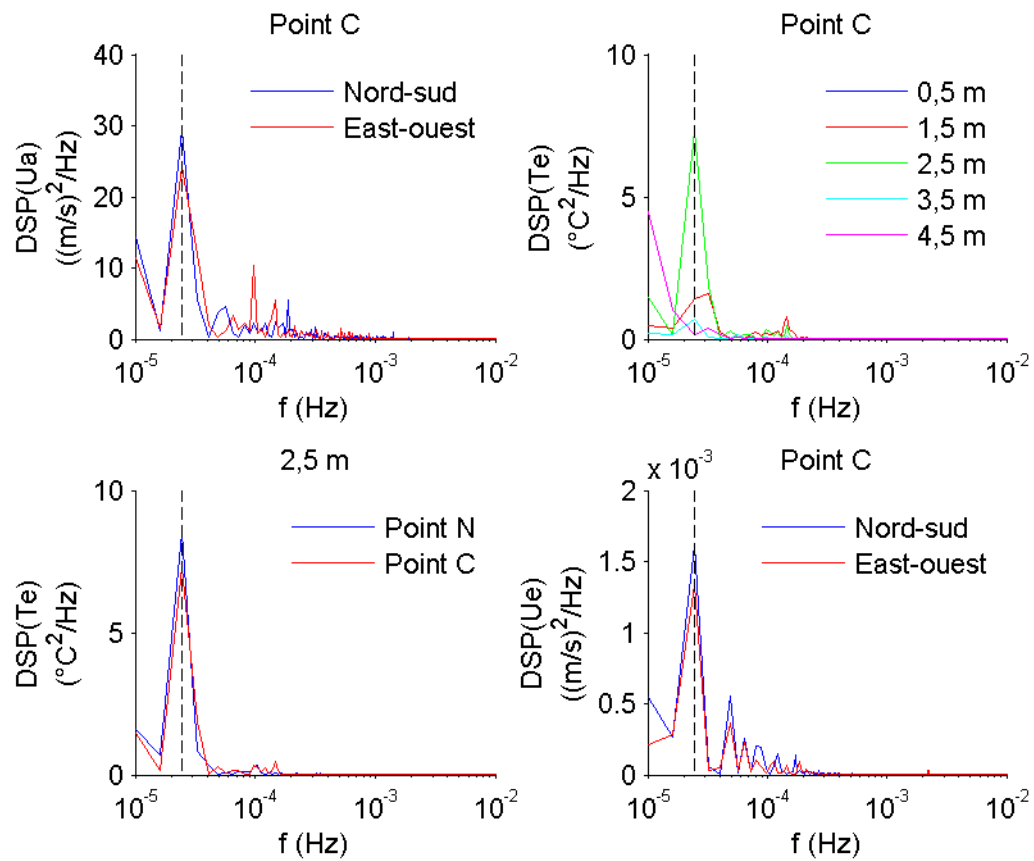


FIGURE 4.16 : Densité spectrale de puissance de la vitesse du vent (DSP(Ua)), de la température de l'eau (DSP(Te)) et de la vitesse des courants (DSP(Ue)) calculée à partir des mesures enregistrées entre le 9 juin 2014 à minuit et le 10 juin 2014 à 10 heures du matin

4.3 Modélisation hydrodynamique tridimensionnelle

Cette section est une autoédition de l'article "Performance Assessment of a 3D Hydrodynamic Model Using High Temporal Resolution Measurements in a Shallow Urban Lake" publié dans le journal "Environmental Modeling and Assessment" (Soulignac et al., 2017b). L'objectif de cet article est d'évaluer la capacité d'un modèle hydrodynamique 3D à reproduire le fonctionnement d'un petit lac peu profond, le lac de Créteil, en utilisant des mesures à haute fréquence. Ce modèle, présenté dans la section 3.3, a été calé sur une période d'un mois avec des mesures météorologiques présentées dans la sous-section 3.2.1 puis dans la section 4.1, des mesures de température acquises en continu à cinq profondeurs et trois points du lac et avec des mesures de courants enregistrées au centre du lac présentées dans la sous-section 3.2.1. Le modèle a ensuite été validé sur dix-huit autres périodes d'environ un mois. Il reproduit correctement la structure thermique du lac, l'alternance entre les périodes de stratification thermique et les épisodes de mélange, ainsi que les ondes internes. Les valeurs de l'erreur absolue moyenne reste en-dessous 0,55 °C pour les cinq profondeurs au printemps et en été, les saisons les plus favorables au développement algal. Les différences horizontales de température qui atteignent 3 °C en début de période de stratification thermique sont aussi bien reproduites par le modèle, tout comme les vitesses des courants. Ces résultats sont prometteurs pour évaluer la diffusion de polluants et nutriments dans le lac, la sédimentation et la resuspension, et aussi pour comprendre plus largement les efflorescences algales dans les lacs peu profonds.

4.3.1 Abstract

Urban lakes provide many ecosystem services, for example, flood control, nature protection, coolness island and recreation. Hydrodynamic models will increasingly be used to enhance these benefits. We present the first validation of a three-dimensional (3D) hydrodynamic model on a small shallow lake with high resolution and high frequency measurements. Lake Créteil, France (area 0.4 km², mean depth 4.5 m and catchment area 1 km²) is a former gravel pit and now part of a regional park. The model Delft3D-FLOW was calibrated on a one-month period, with continuous measurements of temperature at 5 depths at the center of the lake and at 3 depths at two other stations, and with current speed profiles at the center of the lake. The model was then verified on 18 one-month periods with similar temperature measurements. The model reproduced very well the temperature dynamics, including the alternation between mixing and stratification periods and internal wave patterns. The mean absolute errors over the five depths at the central point remained below 0.55 °C in spring and summer, the most favorable seasons for phytoplankton growth. Horizontal temperature differences, which rose up to 3 °C at the beginning of stratification periods, were also well reproduced, as well as current speeds. These results are very promising for assessing nutrient and pollutant diffusion, settling and resuspension, as well as for understanding how phytoplankton blooms start in small shallow lakes.

4.3.2 Introduction

Urban lakes provide many ecosystem services, for example, regulation services (flood control, biodiversity conservation, coolness island), cultural services (recreational activities, angling, tourism, education) and ecological services (nature protection areas).

At a global scale, the vast majority of lakes has an area smaller than 1 km². Taking into account the very small lakes (≤ 0.001 km²), the total area of lakes was estimated between $3.1 \cdot 10^6$ km² (Meybeck, 1995a) and $4.2 \cdot 10^6$ km² (Downing et al., 2006). In urban areas, the lakes are predominantly small and shallow. For instance, in the Ile-de-France region around Paris, the number of lakes and ponds of surface larger than 0.01 km² is estimated around 990 (Catherine et al., 2008), but 99% of them are very small, with an area lower than 0.5 km², the minimum area of the lakes monitored in the frame of the European Water Framework Directive.

Whereas large, deep lakes of long water time residence integrate the dynamics of weather and their tributaries over seasonal time scale, shallow lakes can strongly react within a few hours. The meteorological forcing affects the greater part of the water column. Their smaller stability can more easily be overruled by air cooling or by the momentum brought by wind or inflows, causing the alternation of periods of thermal stratification and mixing. These lakes are called polymictic as opposed to the monomictic or dimictic deep lakes. In particular, summer mixing episodes cause the transfer of heat flux to the lake bottom and high vertical velocities close to the bottom favoring sediment resuspension leading to nutrient release and increased turbidity (Stepanenko et al., 2012). The spatial distribution of the external forces can be very heterogeneous: local stormwater input, differential shadowing by the surrounding buildings, heterogeneous bottom roughness due to submersed macrophytes and artificial bottom. Therefore, the hydrodynamic processes in shallow lakes are complex.

Hydrodynamics strongly affect the distribution of water quality components and ecological processes. In many cases, the goal of 3D modeling is to understand and predict the water quality evolution of a lake in response to changing external pressures: climate forcing, nutrient loading and pollutant input (Medrano et al., 2013; Chanudet et al., 2012; Zhu et al., 2009). The hydrodynamic sub-model is a tool aimed at providing the spatial water temperature distribution, the water current field and the spatial patterns of mixing to the coupled water quality model. Three-dimensional numerical modeling is a compulsory tool in order to understand the hydrodynamic behavior of shallow lakes and its influence on the fate of pollutants and ecosystem functioning, but also to interpret the results of discrete chemical and biological campaigns since lake conditions may vary considerably between the campaigns. But hydrodynamics of small and shallow lakes are less studied than in large lakes and 3D modeling attempts are rare.

In small shallow lakes at intermediate latitudes, current velocities are generally very low (mm s⁻¹ to cm s⁻¹). The acquisition of such low velocities demands high sensitivity current meters (Fabian and Budinski, 2013). The scarcity of this type of data frequently limits the validation of three-dimensional (3D) hydrodynamic models and therefore their practical applicability (Kopmann and Markofsky, 2000). More generally, in order to understand the hydrodynamic behavior of these lakes, high resolution and high frequency

measurements are necessary. Indeed, a survey of scientific references performed on Web of Science in April 2016 with the key words "hydrodynamic model" (topic) and "large lake*" (title) against "hydrodynamic model" and "small lake*" showed that there are about five times more papers on the modeling of large lakes than small lakes, respectively 34 versus 6.

In this study, we present the first validation of a 3D hydrodynamic model on a small shallow lake, Lake Créteil, France, with high resolution and high frequency measurements. Our objective was to assess the model performance: can it reproduce the alternation of thermal stratification and mixing, internal waves and spatial heterogeneities of current speed and water temperature? We present the calibration of the model on a one-month period with continuous water temperature measurements and current speed profiles. We then present the model performance assessment on the same variables as well as on the net heat flux at the surface and water temperature at two other measuring stations for eighteen periods of around a month, from May 2012 to January 2014. The model capability to describe correctly the alternation of mixing and stratification periods is also discussed.

4.3.3 Material and methods

Study site

Lake Créteil is located in an urbanized area in the south-east of Paris, France (figure 4.17). Its area is 0.4 km^2 , its perimeter 4 km, its length 1.5 km, its width varies between 250 m and 400 m. Its mean depth is 4.5 m, with a maximum of 6.5 m, and its volume is $1.9 \cdot 10^6 \text{ m}^3$. The northern part is shallower than the southern part. The lake was created as an extraction quarry of gravel and gypsum between 1940 and 1976 and was dug in the former alluvium of the Seine river, near its confluence with the Marne river (Garnier, 1992). The quarry was transformed into an urban lake in the middle of the 1970s; it includes a recreation center of Île-de-France regional council with a park of 0.62 km^2 on the lake's western bank. The lake is surrounded by buildings in the North, East and South-East. The lake is fed by groundwater which flows mainly from the Marne river to the Seine river due to a 1 m difference in the normal level of the navigation reaches, by storm water from a 1 km^2 urbanized area in the East and by direct precipitation. The water level is regulated by a fixed gate on the western bank. The lake is used for recreational activities (boating, sailing, angling, etc.), to water the park on the western bank, to clean the roads and for roadwork.

Measuring equipment and database

A transmitting monitoring buoy equipped with a meteorological station and a sensor chain as well as two other sensor chains, were installed in Lake Créteil in May 2012. They measured continuously vertical profiles and horizontal transects of water temperature in the lake over 21 months.

The monitoring buoy (Precision Measurement Engineering Environmental Sensor

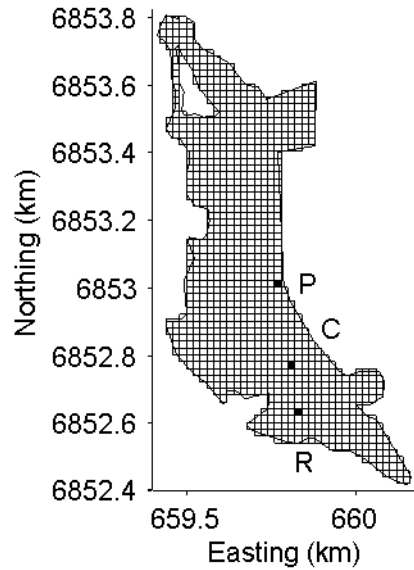


Figure 4.17: Lake Créteil (contour, numerical domain (orthogonal grid) and the location of the three measuring stations, P (close to the storm water inlet), C (in a more central location), and R (close to the lake outlet))

Platform, LakeESP) was moored in the deepest region of the lake at point C (figure 4.17) and has worked continuously since May 11, 2012. The meteorological station, located 2 m above the lake surface, measures wind speed and direction, liquid precipitation, barometric pressure, air temperature, relative humidity (Vaisala Weather Transmitter WXT520) and net total radiation (Kipp and Zonen NR Lite2). The underwater chain is equipped with five temperature sensors (accuracy 0.01 °C). The sampling time-step is 30 s. The sensors are located at fixed heights above the lake bottom which correspond to average depths of 0.5 m, 1.5 m, 2.5 m, 3.5 m and 4.5 m.

Two other sensor chains were also installed on buoys the 25th of October 2012. One is located at point P in front of the municipal storm-water inlet and the other at point R in the southern part of the lake near a reed bed and the lake outlet (figure 4.17). The three measuring stations, P, C and R, are aligned with 250 m between P and C and 150 m between C and R. These additional chains are composed of two temperature sensors (nke Instrumentation SP2T) at 0.5 m and 2.5 m depths and one multiparameter probe (nke Instrumentation MP5) which measures water temperature (accuracy 0.01 °C), dissolved oxygen and chlorophyll fluorescence at 1.5 m depth. Variables are sampled every 30 s as on the central measuring station.

A high-resolution current profiler (2 MHz Nortek Aquadopp) was mounted head upwards on an rigid aluminum frame near the central measuring station at point C from September 17, 2013, to October 15, 2013. The velocity profiles were sampled every 3 m and spread from 4.5 to 1.5 m depth with a vertical resolution of 2.3 cm.

The bathymetry was measured in September 2014 with an echo-sounder (Hummin-Bird 798ci HD SI Combo).

Between May 14, 2012, and January 17, 2014, the water transparency was measured monthly at the three measuring stations, P, C and R, with a Secchi disk.

Model configuration

The three-dimensional (3D) hydrodynamical model Delft3D-FLOW was used. It solves the Navier-Stokes equations for an incompressible fluid, under the shallow water and the Boussinesq assumptions. The system of equation consists of the continuity equation (equation 4.1), the two horizontal equations of motion (equation 4.2 and 4.3), the equation of motion in the vertical direction being reduced to the hydrostatic pressure equation, and the transport equation of the heat (equation 4.4). This set of partial differential equations in combination with an appropriate set of initial and boundary conditions is solved on a finite difference grid with current velocities defined on cell faces and scalar variables at cell centers. Delft3D-FLOW was fully described in the user manual (Deltares, 2014b). Here, we present the model configuration we used.

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \quad (4.1)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} + u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} + w \frac{\partial u}{\partial z} = \\ - \frac{1}{\rho_0} \frac{\partial p}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial x} \left(\nu_H \frac{\partial u}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(\nu_H \frac{\partial u}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(\nu_V \frac{\partial u}{\partial z} \right) \end{aligned} \quad (4.2)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial v}{\partial t} + u \frac{\partial v}{\partial x} + v \frac{\partial v}{\partial y} + w \frac{\partial v}{\partial z} = \\ - \frac{1}{\rho_0} \frac{\partial p}{\partial y} + \frac{\partial}{\partial x} \left(\nu_H \frac{\partial v}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(\nu_H \frac{\partial v}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(\nu_V \frac{\partial v}{\partial z} \right) \end{aligned} \quad (4.3)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial WT}{\partial t} + u \frac{\partial WT}{\partial x} + v \frac{\partial WT}{\partial y} + w \frac{\partial WT}{\partial z} = \\ + \frac{\partial}{\partial x} \left(D_H \frac{\partial WT}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(D_H \frac{\partial WT}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(D_V \frac{\partial WT}{\partial z} \right) + \frac{S}{\rho_0 C_{pw}} \end{aligned} \quad (4.4)$$

x , y , and z are Cartesian coordinates (m). t is time (s). u , v , and w are the three components of the water velocity (m s^{-1}). WT is the water temperature (K), ρ_0 is the water density (kg m^{-3}) and p is the pressure (Pa). ν_H and ν_V are the horizontal and vertical eddy viscosities ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$). D_H and D_V are the horizontal and vertical coefficients of eddy diffusivity of heat ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$). S is the source of heat per unit volume (W m^{-3}) and C_{pw} is the water specific heat ($\text{J K}^{-1} \text{kg}^{-1}$).

The horizontal surface of the lake was meshed with 981 Cartesian cells of 20 m x 20 m. In order to obtain a good simulation of the water column stratification, the Z-model was used with 18 layers of 33 cm. The sensor depths correspond to cell centers. Too thin bottom layers were remapped automatically in order to better represent the current speed close to the bottom.

The eddy viscosity and diffusivity of heat are anisotropic. In the vertical direction, the eddy viscosity ν_V and the eddy diffusivity of heat D_V were calculated using the k- ϵ turbulence closure model. Two parameters are used in Delft3D-FLOW to reproduce subgrid horizontal motions and fluxes, the background (minimum) values of the horizontal eddy viscosity ν_H^{back} and diffusivity of heat D_H^{back} . We used as fixed values for these parameters the time and space averages of the eddy viscosity and diffusivity of heat computed by the two-dimensional (2D) horizontal large eddy simulation on the calibration period (table 4.3). The time and space averages of the eddy viscosity and diffusivity of heat computed by 2D horizontal large eddy simulation on the calibration period were then used as fixed parameters for the 3D simulations.

This configuration enabled to prescribe different levels of turbulence in vertical and horizontal directions. A sensitivity analysis on the mean absolute error (MAE) of water temperature showed that no additional mixing was necessary: we left the Ozmidov length L_z parameter which triggers mixing at the thermocline, the background vertical eddy viscosity and the background vertical eddy diffusivity of heat to their default value, zero.

The shear stress at the surface of the lake due to the wind was modeled with a constant wind drag coefficient, a calibration parameter (table 4.3). The shear stress at the bottom of the lake was modeled with the Manning formulation. A value of $0.02 \text{ s m}^{-\frac{1}{3}}$ was adopted for the Manning coefficient because the bottom of the lake, a former gravel quarry, is smooth. The vertical wall roughness of the banks was neglected.

Heat fluxes through the banks and the lake bottom were neglected. The heat surface model that we chose to use was adapted from Gill (Gill, 1982). The latent heat flux by forced convection is parameterized by the Dalton number c_e , the sensible heat flux by forced convection, by the Stanton number c_H , and the latent and sensible heat fluxes by free convection, by the coefficient of free convection C_{FrCon} (table 4.3). These coefficients were calibrated for the North Sea (Lane, 1989) and applied successfully for Lake Créteil.

In the water column, light dampens according to Beer-Lambert law. The extinction coefficient was considered as a calibration parameter. We verified that its value is close to the extinction coefficient calculated from the water transparency measurements (Secchi depth).

The water density was calculated according to UNESCO formulation (UNESCO, 1981) with a salinity of 0.75 ppt corresponding to the observed specific conductance of $1500 \mu\text{S cm}^{-1}$. This relatively high salinity is due to the geological calco-carbonated nature of the catchment.

Water level variations were neglected; they never exceeded 3 % of the water height over a simulation period.

Simulations were initialized with water temperature observed at the measuring sta-

Turbulence model	
$\nu_H = \nu_V + \nu_H^{back}$, $D_H = D_V + D_H^{back}$, $\nu_V = \nu_{mol} + \nu_{3D}$, $D_V = \frac{\nu_{mol}}{\sigma_{mol}} + D_{3D}$	
ν_H	Horizontal eddy viscosity ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)
ν_V	Vertical eddy viscosity ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)
ν_H^{back}	Background horizontal eddy viscosity ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)
ν_{mol}	Water kinematic viscosity ($10^{-6} \text{m}^2 \text{s}^{-1}$)
ν_{3D}	Turbulent viscosity calculated by the k- ϵ turbulence closure model ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)
D_H	Horizontal eddy diffusivity of heat ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)
D_V	Vertical eddy diffusivity of heat ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)
D_H^{back}	Background horizontal eddy diffusivity of heat ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)
σ_{mol}	Prandtl number for heat diffusion (0.7)
D_{3D}	Turbulent diffusivity of heat calculated by the turbulence closure model ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)
Flow boundary conditions	
$\vec{\tau}_s = \rho_a C_d \vec{U} \vec{U}$, $\vec{\tau}_b = \frac{g \rho_0 n^2 \vec{u}_b \vec{u}_b}{H^{\frac{1}{3}}}$	
$\vec{\tau}_s$	Shear stress at the lake surface (Pa)
ρ_a	Air density (1.2kg m^{-3})
\vec{U}	Wind speed vector (m s^{-1})
C_d	Wind drag coefficient, a calibration parameter (-)
$\vec{\tau}_b$	Bottom shear stress (Pa)
g	Gravity acceleration (9.81m s^{-2})
ρ_0	Reference water density (1000kg m^{-3})
\vec{u}_b	Current velocity vector in the layer above the bottom (m s^{-1})
n	Manning's friction coefficient ($\text{s m}^{-1/3}$)
H	Local water depth (m)
Surface heat flux	
$Q_{ev,forced} = L_V \rho_a c_e U (q_s - q_a)$, $Q_{co,forced} = \rho_a c_p c_H U (T_s - T_a)$	
L_V	Latent heat of vaporisation (J/kg)
c_e	Dalton number (-)
q_s	Specific humidity of saturated air (-)
q_a	Air specific humidity (-)
c_p	Specific heat of air (J/K/kg)
c_H	Stanton number (-)
T_s	Water surface temperature (K)
T_a	Air temperature (K)

Table 4.3: Equations and parameters of the three-dimensional hydrodynamic model Delft3D-FLOW in the used configuration

tion on the first day of the simulation. The water was supposed to be at rest, an usual assumption in 3D hydrodynamic simulation. Simulations were started and stopped at midday. 30 s wind direction and speed, air temperature, relative humidity and precipitation recorded at point C and hourly incident solar radiation and cloud cover measured at the nearest weather station located at Orly Airport, 10 km west of the lake were used to force the simulations.

An explicit time integration method was used. The computational time step was set equal to that of the meteorological variables, 30 s. This value respects the Courant-Friedrichs-Levy stability criterion. The equation of momentum is solved by a multidirectional upwind explicit numerical scheme and the equation of heat by the second Van Leer numerical scheme.

The total net radiation through the lake surface, sum of the incident solar radiation reduced from albedo, the net atmospheric radiation and the back radiation of the lake surface, was computed separately with Delft3D-FLOW equations in order to compare the simulated values to the measurements.

Model calibration and performance assessment

A period of 28 days between between 17 September 2013 and 15 October 2013 was chosen for calibration because this period presented a full stratification and also all measurements were available, including current profiles. Only two parameters, the wind drag coefficient and the light extinction coefficient were calibrated. The trial and error method was used to calibrate these parameters in order that simulated profiles of hourly water temperature and current velocity at point C best fitted observations. The mean absolute error (MAE) was used as performance indicator. Simulated and observed hourly total net radiation at the lake surface and water temperature at the three measuring stations, C, P and R, were compared graphically. MAE was computed for the total net radiation, at the five depths of the sensors for water temperatures at point C and at the three depths of the sensors for water temperatures at P and R. The hourly resolution used for this comparison is consistent with the time scale of biological processes which coupled hydrodynamic-biogeochemical simulations could later reproduce. Moreover time averaging is required to compare the evolution of temperatures simulated in a large cell (several m^3) to much more fluctuating temperatures measured at a point. Only graphical assessment was performed for current velocities.

The model was then run with the same set of parameters, namely the wind drag coefficient and the Secchi depth during 18 other time periods between two consecutive monthly field campaigns. They covered a wide range of hydrodynamic situations in the lake and of meteorological forcing. For each simulation period, the measured temperature profiles were used as initial conditions. Comparison between observed and simulated values was performed as described for calibration. For synthetizing multiple aspects of the model performance, we used a single diagram, the Taylor diagram (Taylor, 2001). This diagram provides a summary of 2 statistical indicators of model performance: the linear correlation coefficient between model results and observed values and the ratio of standard deviations of simulated and measured values. A global skill index was also

Study	Zhu et al.	Chanudet et al.	Wahl et al.	This study
Year published	2009	2012	2014	2017
Lake	Yangchenghu	Nam Theun 2	Constance	Créteil
Cell size (m)	nc	150 x 150	350 x 1500	20 x 20
N. of layers (-)	10	25	50	18
ν_H^{back} ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)	1	2.5	10	0.01
D_H^{back} ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)	na	2.5	10	0.01
ν_V^{back} ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)	nc	0	0	0
D_V^{back} ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)	na	0	0	0
L_z (m)	nc	0	nc	0
C_d (-)	0.0025	0.0005	$C_d(U)$	0.0015
c_e (-)	na	0.0016	0.0021	0.0015
c_H (-)	na	0.0016	0.00145	0.00145
$cFrCon$ (-)	na	nc	nc	0.14
S_d (m)	na	nc	4	1

Table 4.4: Comparison between mesh characteristics and parameter values of four lake applications of the three-dimensional hydrodynamic model Delft3D-FLOW (Lake Yangchenghu (Zhu et al., 2009), Nam Theun 2 reservoir (Chanudet et al., 2012), Lake Constance (Wahl and Peeters, 2014) and Lake Créteil (this study))

computed.

4.3.4 Results

This section presents first the results of model calibration based on the discrepancies between model results and measurements of water temperature and speed at point C, of stratification duration and dates and of the characteristics of the internal waves (amplitude and frequency). The model verification is then presented based on the same criteria for 18 simulation periods of around one month, from May 2012 to January 2014.

Model calibration

The calibration period was chosen between 17 September and 15 October 2013 (28 days). The number of layers was set to 18 corresponding to a layer thickness of 33 cm. With a higher thickness, the velocities under the thermocline became much lower than measured. Only the drag coefficient and the Secchi depth were calibrated (table 4.4). Values of wind drag coefficient ranging between 0 and 10^{-2} were tested. Finally, the wind drag coefficient was set to 0.0015. For this value, average MAE of water temperature was lowest and the model reproduced best the current speeds and the amplitudes of internal waves. A Secchi depth of 1 m close to the one observed during the calibration period, corresponding to an extinction coefficient of 1.7 m^{-1} , was adopted to reproduce properly the temperature differences between surface (0.5 m depth) and bottom (4.5 m) sensors.

Hourly values of simulated and observed water temperature at point C, horizontal

current velocity at point C, and temperature differences between points P and R between 17 September and 15 October 2013 are plotted on figure 4.18. The temperature evolution is well reproduced (MAE of hourly temperature during the simulation and over the five depths is $0.48\text{ }^{\circ}\text{C}$), as well as the alternation between stratification and mixing periods. The water column was mixed the first day of the simulation and the onset of the stratification was observed on 20 September 2013 whereas the simulation reproduced it one day after, on 21 September. Observed and simulated duration of stratification was respectively 16 and 15 days. The end of stratification was reproduced by the model at the correct date on 5 October 2013. The simulated current speeds are very close to the observed ones as well as the temperature difference between points P and R (figure 4.18). The capacity of the model to reproduce the low velocity values in the layers below the thermocline during stratification must be highlighted. Internal waves are observed in Lake Créteil during stratification periods. An intense internal wave activity was observed during the calibration period, between 28 to 30 September 2013 when a strong wind episode occurred. The observed internal wave patterns showed a period of 17 h and a maximum temperature variation of 1.5°C from peak to peak at 2.5 m depth. These high fluctuations of water temperature at 2.5 m depth are well reproduced and the period of 17 h was also captured by the model.

Model verification

19 simulations were run over the period from 14 May 2012 to 17 January 2014 including the calibration period. The length of these simulations was about 1 month. Measurements and simulation results of total net radiation through the lake surface at point C and water temperature at P, C and R were compared.

Hourly values of total net radiation varied between -200 and 900 W m^{-2} , and the daily accumulation of total net radiation varied between -100 and 250 W m^{-2} . Observations were well reproduced during the calibration period between 17 September 2013 and 15 October 2013. For the 19 simulation periods, MAE between observed and simulated total net radiations were calculated. They range between 9.9 and 25.7 W m^{-2} . Relative MAE are smaller from spring to autumn than in winter. It means that the combination of data used as forcing meteorological variables and the formulation of the radiation part of the heat flux in the model work well.

The capability of the model to reproduce the water temperature and the alternation between stratification and mixing was assessed. Several stratifications were observed during the study period and their length ranged from a few hours up to 40 days. The longest stratification period occurred between 30 June and 8 August 2013. The alternation between stratification and mixing was very well reproduced by the model. The maximal water temperature of $27.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ was observed in July 2013 and the minimum of $2.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ was observed in January 2013. Short inverse stratifications were indeed observed. Observed and simulated water temperature at point C are plotted for the nineteen simulations figures 4.19, 4.20 and 4.21. Temperature MAE at point C are presented table 4.5 and temperature MAE at P and R are presented tables 4.6 and 4.7. Plots and MAE showed that the model reproduced well the water temperature at the three measuring

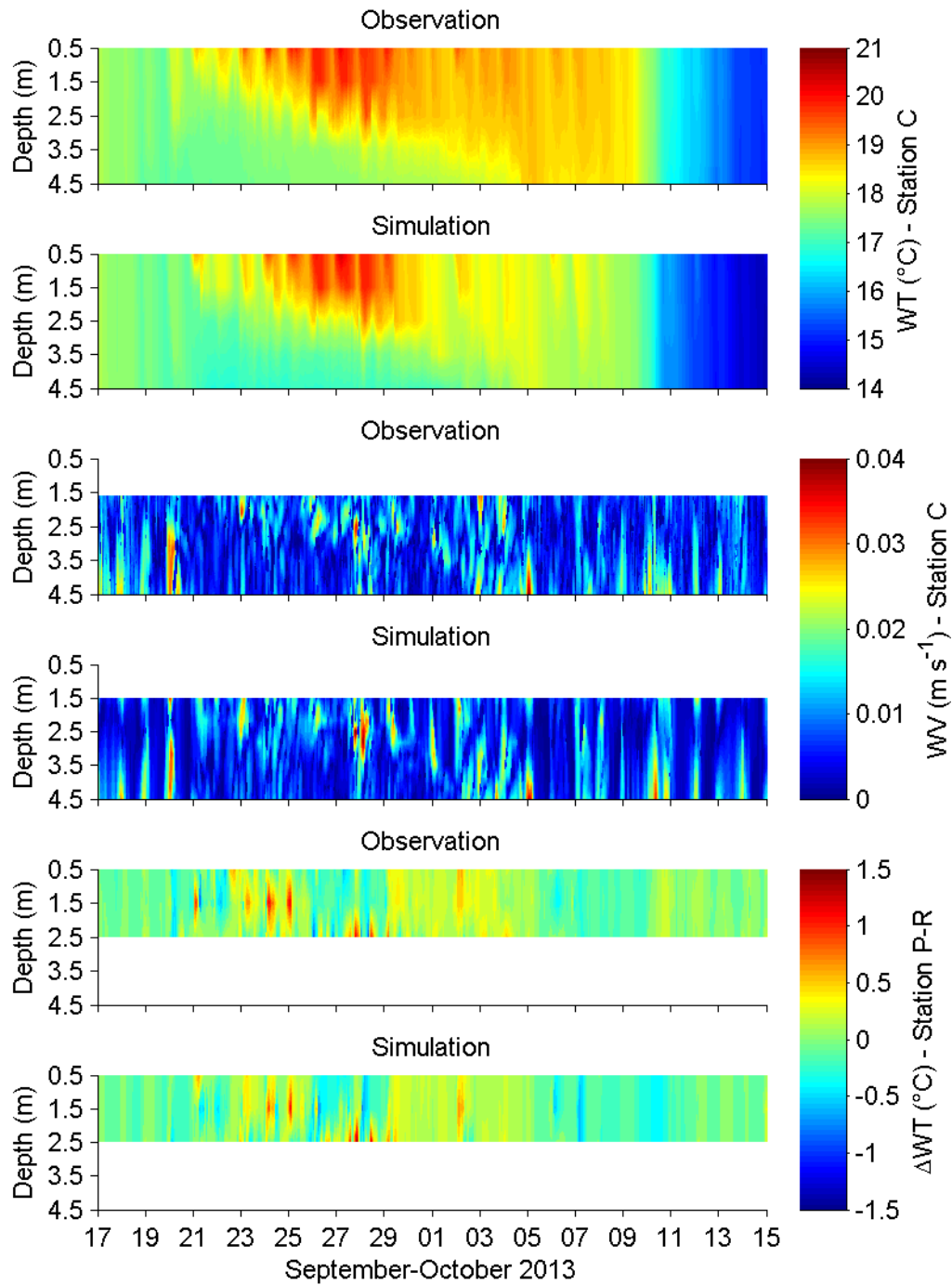


Figure 4.18: Model calibration results (hourly profiles of observed and simulated water temperature at station C, current velocity at station C and difference of water temperature between stations P and R between 17th September and 15th October 2013)

Period	Start	Stop	0.5 m	1.5 m	2.5 m	3.5 m	4.5 m
1	14/05/2012	12/06/2012	0.44	0.44	0.49	0.69	0.81
2	12/06/2012	05/07/2012	0.48	0.42	0.40	0.28	0.33
3	05/07/2012	29/07/2012	0.44	0.43	0.44	0.44	0.28
4	29/07/2012	11/09/2012	0.53	0.48	0.51	0.52	0.54
5	11/09/2012	16/10/2012	0.66	0.64	0.64	0.64	0.67
6	16/10/2012	14/11/2012	0.84	0.82	0.79	0.76	0.77
7	14/11/2012	10/12/2012	1.18	1.17	1.17	1.16	1.16
8	10/12/2012	15/01/2013	2.30	2.29	2.29	2.28	2.27
9	12/02/2013	26/03/2013	1.44	1.42	1.39	1.36	1.34
10	26/03/2013	16/04/2013	0.41	0.40	0.38	0.32	0.25
11	16/04/2013	15/05/2013	0.37	0.32	0.32	0.44	0.57
12	15/05/2013	11/06/2013	0.37	0.41	0.39	0.43	0.53
13	11/06/2013	09/07/2013	0.45	0.44	0.45	0.35	0.29
14	09/07/2013	29/07/2013	0.34	0.37	0.32	0.87	0.47
15	29/07/2013	17/09/2013	0.59	0.53	0.52	0.50	0.53
16	17/09/2013	15/10/2013	0.48	0.45	0.47	0.48	0.55
17	15/10/2013	12/11/2013	0.67	0.66	0.64	0.60	0.57
18	12/11/2013	10/12/2013	1.18	1.18	1.18	1.17	1.17
19	10/12/2013	17/01/2014	1.61	1.60	1.60	1.59	1.57

Table 4.5: Model validation results (the mean absolute error (MAE) of the water temperature at the station C and at the five depths, 0.5, 1.5, 2.5, 3.5 and 4.5 m, for the 19 simulations periods)

stations. Water temperature was better reproduced between May and October (spring, summer and early autumn) 2012 and 2013 than between October 2012 and March 2013 (late autumn and winter): Temperature MAE at point C over the five depths between March and October 2013 is 0.44 °C and between October 2012 and March 2013 it is 1.41 °C. An overview of the model performance is provided by Taylor diagrams (figure 4.22). These diagrams present the model performance at 5 depths, 0.5, 1.5, 2.5, 3.5 and 4.5 m, for 19 simulation periods. Two metrics are considered for assessing the agreement between model and observations: the linear correlation coefficient r and the standard deviation ratio σ^* . For all considered periods except period 8, from spring to autumn, at all depths, the results are excellent and very similar with high correlation coefficients and good standard deviation ratio. The global skill index indicated by the isoline area is close to 1, its maximum value. In winter the model performance is lower. During period 8, from 10 December 2012 to 15 January 2013, low performance indicators are obtained at all depths.

Period	Start	Stop	0.5 m	1.5 m	2.5 m
1	14/05/2012	12/06/2012	na	na	na
2	12/06/2012	05/07/2012	na	na	na
3	05/07/2012	29/07/2012	na	na	na
4	29/07/2012	11/09/2012	na	na	na
5	11/09/2012	16/10/2012	na	na	na
6	16/10/2012	14/11/2012	1.01	1.03	0.98
7	14/11/2012	10/12/2012	1.24	1.26	1.22
8	10/12/2012	15/01/2013	2.34	na	2.31
9	12/02/2013	26/03/2013	1.47	na	1.37
10	26/03/2013	16/04/2013	0.52	0.51	0.48
11	16/04/2013	15/05/2013	0.35	0.33	0.32
12	15/05/2013	11/06/2013	0.44	0.47	0.5
13	11/06/2013	09/07/2013	0.34	0.34	0.44
14	09/07/2013	29/07/2013	na	na	na
15	29/07/2013	17/09/2013	0.62	0.57	0.51
16	17/09/2013	15/10/2013	0.53	0.49	0.48
17	15/10/2013	12/11/2013	0.67	0.66	0.66
18	12/11/2013	10/12/2013	1.21	1.17	1.21
19	10/12/2013	17/01/2014	na	na	na

Table 4.6: Model validation results (the mean absolute error (MAE) of the water temperature at the measuring station P and at the three depths, 0.5, 1.5 and 2.5 m, for the 19 simulations periods)

Period	Start	Stop	0.5 m	1.5 m	2.5 m
1	14/05/2012	12/06/2012	na	na	na
2	12/06/2012	05/07/2012	na	na	na
3	05/07/2012	29/07/2012	na	na	na
4	29/07/2012	11/09/2012	na	na	na
5	11/09/2012	16/10/2012	na	na	na
6	16/10/2012	14/11/2012	0.94	na	0.93
7	14/11/2012	10/12/2012	1.12	na	1.12
8	10/12/2012	15/01/2013	2.26	na	2.23
9	12/02/2013	26/03/2013	1.45	na	1.4
10	26/03/2013	16/04/2013	0.6	0.57	0.51
11	16/04/2013	15/05/2013	0.36	0.32	0.35
12	15/05/2013	11/06/2013	0.43	na	0.47
13	11/06/2013	09/07/2013	0.41	0.4	0.46
14	09/07/2013	29/07/2013	na	na	na
15	29/07/2013	17/09/2013	0.62	0.54	0.51
16	17/09/2013	15/10/2013	0.49	0.45	0.44
17	15/10/2013	12/11/2013	0.67	0.67	0.62
18	12/11/2013	10/12/2013	na	1.15	1.12
19	10/12/2013	17/01/2014	na	na	na

Table 4.7: Model validation results (the mean absolute error (MAE) of the water temperature at the measuring station R and at the three depths, 0.5, 1.5 and 2.5 m, for the 19 simulations periods)

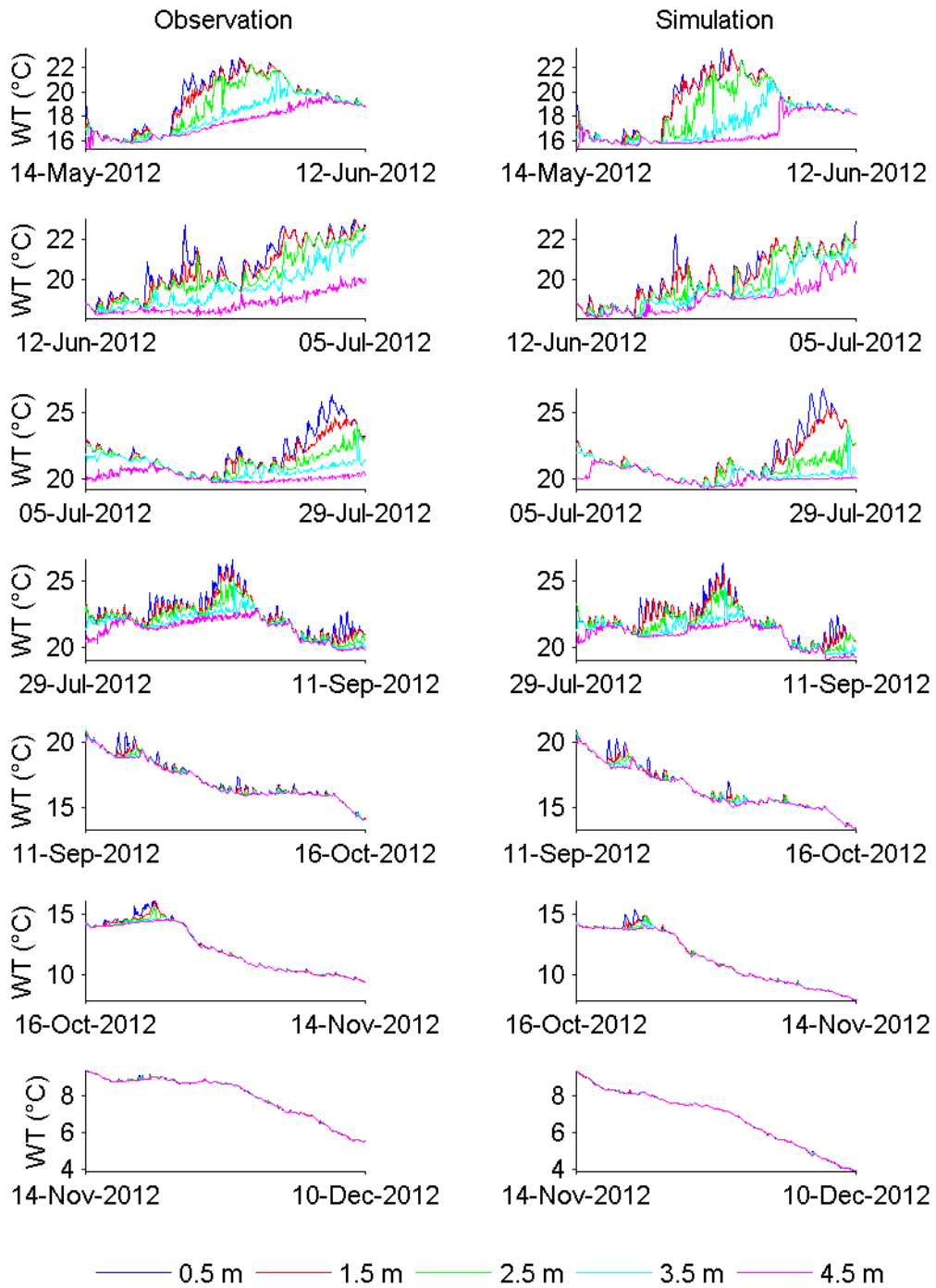


Figure 4.19: Model validation results (observed and simulated water temperature (WT) at the station C for simulation periods 1 to 5)

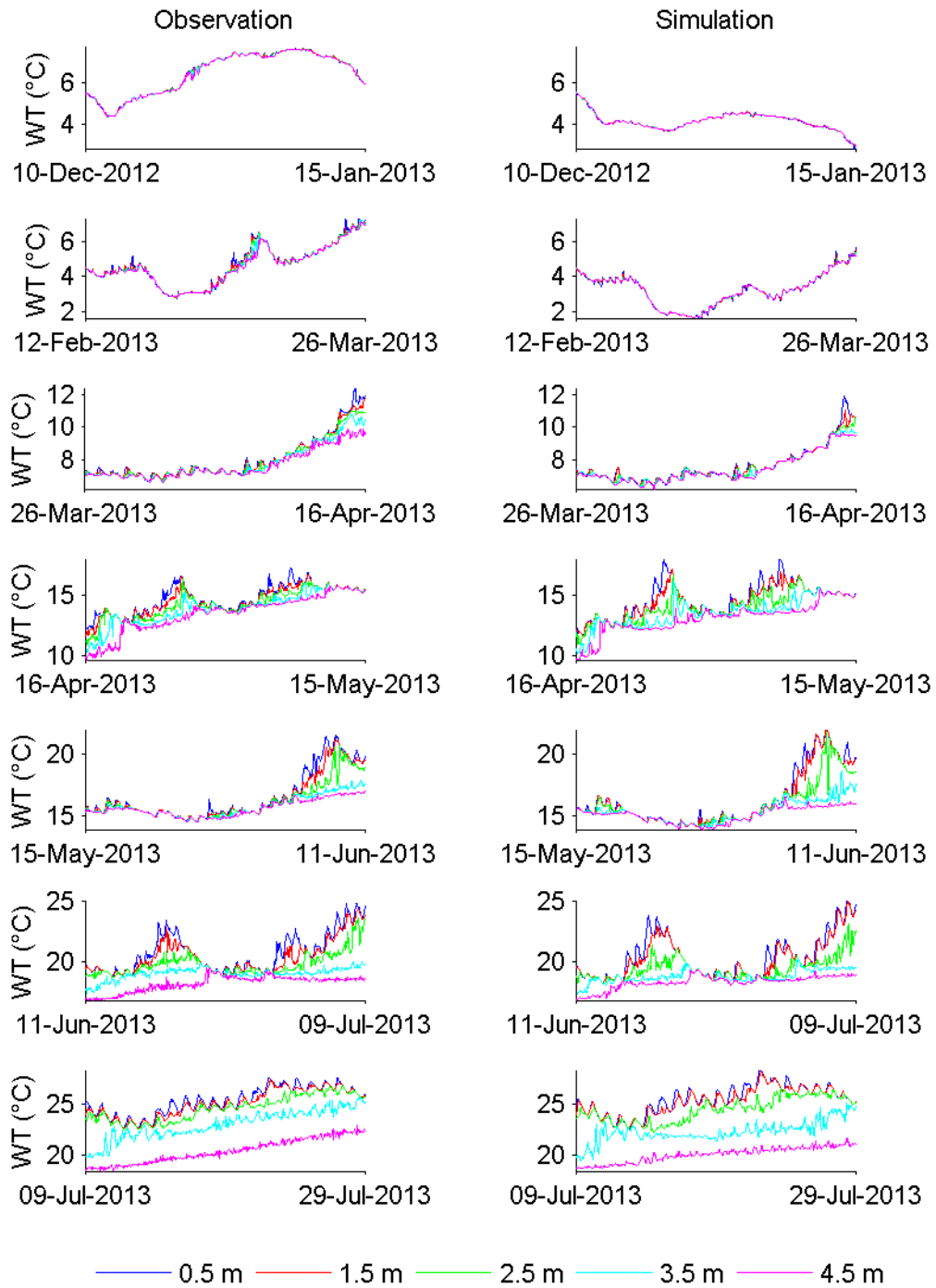


Figure 4.20: Model validation results (observed and simulated water temperature (WT) at the station C for simulation periods 6 to 10)

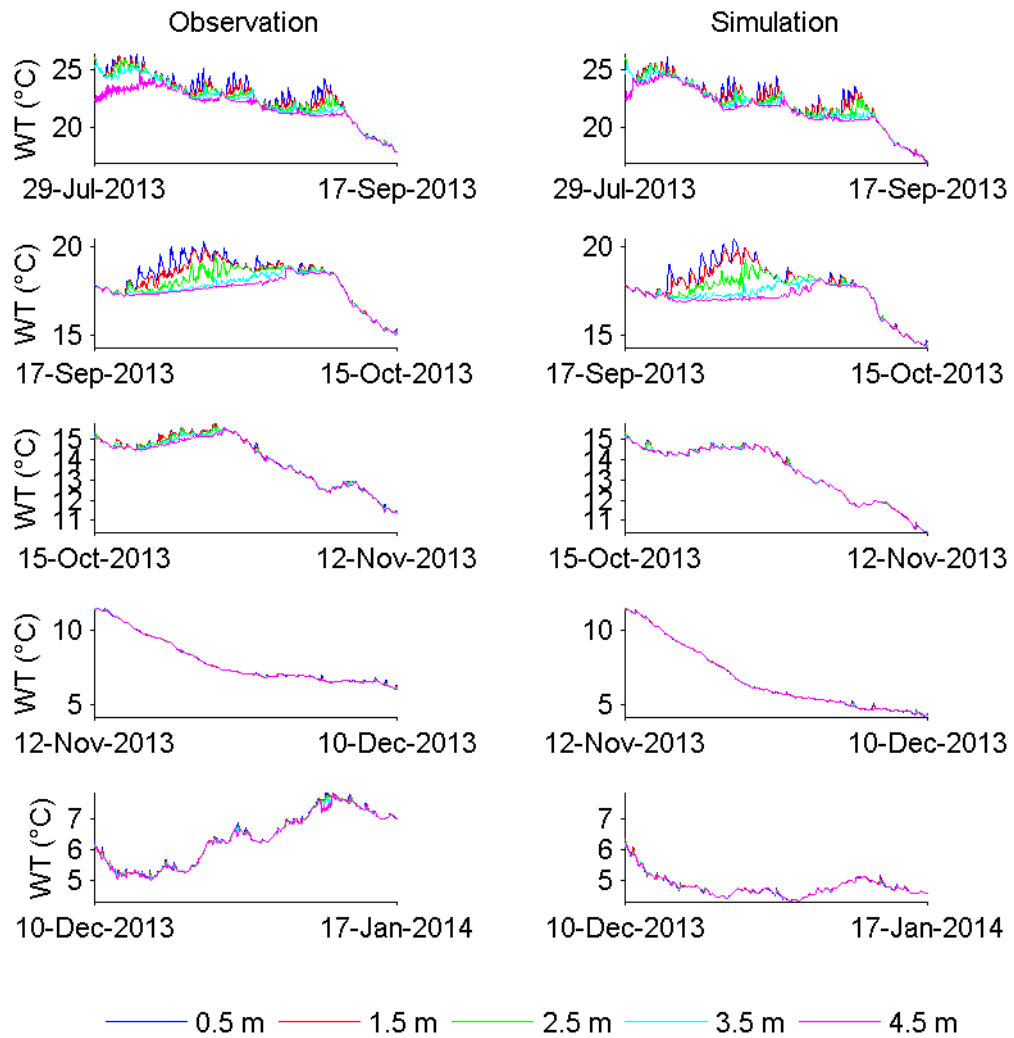


Figure 4.21: Model validation results (observed and simulated water temperature (WT) at the station C for simulation periods 11 to 15)

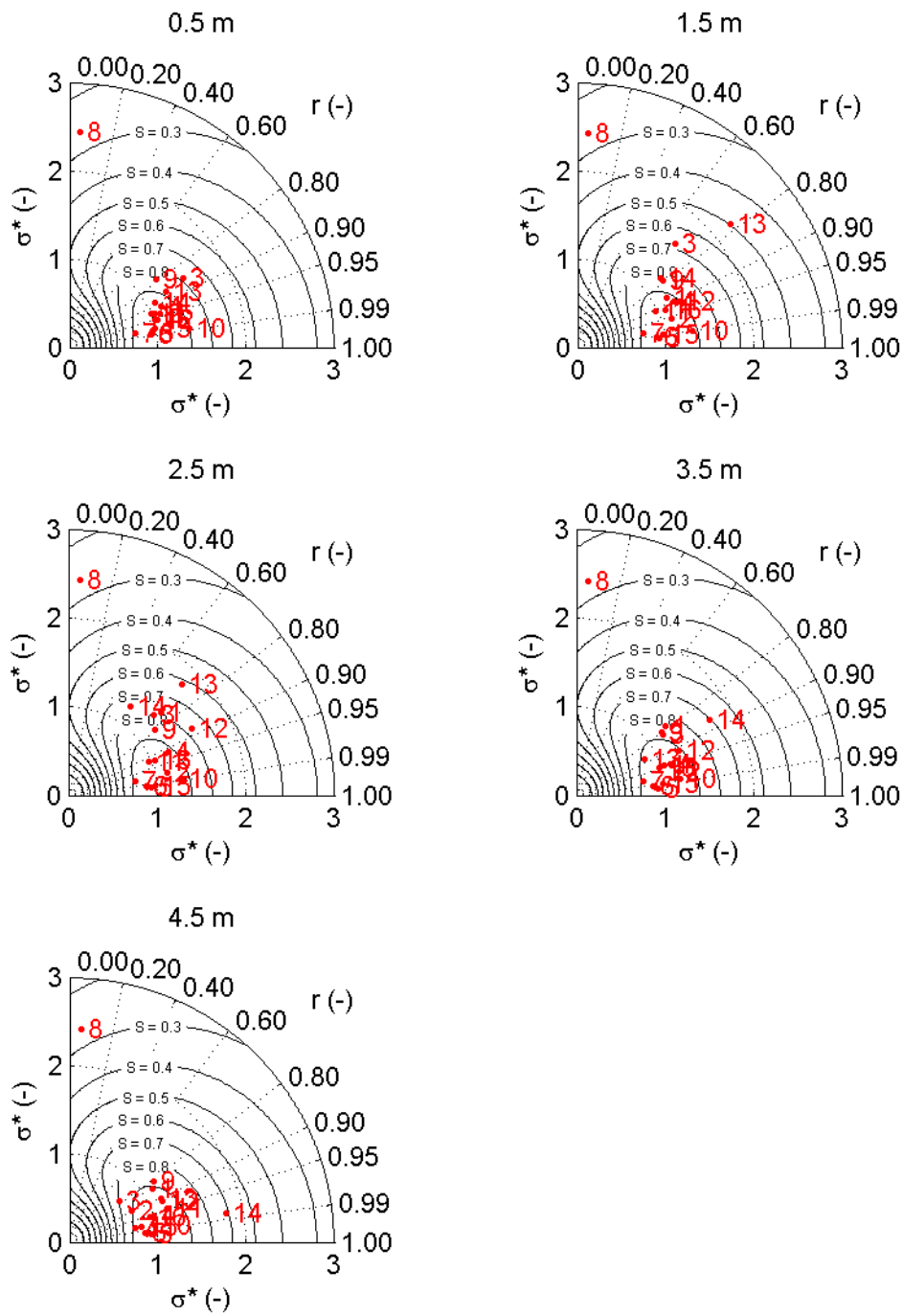


Figure 4.22: Model validation results (Taylor diagrams of the model performance at the station C and the five depths, 0.5, 1.5, 2.5, 3.5 and 4.5 m depth, for the nineteen simulation periods

4.3.5 Discussion

In Lake Créteil, the Delft3D-FLOW model describes properly the water temperature seasonal evolution and the current speed at the measuring station C, located in the center of the lake, as well as the temperature difference between the two other measuring stations, P and R. The best results were obtained in spring and summer. This is good news because spring and summer are the most important periods for phytoplankton growth. The higher errors, still always below 2.34 °C, occur during winter and early spring when temperature does not limit phytoplankton growth as much as light.

Such comparison between different types of observed and simulated values is very rare, even more in small, shallow lakes. This result is promising for the accuracy of the simulation of ecological processes or of the diffusion of pollutant plume in a lake, for example from a storm water inlet. Internal waves are well reproduced by the model, in amplitude and in frequency. Such simulations were done on deeper lakes and larger reservoirs like Rappbode Reservoir, Germany (Bocaniov et al., 2014), or Itumbiara Reservoir, Brazil (Curtarelli et al., 2014), but as far as we know no modeling results exist on such a small, shallow lake.

In order to assess the model performances on Lake Créteil, we compared the outcomes in two complementary ways: i) by comparing the values of the calibration coefficients to three other studies using Delft3D-FLOW on lakes and reservoirs of different morphologies and ii) by comparing three Lake Créteil performance indicators with those obtained with two different hydrodynamic models applied to shallow lakes of different sizes, all larger than Lake Créteil.

Calibration parameters

The first comparison was done with the results of a study in Lake Constance, a large (473 km²) and deep perialpine lake of mean depth of 100 m and maximum depth of 254 m shared by Germany, Austria and Switzerland (Wahl and Peeters, 2014). The second comparison was done with a study of Nam Theun 2 reservoir, a large and shallow reservoir of 506 km², mean depth of 8 m and maximum depth of 35 m in Lao PDR (Chanudet et al., 2012). The third comparison was done with a study of Lake Yangchenghu, a large and shallow lake of 118 km² in China, composed of three basins whose the mean depth are 1.7, 1.8 and 2.65 m (Zhu et al., 2009).

We compared the model configuration between these three study sites and Lake Créteil (tables 4.3 and 4.4): i) the turbulence model: background horizontal eddy viscosity (ν_H^{back}), background horizontal eddy diffusivity of heat (D_H^{back}), background vertical eddy viscosity (ν_V^{back}), background vertical eddy diffusivity of heat (D_V^{back}), Ozmidov length; ii) the flow boundary conditions: wind drag coefficient (C_d), and iii) the lake surface heat flux model: Dalton number (c_e), Stanton number (c_H) and coefficient for free convection.

In Lake Constance, Nam Theun 2 reservoir and Lake Yangchenghu the numbers of layers were respectively 50, 25 and 10. A larger number of layers is needed to describe deeper lakes.

For Lake Yangchenghu, as water temperature was not considered as a state variable, only ν_H^{back} and C_d were compared. In these three water bodies, ν_H^{back} are two or three orders of magnitude larger than in Lake Créteil because larger horizontal grids were used. In Lake Constance and in Nam Theun 2 reservoir, D_H^{back} was set to the same values as ν_H^{back} and was also two or three order of magnitude larger than in Lake Créteil. This is coherent with the previous comparison. ν_V^{back} and D_V^{back} were set to zero in Lake Créteil as well as Lake Constance and Nam Theun 2 reservoir. The Ozmidov length in Nam Theun 2 reservoir is set to zero like in Lake Créteil. These comparison results show that neither additional vertical mixing nor mixing around the thermocline is required. The latter is used in strongly stratified lakes with large internal waves.

Regarding C_d , a function of wind speed was used for Lake Constance (Wahl and Peeters, 2014). This coefficient increases with the wind speed in order to take into account its influence in the surface roughness. In Lake Créteil, the fetch length is not such that large surface waves can form and increase C_d . C_d was set to 0.0005 for Nam Theun 2 reservoir (Chanudet et al., 2012) and 0.0025 for Lake Yangchenghu (Zhu et al., 2009). This coefficient depends on the type of wind record and on the location of the meteorological station where wind speed was recorded. Wind speed measured at the meteorological station in Constance as representative data for the wind characteristics at 10 m height above lake surface was used for Lake Constance (Wahl and Peeters, 2014). Both wind data computed by the model of the European Centre for Medium-range Weather Forecasts (ECMWF) with a 6 h time step and measurements from two automatic meteorological stations located on the lake with a 10 min time step was used for Nam Theun 2 reservoir (Chanudet et al., 2012). A constant wind speed of 3 m s^{-1} from wind data measured in the region around the lake was used for Lake Yangchenghu (Zhu et al., 2009).

Concerning the parameters involved in the heat flux budget, we used for Lake Créteil respectively 0.0015, 0.00145 and 0.14 for c_e , c_H and the coefficient of free convection, close or equal to the default values. For Lake Constance, an increased c_e to 0.0021 was used and c_H was kept to the default value of 0.00145 (Wahl and Peeters, 2014). It can be supposed that the coefficient of free convection was set to zero because the c_e was very high. This could have been motivated by the fact that the wind rarely falls to zero on Lake Constance which means that loss of heat by free convection is negligible compared to forced convection. For Nam Theun 2 reservoir, slightly increased c_e and c_H of 0.0016 were used (Chanudet et al., 2012). c_e and c_H depend also on the height above the surface of the meteorological station where air temperature and relative humidity are recorded. Nothing was said about the coefficient of free convection.

The comparison of ν_H^{back} and D_H^{back} confirmed that their values depend on the horizontal grid size and on the current intensity. For Lake Créteil, C_d , c_e and c_H are set to very close values, 0.0015 and 0.00145. This indicates the reliability of the meteorological forcing and the accuracy of the surface heat budget and that spatially homogeneity of meteorological forcings can be assumed for lakes of this size.

Performance of three-dimensional hydrodynamic models

In our modeling results, the monthly mean absolute error (MAE) in water temperature ranges between 0.25 and 2.34 °C. The first comparison was done with the study of Lake Yilong using the Environmental Fluid Dynamic Code (EFDC) model (Zhao et al., 2013). Lake Yilong has a mean depth of 3.9 m, a maximum depth of 5.7 m and a surface area of 28.4 km². The hydrodynamic model was calibrated with data collected during fifteen punctual campaigns over one year, from summer 2008 to summer 2009, at three monitoring points. During the calibration period the coefficient of determination (R^2) between measured and simulated water temperature (fifteen values), at the three monitoring points were 0.65, 0.70 and 0.74.

The second comparison was done with the study of Lake Minnetonka using the Estuary and Lake COmputer Model (ELCOM) (Missaghi and Hondzo, 2010). Lake Minnetonka has a very complex morphology. The three studied parts of Lake Minnetonka have a maximum depth of 10, 8.5 and 24 m for a total surface area of 8.01 km². The calibration and the verification of the hydrodynamic model were performed using bi-weekly measured profiles of temperature at the deeper point of the three studied basins. The calibration was conducted with data collected between 29th March and 20th October 2000 (205 days) and the verification with data collected between 25th April and 10th October 2005 (168 days). The R^2 values between measured and simulated water temperature of twelve bi-weekly profiles at the three stations ranged between 0.91 and 0.98.

The third comparison was done with the study of Lake Okeechobee using an adapted version of EFCD model, Lake Okeechobee Environmental Model (LOEM) (Jin et al., 2000, 2002; Jin and Ji, 2005). Lake Okeechobee is a very large and shallow lake. It has a mean depth of 3 m and a surface area of 1730 km². During calibration between 15th April and 14th June 1989, the MAE and the RMSE of water temperature were respectively between 0.6 and 0.8 °C, and between 0.7 and 1.0 °C. During verifications between 17th January 2000 and 5th March 2000 and between 1st October 1999 and 30th September 2000, the MAE and RMSE of water temperature were respectively between 0.4 and 0.9 °C, and between 0.5 and 1.3 °C.

The comparison of Delft3D-FLOW performance on Lake Créteil with other model application on small shallow lakes is not straightforward because as far we know, no comparable high-frequency data collected over nearly two years (twenty one months) of contrasting meteorological conditions were used for comparing to model results. The performance of the models EFCD on Lake Yilong and ELCOM on Lake Minnetonka were assessed using dataset based respectively on fifteen and twelve campaigns, performed at three points. The R^2 between measured and simulated water temperature with Lake Créteil model is higher than for EFDC model on Lake Yilong and of the same level than for ELCOM model on Lake Minnetonka. The application of EFCD model on Lake Okeechobee gave the same range of RMSE and MAE values than on Lake Créteil.

4.3.6 Conclusion

For the first time, high temporal resolution data were used to assess the performances of the three-dimensional (3D) hydrodynamic model Delft3D-FLOW in a small and shallow urban lake. The model was calibrated by comparing measurements and simulation results of water temperature and water velocity at three points and five depths. The values of performance indicators were also systematically calculated. The values of the calibration parameters were compared to literature values obtained for Delft3D-FLOW on lakes of different characteristics. This comparison showed the influence of the forcing data used on the calibration coefficient values but in general, a good agreement was found. The model was then verified during eighteen other time periods between measurement campaigns over twenty one months. It reproduced well the alternation of stratification and mixing and also the spatial vertical and horizontal heterogeneities of water temperature between the three monitored points in the lake. Its performances were compared to the literature. This comparison showed that our model set-up gives good results for Lake Créteil. The good results obtained during spring and summer, the key period for biological activity, will allow us to continue studying phytoplankton dynamics by coupling the water quality module, Delft3D-WAQ to Delft3D-FLOW.

Acknowledgements

The research presented in this paper was funded by grants from Ecole des Ponts ParisTech, Région Ile-de-France (research project PLUMMME), the Climate KIC (Blue Green Dream project) and Ecole doctorale SIE (Université Paris-Est). We acknowledge the french national research agency (ANR, research project PULSE) and the OSU-EFLUVE for equipment funding. We also acknowledge the nke team for the sensor technical assistance and département du Val de Marne, Ville de Créteil and Base de loisirs du lac de Créteil for their logical support in the field campaigns. The University of Sao Paulo, Brazil, supported the sabbatical stay of Jose Rodolfo Scarati Martins at the LEESU/Ecole des Ponts ParisTech. Finally we would like to thank Rob Uittenbogaard (Deltares) and Frans Van de Ven (TU Delft) for fruitful discussions.

4.4 Approfondissement de la validation du modèle

La validation du modèle hydrodynamique tridimensionnel présentée précédemment (Soulignac et al., 2017b) a progressé depuis sa publication mais sa configuration reste la même. La capacité de ce modèle à reproduire d'une part l'alternance entre les périodes de stratification thermique et les mélanges en réalisant des simulations en continu et d'autre part les ondes internes est présentée dans cette section.

4.4.1 Alternance entre stratification thermique et mélange

Les trois années où les mesures sont disponibles (2012, 2013 et 2014) ont été simulées en continu d'avril à octobre, sauf en 2012 où les mesures démarrent en mai. Cette période

Profondeur (m)	2012	2013	2014
0,5	0,78	0,53	0,56
1,5	0,82	0,49	0,51
2,5	0,82	0,45	0,51
3,5	0,70	0,47	0,58
4,5	0,58	0,58	0,61

TABLE 4.8 : Valeurs des erreurs absolues moyennes en °C entre la température de l'eau mesurée et simulée au point C

de l'année présente l'alternance entre les périodes stratification et les mélanges. Ces simulations saisonnières complètent les simulations mensuelles présentée précédemment pour la validation du modèle.

La comparaison entre la température de l'eau (T_e) observée et simulée au point C et aux cinq profondeurs est présentées sur la figure 4.23. Le modèle reproduit très bien l'alternance entre les épisodes stratification thermique et les mélanges, et aussi la variabilité interannuelle. En effet, les valeurs des erreurs absolues moyenne (EAM) présentées dans le tableau 4.8 sont comprises entre 0,4 et 0,9 °C. Les résultats des ces simulations sont très bons même sans prendre en compte la variation de niveau du lac (forte évaporation l'été, échanges avec la nappe, non négligeables à cette échelle de temps), ni la variation de la transparence du lac (qui joue sur la stratification mais peu sur le bilan de chaleur global du lac). Des écarts de température lors des mélanges trahissent ces approximations. Ces résultats, tout comme les simulations présentées dans la section précédente, sont très bons et en accord avec ceux trouvés dans la littérature (Zhu et al., 2009; Chanudet et al., 2012; Wahl and Peeters, 2014).

4.4.2 Ondes internes

Une autre validation du modèle a été réalisée entre le 6 et le 10 juin 2014, période analysée dans la sous-section 4.2.4 où les ondes internes ont été caractérisées. Les figures 4.24 et 4.25 présentent la température de l'eau (T_e) mesurée et simulée aux points N et C à 2,5 m de profondeur. La encore, la capacité du modèle à reproduire les observations est remarquable, à la fois sur l'amplitude et la période de ces ondes. Les valeurs de l'erreur absolue moyenne aux points N et C valent respectivement 0,48 et 0,51 °C.

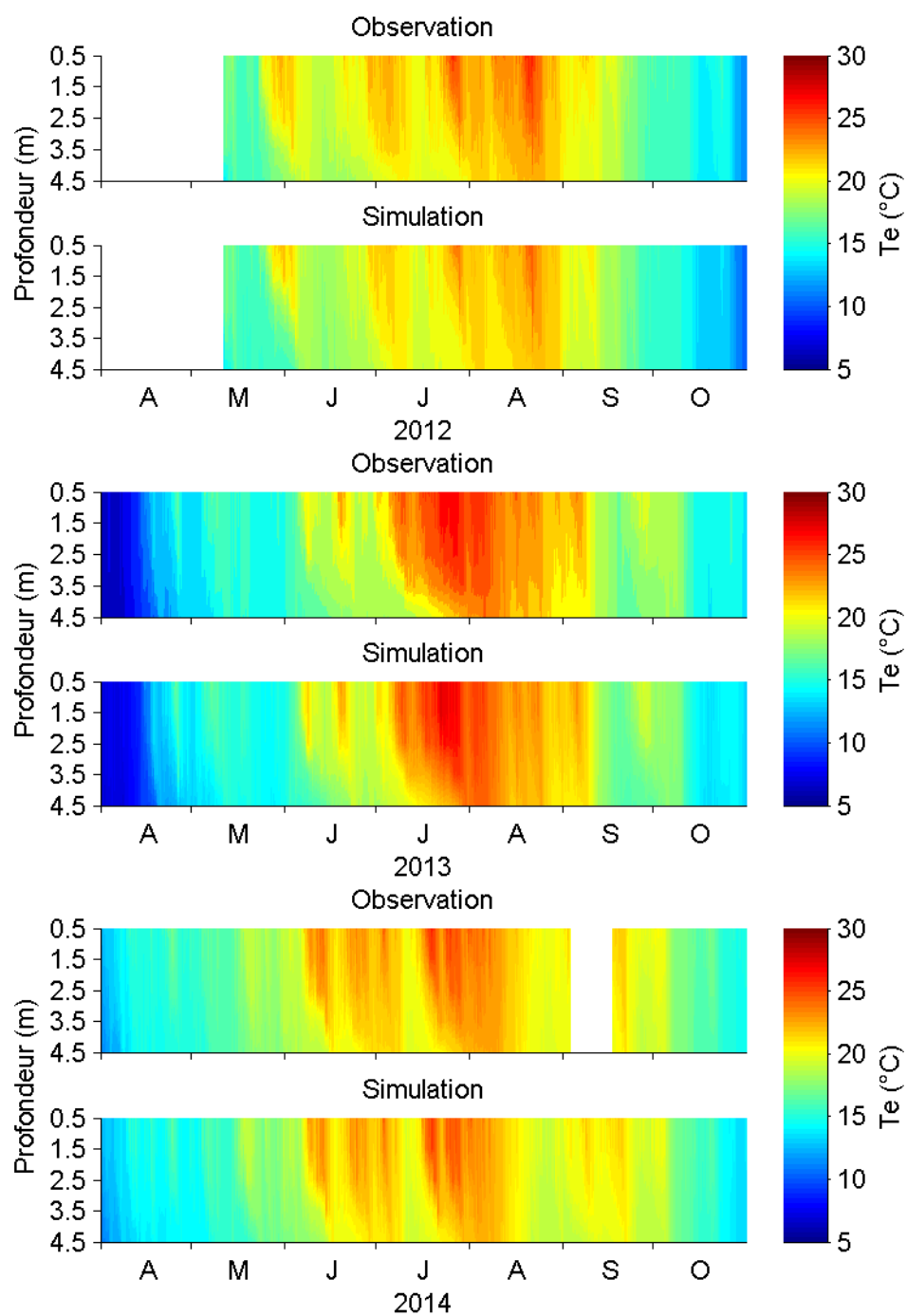


FIGURE 4.23 : Comparaison entre la température de l'eau (Te) observée et simulée au point C de début avril à fin octobre en 2012, 2013 et 2014 sous forme de graphiques de contour

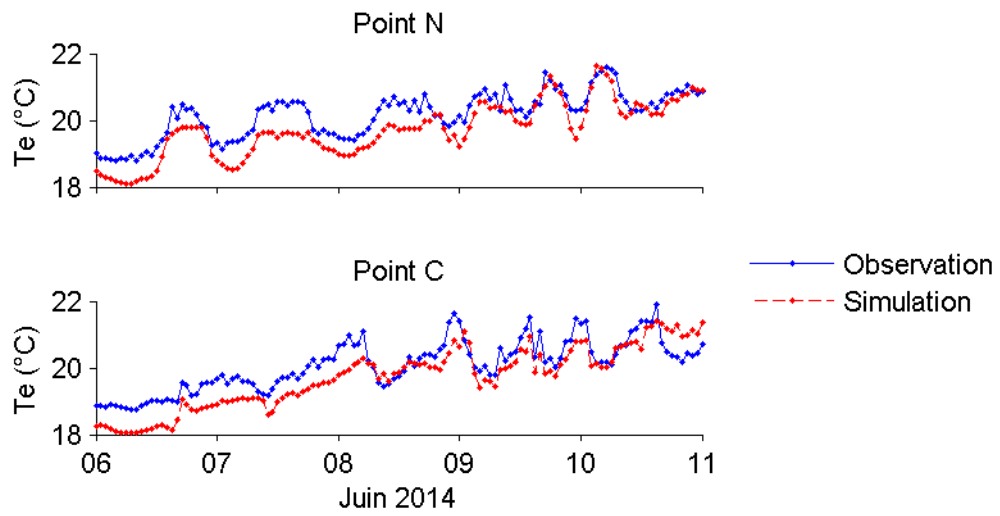


FIGURE 4.24 : Comparaison entre le température de l'eau (T_e) mesurée et simulée à 2,5 m de profondeur (1/2)

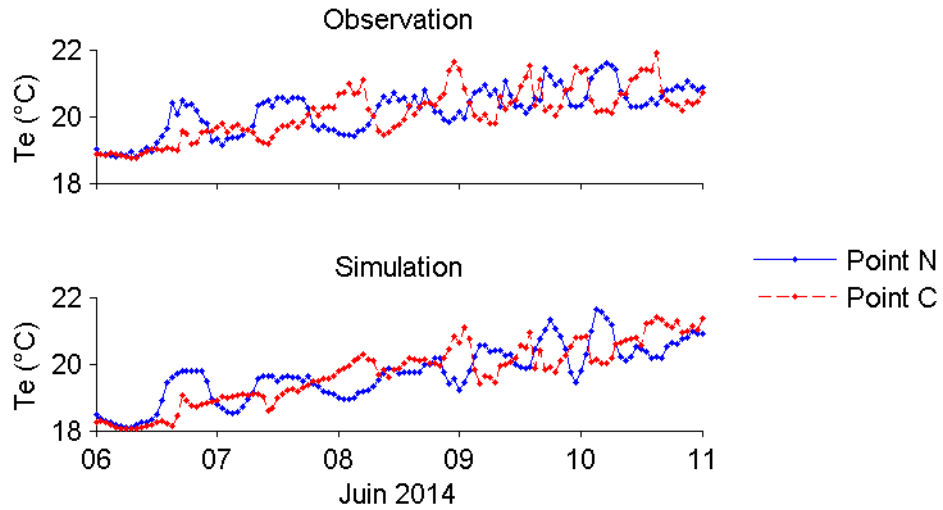


FIGURE 4.25 : Comparaison entre le température de l'eau (T_e) mesurée et simulée à 2,5 m de profondeur (2/2)

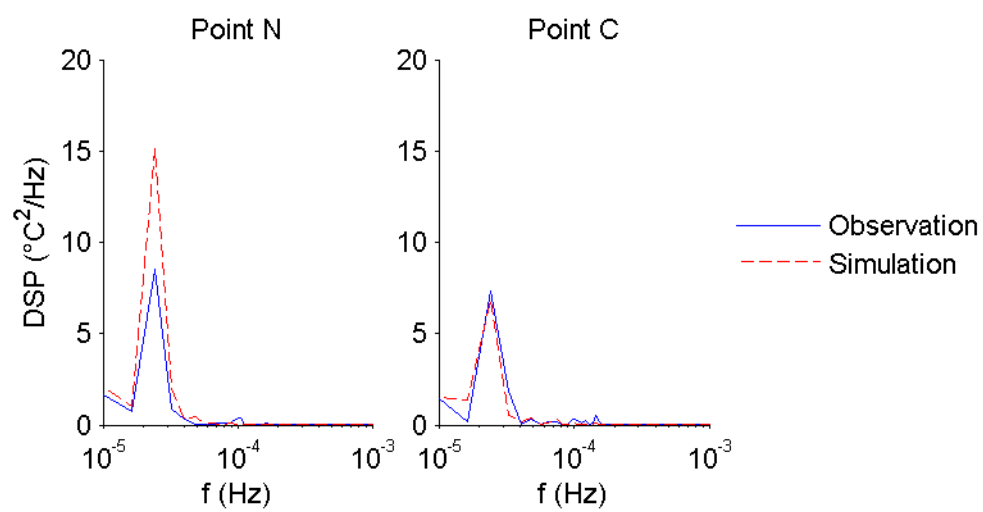


FIGURE 4.26 : Comparaison entre le densité spectrale de puissance de la température de l'eau (DSP) calculée à partir des mesures et des résultats de simulation entre le 9 juin 2014 à minuit et le 10 juin 2014 à 10 heures du matin

Chapitre 5

Modélisation 3D du fonctionnement hydrodynamique du Léman et explication d'hétérogénéités spatiale de concentration en chlorophylle-a à la surface

Ce chapitre est une autoédition de l'article "Using 3D modeling and remote sensing capabilities for a better understanding of spatio-temporal heterogeneities of phytoplankton abundance in large lakes" soumis à la revue "Journal of Great Lakes Research". Il présente une explication de la variabilité spatio-temporelle des concentrations en chlorophylle-a à la surface du Léman en combinant les observations par satellite et les sorties du modèle hydrodynamique tridimensionnel (3D) présenté dans la section 3.3. Les résultats mettent en valeur les mécanismes physiques et hydrodynamiques responsables de l'apparition de sites où la biomasse de phytoplancton observée est plus élevée. Au début du printemps, des hétérogénéités peuvent apparaître à cause d'un démarrage plus précoce à l'est du lac dans une zone abritée. Ce type d'hétérogénéité peut être expliqué par une variabilité spatiale de la structure thermique du lac. En été, des hétérogénéités peuvent aussi être mises en relation avec des phénomènes de remontée d'eau. L'influence des forçages par le vent et de l'hydrodynamique sur l'abondance et la distribution spatiale d'abondance en phytoplancton est exploré, ainsi que l'importance de l'utilisation couplée entre observation satellite et modèles 3D.

5.1 Abstract

Lake biological parameters exhibit important spatio-temporal heterogeneities. Thus, explaining spatial patchiness of phytoplankton abundance has been a recurrent ecological issue and is an essential prerequisite for objectively assessing, protecting and restoring

freshwater ecosystems. Modeling the dynamics of these heterogeneities can help identify the drivers of these heterogeneities. This approach is useful for theoretical and applied limnology. In this study, the dynamics and the drivers of phytoplankton heterogeneities in Lake Geneva (France/Switzerland) was assessed by using the outputs of a three-dimensional (3D) hydrodynamic model (Delft3D) and chlorophyll-a concentration (Chl-a) data from MERIS satellite images between 2002 and 2012. Results highlight physical mechanisms responsible for the occurrence of seasonal hot-spots in phytoplankton abundance in Lake Geneva. At the beginning of spring, Chl-a heterogeneities are usually caused by an earlier onset of phytoplankton growth in shallowest and sheltered areas, and spatial differences in the timing of phytoplankton growth can be explained by spatial variability in thermal stratification dynamics. In summer, transient and locally higher phytoplankton abundances are observed in relation to the impact of basin-scale upwelling. Finally, using synergy between remote sensing and 3D model highlights the influence of wind forcing and hydrodynamics on the abundance of phytoplankton and its spatial distribution.

5.2 Introduction

In a world where lakes provide multiple services to human societies while facing strong anthropogenic pressures, protection and restoration of inland water bodies has become a critical political and scientific issue. To reach these challenging goals, the scientific and lake management communities aim to deepen the understanding of lake ecological functioning, using ongoing lake monitoring efforts.

Phytoplankton, at the base of the food web, controls to a fair extend the quality of the ecosystem services and is widely used as an indicator of ecosystem health and sustainability (EU, 2000). However, evaluating the abundance and composition of this community in routinely obtained water samples raises several issues regarding the representativeness of the collected lake samples since phytoplankton is rarely homogeneously distributed over a water body. This is all the more true in large and/or deep lakes.

Understanding the mechanisms that drive plankton spatial distribution has been a recurring theme in aquatic ecology and been studied for several decades. Commonly, phytoplankton spatial heterogeneities fall into two categories attached to vertical and horizontal distributions. Phytoplankton can only develop in the upper part of the water column where solar energy is high enough to support net photosynthesis (Reynolds, 1997), leading to the concepts of critical depth and turbulence (Huisman et al., 1999). Still, important gradients across the euphotic zone in both the abundance and composition of phytoplankton are frequently observed in deep lakes (Pomati et al., 2011). The vertical distribution of chlorophyll-a concentration (Chl-a) in deep lakes is often characterized by the presence of a deep Chl-a maximum which act as local hotspots of primary production and the occurrence and structure of which are only now beginning to be properly understood (Leach et al., 2017). Heterogeneities along the other – horizontal – axis that have been observed using traditional multi-site measurements and more recent techniques such as microwave or optical remote sensing from space, remain

– equally – difficult to explain because of the complexity of the underpinning processes and mechanisms that are the basis of these heterogeneities (Moreno-Ostos et al., 2007).

Despite the satellite observations of lake patchiness, horizontal variability in lake water parameters is often neglected. Samples used for lake monitoring and water quality assessment are usually collected at a single unique station, often the deepest point of the lake, because this area is generally located in the center of the lake where anthropogenic impact and effect are limited. Nevertheless, the recent remote sensing capabilities can facilitate the description and to some extent, depending on the frequency of suitable images, the study of dynamics in lake heterogeneity (Bresciani et al., 2011; Gons et al., 2008; Kauer et al., 2015; Kiefer et al., 2015; Odermatt et al., 2012; Palmer et al., 2015). In large lakes, surface horizontal heterogeneities in Chl-a are a frequent phenomenon and also present structures that could change rapidly (Kiefer et al., 2015). Thus, the existence of such heterogeneities might raise several issues when studying the impact of local and global forcing on phytoplankton that requires a better understanding of the underlying mechanisms responsible for those heterogeneities (Chen et al., 2003). This is not just a matter of academic interest because the distribution of blooms of harmful cyanobacteria across lakes is of direct importance for risk assessment and management and affects the use of lakes for drinking water and recreation (Ibelings et al., 2003).

The physical properties of water govern its response to mechanical energy inputs, such as wind, river inflow and heat exchanges, resulting in vertical gradients of physical and chemical characteristics, like temperature and nutrients, which are major factors controlling phytoplankton development. As such these physical processes may promote spatial heterogeneities in phytoplankton (Reynolds, 1997). Accordingly, here we postulate that a good understanding of physical dynamics is essential to explain the spatial heterogeneity observed in phytoplankton abundance. To test this, we apply a three dimensional (3D) hydrodynamics model to the large and deep Lake Geneva and evaluate the ability of this hydrodynamic model to explain horizontal patchiness in phytoplankton abundance. In other words, the purpose of this study is to show that by considering only hydrodynamics, we are able to explain certain surface phytoplankton heterogeneities that are observed in lakes.

5.3 Materials and Methods

5.3.1 Study Site

Lake Geneva is a large and deep peri-alpine lake located in the western part of the Alps, on the border between France and Switzerland (figure 5.1 and table 5.1). According to the International Commission for the Protection of Lake Geneva (CIPEL, 2017b), it is thermally stratified during much of the year, never freezes over and does not undergo complete mixing every year. Its main tributary is the River Rhone which counts for 84% of the total inflow (average from 1965 to 2015). The lake is monitored as part of a long-term *in situ* monitoring program by CIPEL for water quality (e.g. water temperature, Chl-a, transparency) and biological compartments, including the phytoplankton.

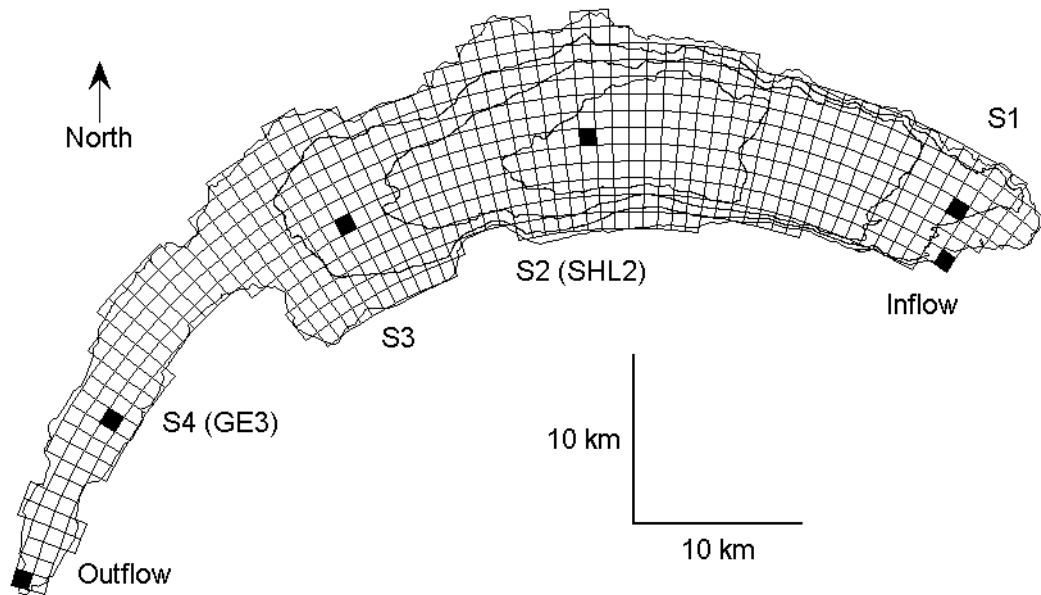


Figure 5.1: Lake Geneva contour, isodepths (100, 200 and 300 m), numerical domain (curvilinear grids), location of the main tributary inflow and outflow (Rhône River) and location of the four sites where simulation outputs are analyzed (S1, S2 (SHL2), S3, S4 (GE3))

This monitoring revealed important changes in phosphorus concentrations. In fact, Lake Geneva has been eutrophic for several years and measures to reduce phosphorus loading in its watersheds were first implemented in the 1970s, leading to a decrease in phosphorus concentrations starting in the early 1980s. Nowadays, Lake Geneva is mesotrophic (Jacquet et al., 2014a).

5.3.2 Data

Chl-a, water temperature (WT) and transparency are available as *in situ* data from the CIPEL monitoring program. Sampling takes place at two stations, at the deepest point of the lake in the large basin “Grand lac” (monitoring station SHL2: WGS84 6.58872° E, 46.45270° N; depth: 309 m) and in the small basin “Petit lac” (monitoring station GE3: WGS84 6.21994° E, 46.29721° N; depth: 72 m) (figure 5.1). At SHL2, sampling is conducted twice a month, except in winter, when it is carried out only once a month. At GE3, sampling frequency is once a month throughout all the year. Samples for Chl-a measurements are collected at 10 depths: 0, 1, 2, 3.5, 5, 7.5, 10, 15, 20 and 30 m. Cells are collected on a Whatman GF/C filter (47 mm) and sonicated. The pigments are extracted with 90% (v/v) acetone/water and the solution is filtered through a glass fiber filter GF/C (25 mm). Chl-a is measured by spectrophotometry (Strickland and Parsons, 1968). WT is measured using multiparameter probes, SST-CTD009, SST-CTM214 and

Characteristic	Value
Latitude	N 46°27'
Longitude	E 6°32'
Elevation	372 m
Mean depth	153 m
Max depth	309 m
Surface area	580 km ²
Watershed area	7419 km ²

Table 5.1: Lake Geneva characteristics

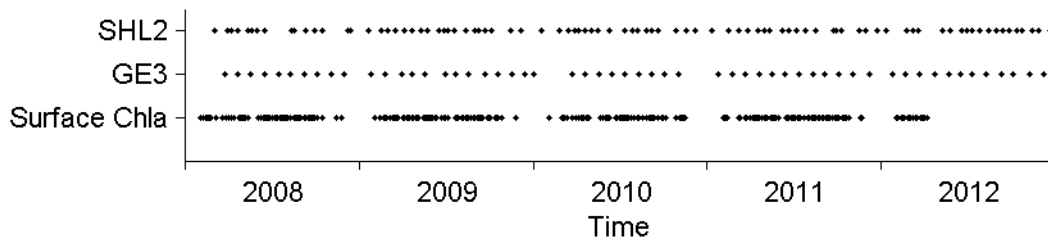


Figure 5.2: Data availability

RBR-XXR-620. The transparency is measured as Secchi disk depth (SDD). Surface Chl-a was taken from Kiefer et al. (2015). It was derived from satellite MERIS observations. The processing was done with the FUB WeW algorithm from the years 2002 to 2012 (Schroeder et al., 2007). Data availability is summarized (figure 5.2).

5.3.3 Modeling approach

Delft3D

The open source Delft3D software used in this study has been widely applied for lakes of different size all around the world (Chanudet et al., 2012; Razmi et al., 2013; Kacicoc and Beyhan, 2014; McCombs et al., 2014; Razmi et al., 2014; Wahl and Peeters, 2014; Li et al., 2015; Soullignac et al., 2017b). It has 3D hydrodynamic and water quality modules. In this study, only the hydrodynamic module Delft3D-FLOW was used. It solves the Navier-Stokes equations for an incompressible fluid, under the shallow water and the Boussinesq equations. The system of equations consists of the continuity equation,

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \quad (5.1)$$

the two horizontal equations of motion,

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} + u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} + w \frac{\partial u}{\partial z} = \\ - \frac{1}{\rho_0} \frac{\partial p}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial x} \left(\nu_H \frac{\partial u}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(\nu_H \frac{\partial u}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(\nu_V \frac{\partial u}{\partial z} \right) + f v \end{aligned} \quad (5.2)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial v}{\partial t} + u \frac{\partial v}{\partial x} + v \frac{\partial v}{\partial y} + w \frac{\partial v}{\partial z} = \\ - \frac{1}{\rho_0} \frac{\partial p}{\partial y} + \frac{\partial}{\partial x} \left(\nu_H \frac{\partial v}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(\nu_H \frac{\partial v}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(\nu_V \frac{\partial v}{\partial z} \right) - f u \end{aligned} \quad (5.3)$$

the vertical equation of motion being reduced to the hydrostatic pressure equation, and the transport equation of heat,

$$\begin{aligned} \frac{\partial WT}{\partial t} + u \frac{\partial WT}{\partial x} + v \frac{\partial WT}{\partial y} + w \frac{\partial WT}{\partial z} = \\ + \frac{\partial}{\partial x} \left(D_H \frac{\partial WT}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(D_H \frac{\partial WT}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(D_V \frac{\partial WT}{\partial z} \right) + \frac{S}{\rho_0 C_{pw}} \end{aligned} \quad (5.4)$$

where x , y , and z are Cartesian coordinates (m), t is time (s), u , v and w are the three components of the water velocity (m s^{-1}), f is the Coriolis frequency (s^{-1}), T is the water temperature (K), ρ_0 is the water density (kg m^{-3}), p is the pressure (Pa), ν_H and ν_V are the horizontal and vertical eddy viscosities ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$), D_H and D_V are the horizontal and vertical coefficients of eddy diffusivity of heat ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$), S is the source of heat per unit volume (W m^{-3}) and C_{pw} is the water specific heat ($\text{J K}^{-1} \text{kg}^{-1}$). Model equations are precisely described in Deltares (2014b).

Model set up

The surface of the numerical domain was created by using a curvilinear grid composed of 591 cells of about 1 km^2 area (figure 5.1). In the vertical direction, 100 Z-layers were used. Their thickness varies from 1 m at the surface to about 7 m at the bottom. The variation in the layer thickness is equal to 1.02. Based on these length scales, the computational time step was set to 3 min to verify the Courant-Friedrichs-Lewy (CFL) criterion and the background horizontal eddy viscosity and diffusivity was set to $100 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$. The k- ϵ turbulence closure model was chosen to calculate the vertical eddy viscosity and diffusivity because it has proven to perform well in stratified water (Burchard and Baumert, 1995). The explicit multi-directional upwind (MDUE) scheme was selected for the spatial discretization of the horizontal advection terms and the Van Leer-2 scheme was used for the transport equation. Wind drag coefficient was set as a linear function of wind speed between $0.63 \cdot 10^{-3}$ at 0 m s^{-1} and $7.23 \cdot 10^{-3}$ at 100 m s^{-1} . Stanton and Dalton numbers were set at $1.3 \cdot 10^{-3}$. The salinity was set constant at 0.15 ppt, corresponding to the observed specific conductance of about $300 \mu\text{S cm}^{-1}$.

Year	SDD (m)
2008	6.1
2009	6.4
2010	6.1
2011	6
2012	4

Table 5.2: Model input data Secchi disk depth (SDD)

Input data

Meteorological variables were obtained from simulation results of the Consortium for Small-scale Modeling (COSMO) atmospheric model (figure 5.3). The time step is 1 h and the spatial resolution is 1.5 km. Hourly discharge and water temperature data were measured in the Rhône River at Porte De Scex, 5 km upstream from the lake.

Simulations

The simulation starts on March 3, 2008, at midnight. WT profile measured at SHL2 at this date was used for initialization considering the whole lake water temperature as horizontally homogeneous. The lake was also supposed to be at rest, without water currents. Five years were simulated, from 2008 to 2012. The simulation was stopped and restarted on January 1 of each year just to change the transparency value. The average SDD value between May and September, the five months when the solar radiation is the highest, was used (Wahl and Peeters, 2014). Values are presented in the table 5.2. Simulation results were exported with a time-resolution of 1 h.

Model Validation

The model performance was evaluated by comparing observed and simulated WT at SHL2 and GE3 for the five simulated years. In this study, we focused on the water layer between the surface and 30 m depth because this is where net photoautotrophic phytoplankton growth occurs. Simulated WT profiles were systematically exported when *in situ* measurements were taken, at approximately midday. The model validation was performed by calculating the mean absolute error (MAE), which quantifies the error between simulation results and observations, defined by

$$MAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |T_{sim}(i) - T_{obs}(i)| \quad (5.5)$$

where T_{sim} and T_{obs} are respectively simulated and observed WT vectors whose n is the length. One value of MAE was calculated for each observation date by considering all the data between the surface and 30 m. One value of MAE was also computed for each depth and each year by considering all the data of one year.

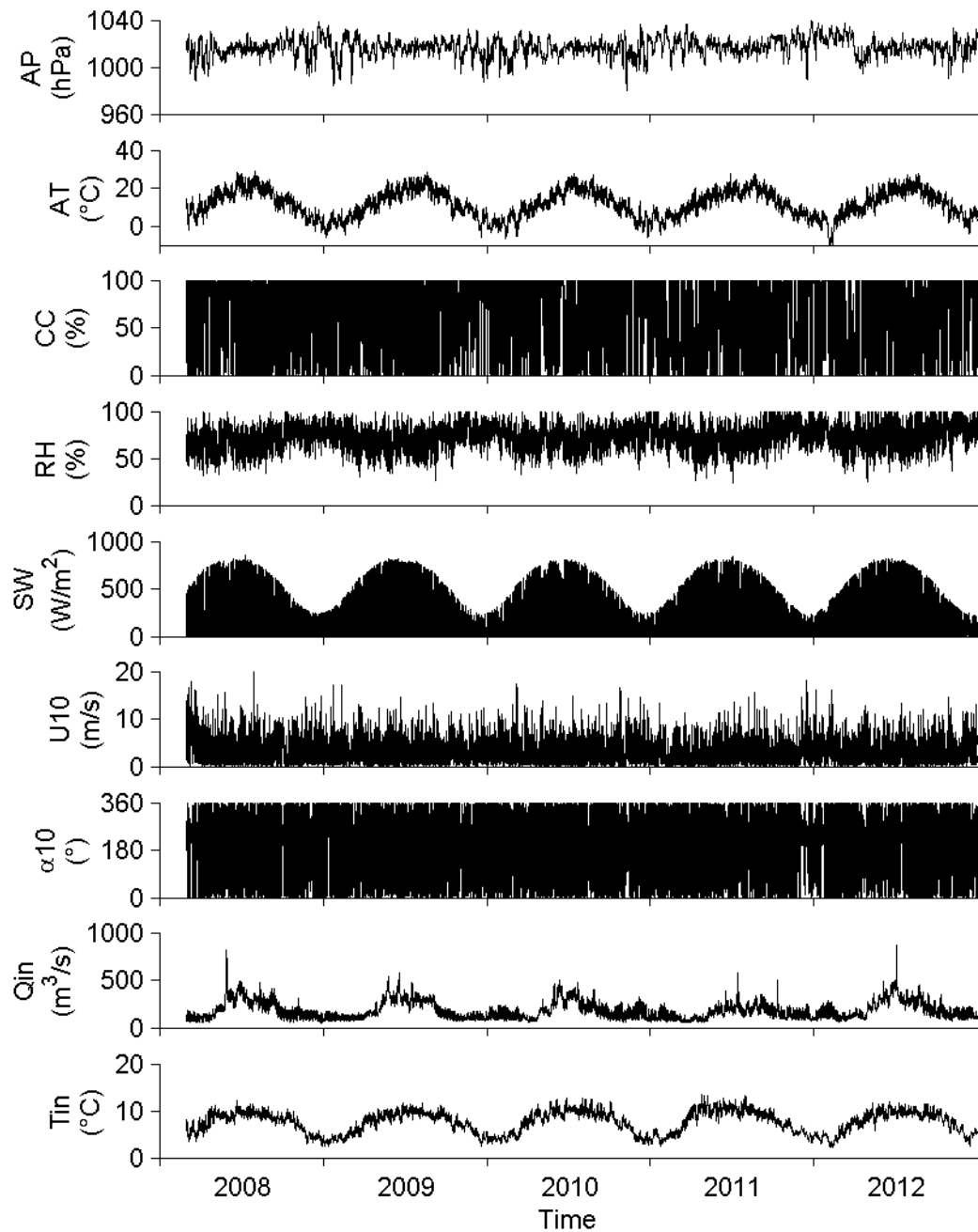


Figure 5.3: Model input meteorological data at the monitoring station SHL2 (air pressure (AP), air temperature (AT), cloud coverage (CC), relative humidity (RH), incident solar radiation (SW), wind speed (U10) and wind direction (α_{10}) and hourly flow rate (Q_{in}) and water temperature (T_{in}) of the Rhône river

Model Analysis

Changes in the lake thermal structure were analyzed based on hourly simulated WT profiles for three periods of interest at four stations S1, S2, S3 and S4. S2 and S4 correspond to SHL2 and GE3, respectively. Two recurrent spatial structures in the distribution of surface phytoplankton in Lake Geneva have been selected for the purpose of this study. The first structure is a phytoplankton patch with enhanced densities observed near the north-western shore of Lake Geneva in summer. It occurs in September 7, 2009 (figure 5.4a). The second structure depicts higher phytoplankton abundance in early spring in a specific part of the lake, namely at the entrance of the Rhône river (Kiefer et al., 2015) and it occurred in March 21, 2011 (figure 5.4a). So the first period of interest, from August 31 to September 9, 2009, corresponds to the first Chl-a structure and the second, from March 8 to 28, 2011. A third period (from February 24 to March 29, 2010) that is used as a counter-example for the 2nd structure has been chosen. During that period, environmental parameters have allowed an homogenous development of phytoplankton as clearly depicted by remote sensing in March 23, 2010. The Lake Analyzer numerical code was used to calculate the mixed layer depth (Read et al., 2011). The mixed temperature differential parameter of Lake Analyzer was set to 0.01 °C. For the second and the third period of interest in 2010 and 2011 respectively, Lake Analyzer was also used to calculate the buoyancy frequency which represents the local stability of the water column, N^2 , expressed in s^{-2} by

$$N^2 = \frac{g}{\rho} \frac{\partial \rho}{\partial z} \quad (5.6)$$

where g is the gravity (9.81 m s^{-2}), ρ is the water mass density (kg m^{-3}) and z is the vertical Cartesian coordinate (m).

5.4 Results

5.4.1 Model Validation

The model was validated by comparing observed and simulated WT between the surface and 30 m depth at SHL2 (figure 5.5a) and at GE3 (figure 5.5b). Simulated WT were interpolated at observed depths and times. The 3D hydrodynamic model well reproduces observations, in particular, the water column warming from the surface and the implementation of the thermal stratification during the summer. The MAE calculated for each observation date varies in a comparable way at SHL2 and GE3 ranging from 0.00 °C to 3.90 °C at SHL2 and 0.02 °C to 3.50 °C at GE3 (figure 5.6a). For both sampling stations, MAE values are smaller during winter and spring than during summer and autumn when the lake was stratified. The annual MAE calculated for each depth considering all the observation dates over the course of the year also varies comparably between SHL2 and GE3 with values comprised between 0.00 °C and 1.43 °C at SHL2 and between 0.22 °C and 1.89 °C at GE3 (figure 5.6b). The MAE is generally small at the surface and reaches a maximum at a depth located in the metalimnion

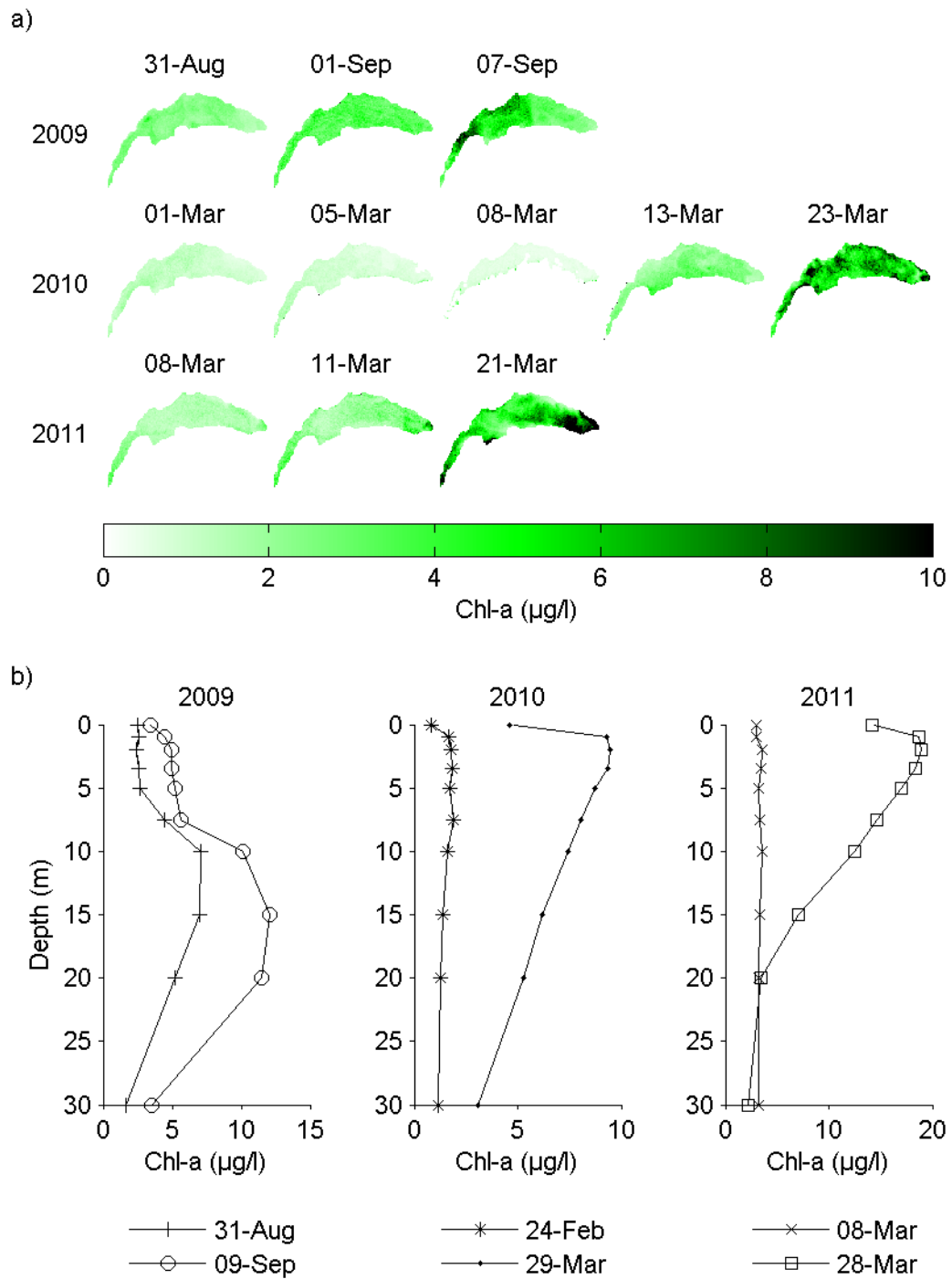


Figure 5.4: a) Satellite chlorophyll-a concentration (Chl-a) data, b) *In situ* Chl-a measurements at SHL2 monitoring station

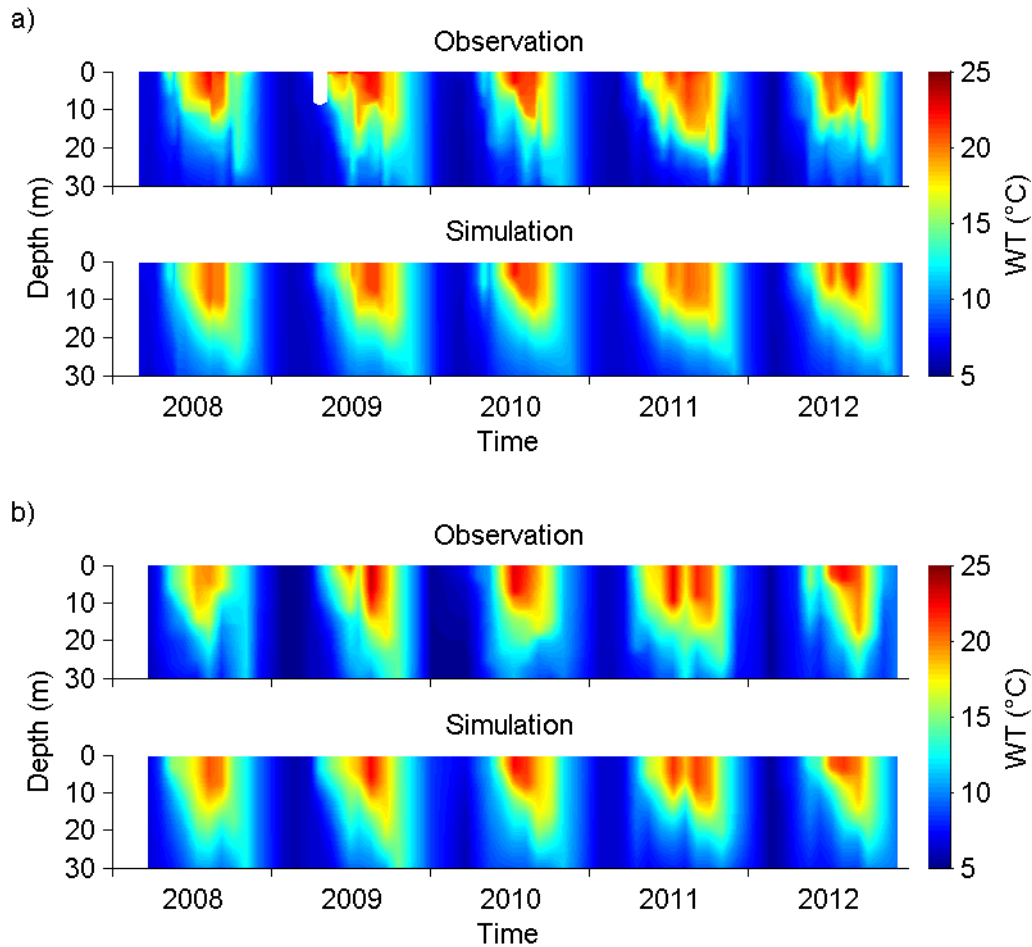


Figure 5.5: Comparison between observed and simulated water temperature (WT) at SHL2 (a) and GE3 (b) using contour plots

near the thermocline, except for 2009 when the maximum value is at the surface. In fact, the thermocline depth is better reproduced by the model for year 2009. Below the metalimnion, the MAE decreases. The annual mean of the MAE is systematically lower at SHL2 than at GE3. Based on the MAE value, the best performance is achieved for the year 2012 followed by 2009, 2010, 2011 and 2008 (table 5.3).

The comparison between measurements and simulations showed that the model is capable of reproducing the evolution of the lake thermal vertical structure at a smaller time-scale, especially for the three time-periods defined previously from surface Chl-a observations. During the first period from August 31 to September 9, 2009, the model reproduces satisfactorily the cooling of the water surface temperature and the deepening of the surface mixed layer at SHL2 (figure 5.7a). MAE values are presented in the table 5.4. For the second period from February 24 to March 29, 2010, the model also

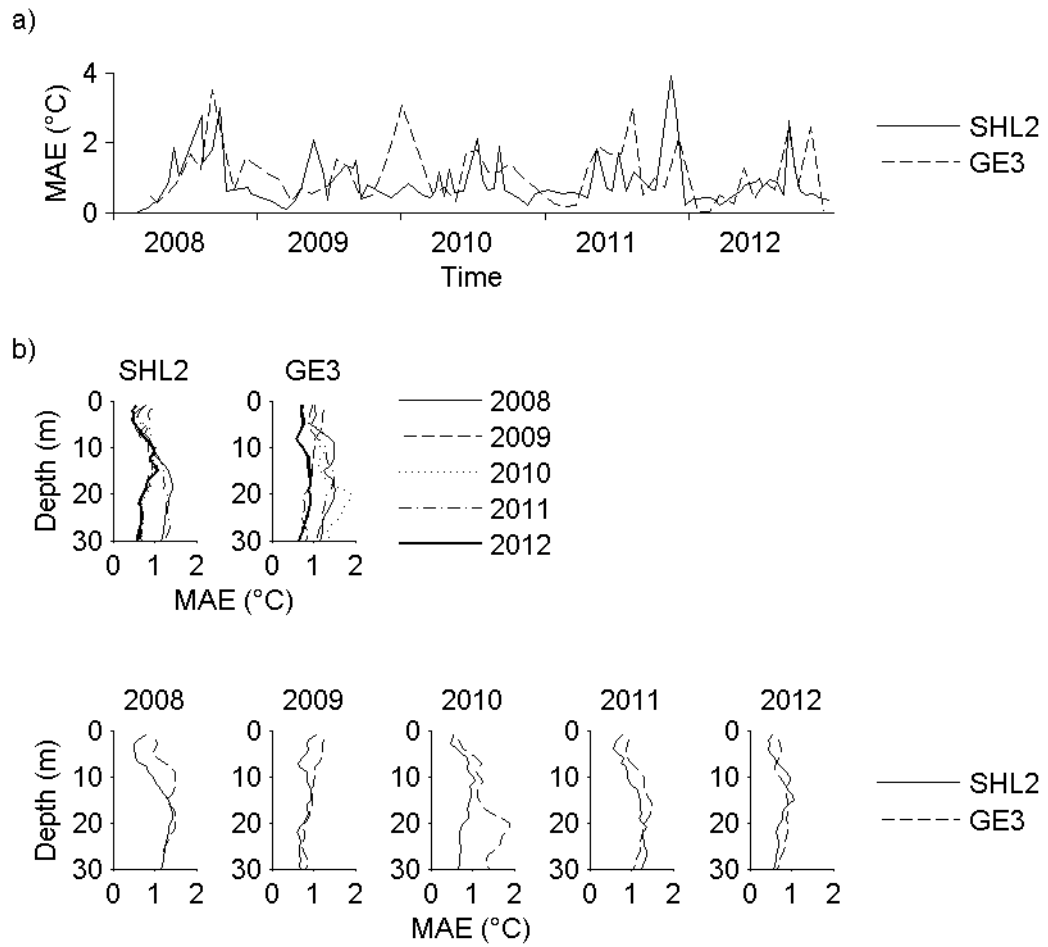


Figure 5.6: a) Times series of mean absolute error (MAE) between the surface and 30 m depth, b) Vertical profiles of yearly MAE

	SHL2	GE3
2008	1.07	1.30
2009	0.79	0.97
2010	0.80	1.29
2011	1.07	1.20
2012	0.72	0.80

Table 5.3: Yearly mean values of the mean absolute error between the surface and 30 m depth

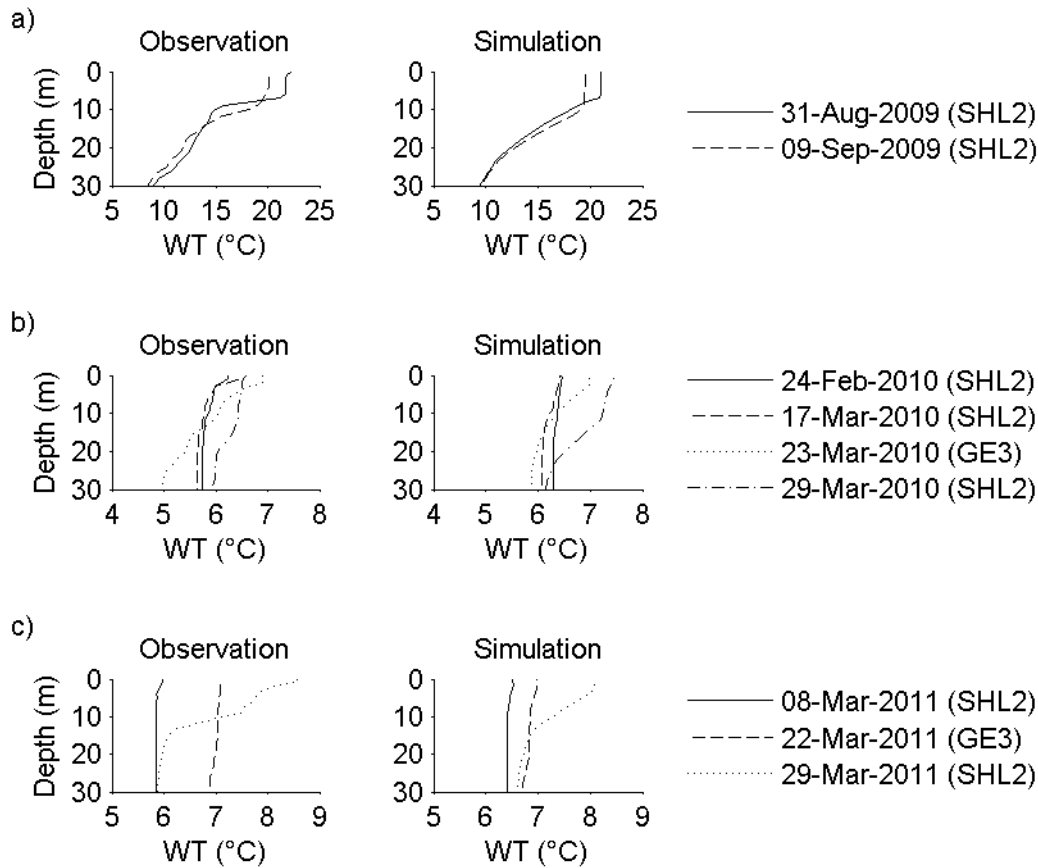


Figure 5.7: Comparison between observed and simulated water temperature (WT) profiles

correctly reproduces the homogeneous onset of the thermal stratification (figure 5.7b). For the third period from March 8 to 28, 2011, finally, the model correctly predicted an early start of the stratification on March 28 at SHL2 while the lake was still not stratified on March 22 at GE3 (figure 5.7c). So, the model presents good results and can be safely used for the purpose of this study.

5.4.2 Lake Thermal Structure in summer 2009

From August 31 to September 2, 2009, simulation results predict a homogeneous thermal stratification in the lake between the surface and 30 m depth, except at S1 near the main tributary entering the lake (figure 5.8). In fact, the mixed layer depth was about 15 m at S1 and 10 m at S2, S3 and S4. On September 3, a wind event from west or southwesterly directions started downwelling at S1 and upwelling at S4. This wind event continued on September 4 and increased presenting wind speed values

	SHL2	GE3
31/08/2009	1.27	NA
09/09/2009	1.49	NA
24/02/2010	0.52	NA
17/03/2010	0.57	NA
23/03/2010	NA	0.53
29/03/2010	0.54	NA
08/03/2011	0.57	NA
20/03/2011	NA	0.18
28/03/2011	0.54	NA

Table 5.4: Mean absolute error values between the surface and 30 m depth (NA: not available)

greater than 10 m s^{-1} . The minimum thickness of the surface mixed layer calculated by the model is 5.6 m at S4 and its maximum value is 25.3 m at S1. Simulation results predict also that water of $18.5 \text{ }^\circ\text{C}$ was brought up to the surface at the north-west lake shore (figure 5.9). This temperature value corresponded to a depth of about 15 m where the maximum of Chl-a was observed from *in situ* measurements at SHL2 on August 31 and September 9 (figure 5.4b). Interestingly, the satellite image on September 7 shows high Chl-a concentration also at the north-west lake shore (figure 5.4a).

5.4.3 Lake Thermal Structure in spring 2010

From February 24 to March 11, 2010, simulation results showed that the thermal stratification was not installed between the surface and 30 m depth because several wind events ($> 5 \text{ m s}^{-1}$) from west or north-west and north or north-easterly directions prevented an increase in water column stability (figure 5.10). Conversely, the wind speed was lower between March 12 and 17 ($< 5 \text{ m s}^{-1}$) and daily stratification was predicted by the model. In fact, based on a stability criterion (thermal stratification was defined for $N^2 > 10^{-5} \text{ s}^{-2}$), the thermal stratification started at the same time at S1, S2, S3 and S4 on March 16 due to the lower wind speed. Until March 23, the thermal stratification developed homogeneously across the four stations, no wind events were recorded that could have broken the stratification at any station. In comparison, the satellite image March 23 showed homogeneous Chl-a at the whole lake scale (figure 5.4a).

5.4.4 Lake Thermal Structure in spring 2011

From March 8 to 12, 2011, simulation results indicated that the lake was similarly mixed between the surface and 30 m depth at S1, S2, S3 and S4 when the wind speed did not exceed 5 m s^{-1} (figure 5.11). Between March 13 and 16, several strong wind events ($> 5 \text{ m s}^{-1}$) coming from the east or southeast regularly reduced the water column stability at S1 by breaking the thermal stratification. On March 13, the buoyancy frequency at S1 passed from $5.7 \cdot 10^{-5}$ to $3 \cdot 10^{-6} \text{ s}^{-2}$ and continued to reach values below 10^{-6} s^{-2}

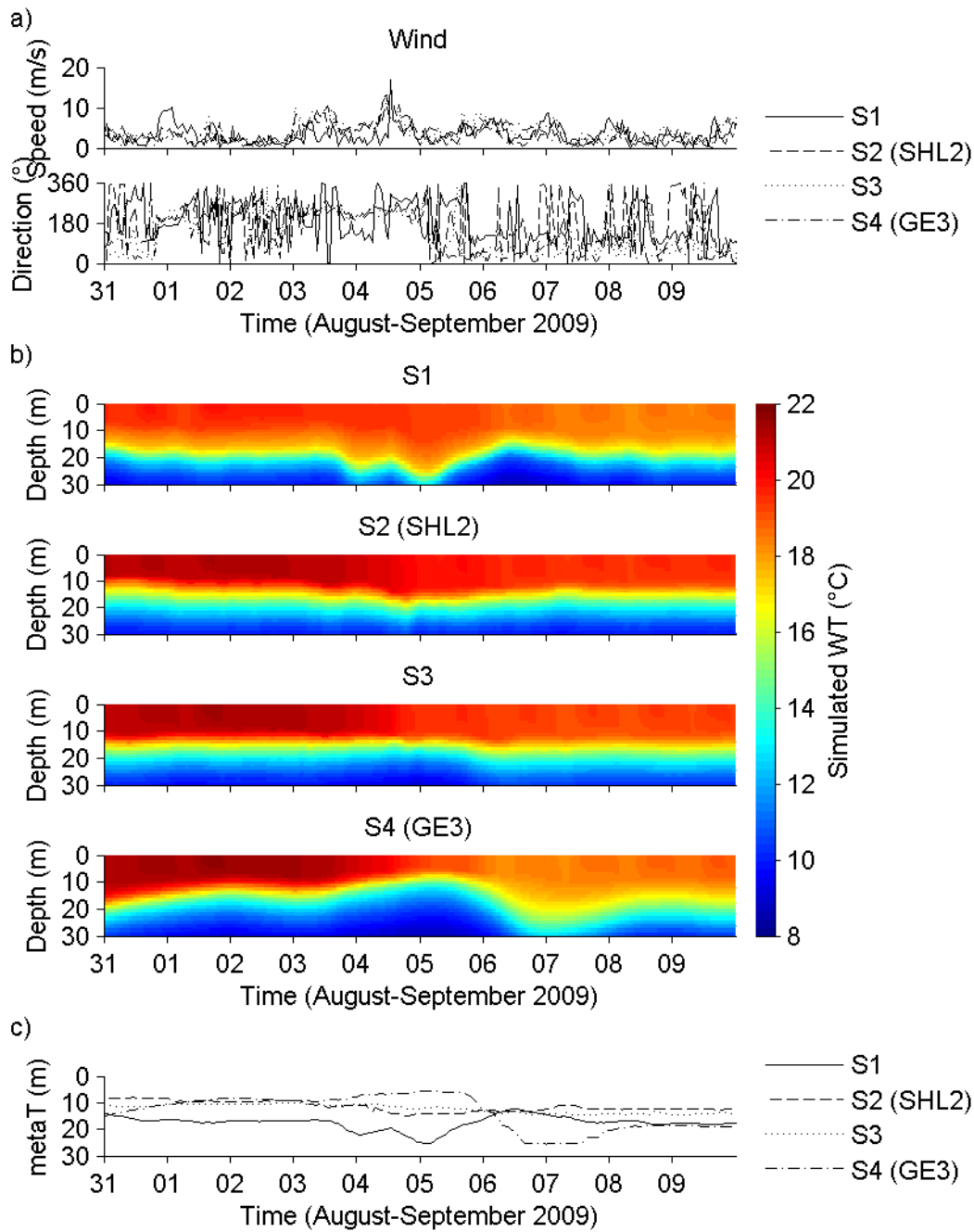


Figure 5.8: First period of interest analyzed in summer 2009, a) Times series of wind speed and direction, b) Contour plots of simulated water temperature (WT) at the 4 stations, S1, S2, S3 and S4, and c) Comparison of mixed layer depths (metaT) across the lake

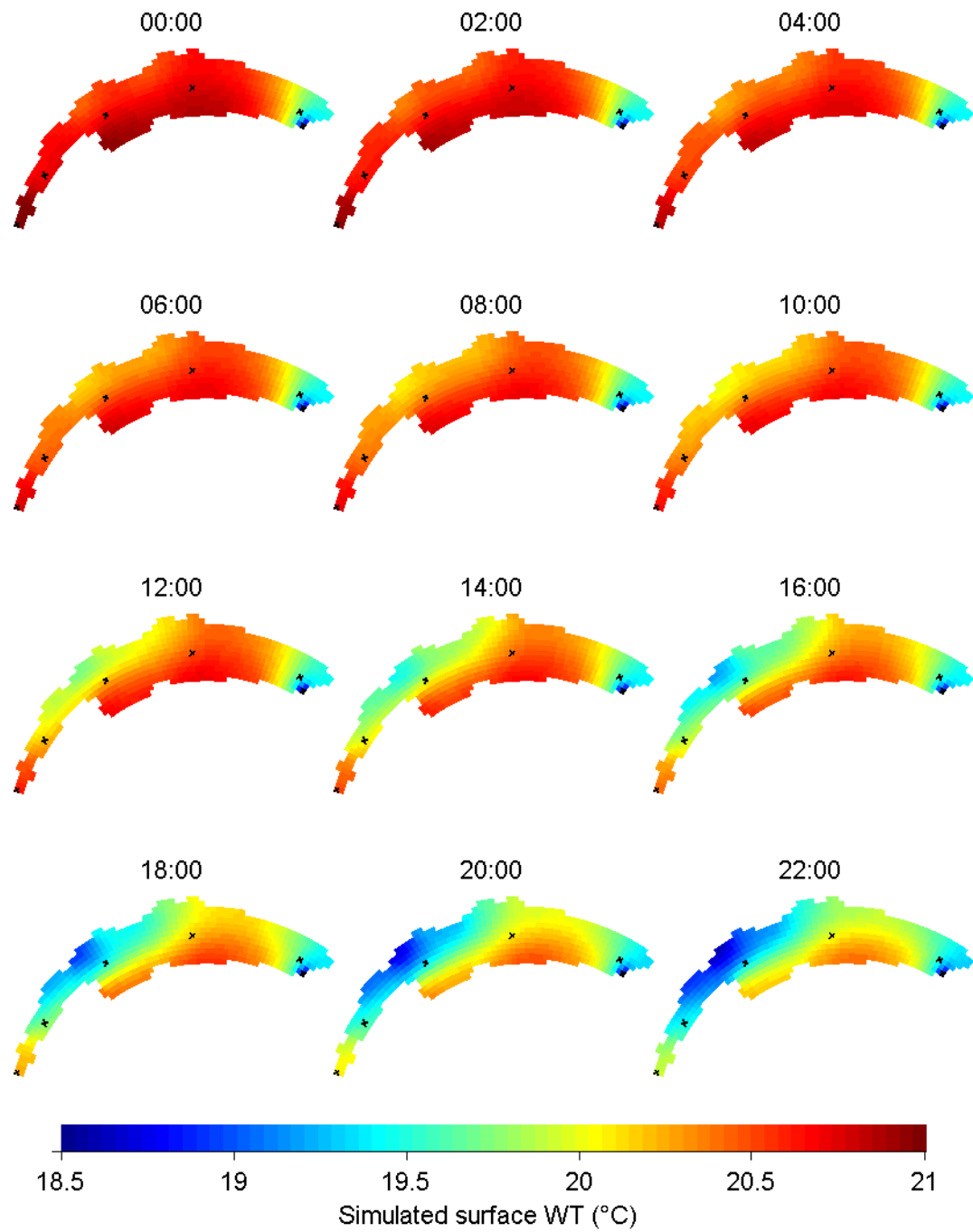


Figure 5.9: Simulated surface water temperature (WT) on September 4, 2009, every two hours during the first period of interest analyzed

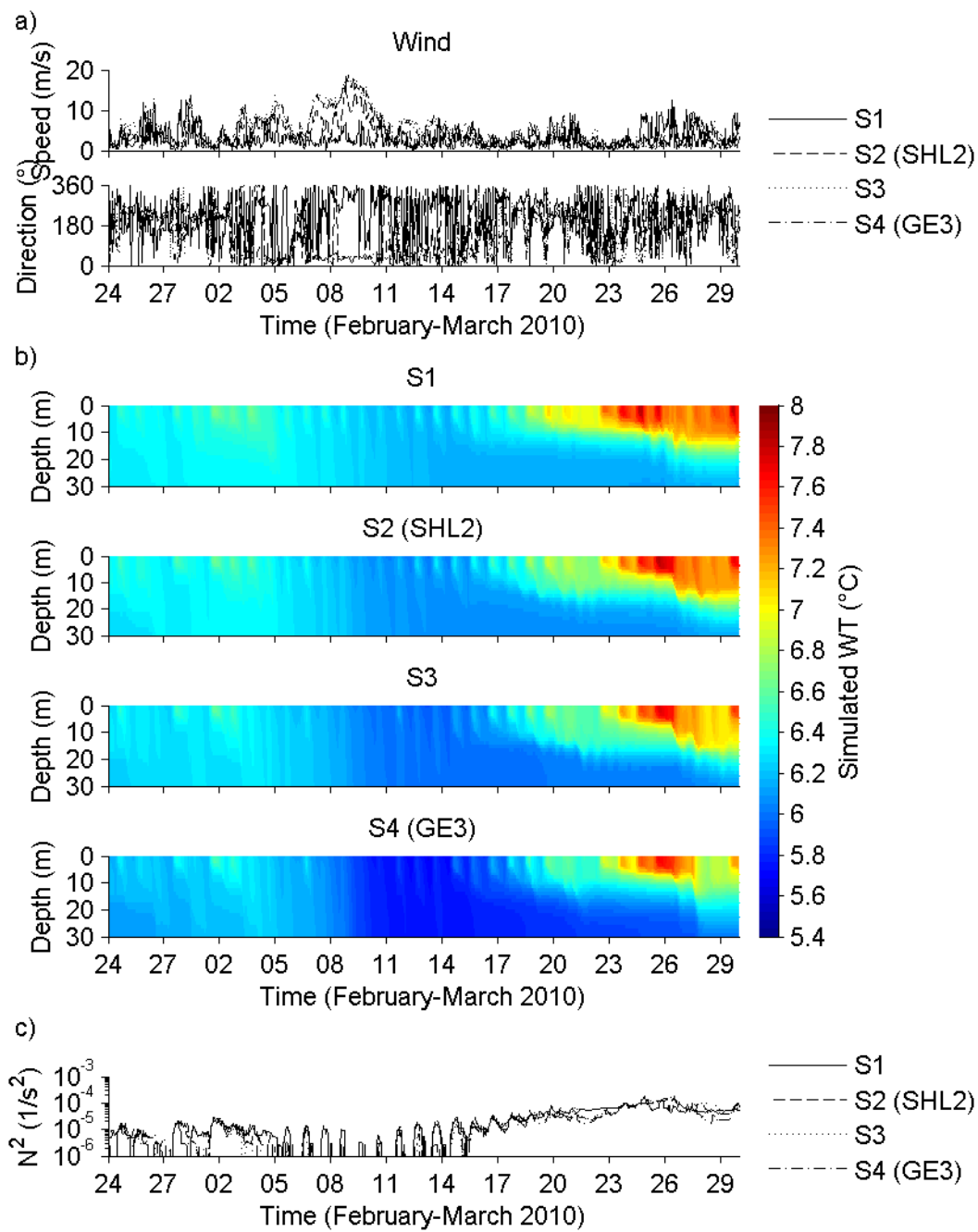


Figure 5.10: Second period of interest analyzed in spring 2010, a) Times series of wind speed and direction, b) Contour plots of simulated water temperature (WT) at the 4 stations, S1, S2, S3 and S4, and c) Comparison of buoyancy frequency (N^2) across the lake

every day until March 16. Meanwhile, the stability increased at S2, S3 and S4 where the wind speed was weaker permitting the development of the thermal stratification. From March 17, onwards, the stability increased at S1 where the buoyancy frequency returned over 10^{-5} s^{-2} because the wind speed decreased. On March 19, a strong wind event from north or northeasterly directions (10 m s^{-1}) mixed the water column at S3 and S4, and significantly decreased the water column stability at S2. At S4, the buoyancy frequency passed from $2 \cdot 10^{-4}$ to $3 \cdot 10^{-6} \text{ s}^{-2}$. The wind turned to the west, leaving S1 sheltered and S2 less exposed to the wind compared to S3 and S4. The north or northeast wind event continued after March 19 and prevented the thermal stratification to restart at S3 and S4. As a result, the lake thermal structure was not homogeneous within the lake, only S1 and S2 were stratified and S1 was more stratified than S2. In comparison, the satellite image on March 21 showed that algal development took place at S1 (figure 5.4a).

5.5 Discussion

5.5.1 Early spring algal development onset

In spring 2010, satellite surface Chl-a data show that the onset of phytoplankton development was homogeneous. This is corroborated by the use of the 3D model which shows that the thermal structure of the lake was homogeneous too. By contrast in spring 2011, satellite images revealed heterogeneous Chl-a with a maximum recorded in the eastern part of the lake indicating that the onset of phytoplankton development occurred earlier at S1. Based on the satellite data, it has been shown that this part of the lake is known to regularly exhibits higher Chl-a concentrations in spring (Kiefer et al., 2015).

Given the mesotrophic status of the lake, in March, the euphotic layer tends to be fertilized by winter mixing, and dissolved organic phosphorus concentrations are not yet limiting for phytoplankton growth at this time of the year. Moreover, according to the PEG model and Reynolds (1997) in such deep lakes, light is the critical resource for phytoplankton growth in early spring. Observations show that phytoplankton developed in areas of Lake Geneva where simulations indicate that the thermal stratification sets in early, in a sometimes sheltered area compared to the rest of the lake. Indeed, our results are coherent with the conceptual phytoplankton model of the Phytoplankton Ecology Group (Sommer et al., 1986, 2012) which states that thermal stratification triggers the algal development in spring in deep lakes since stratification brings about a fast, order of magnitude increase in light availability for phytoplankton growth.

This concept has long been described as Sverdrups critical mixing depth, i.e. phytoplankton is able to grow only if the mixing depth is less than a critical depth so that net photoautotrophic growth is possible (Sverdrup, 1953). However, this concept is not always in line with observations since phytoplankton blooms have been observed to precede the onset of stratification, when mixing is still unrestricted (Eilertsen, 1993). Huisman et al. (1999) added the concept of critical turbulence. In deep and relatively clear lakes, phytoplankton can maintain development irrespective of mixing depth, if their growth

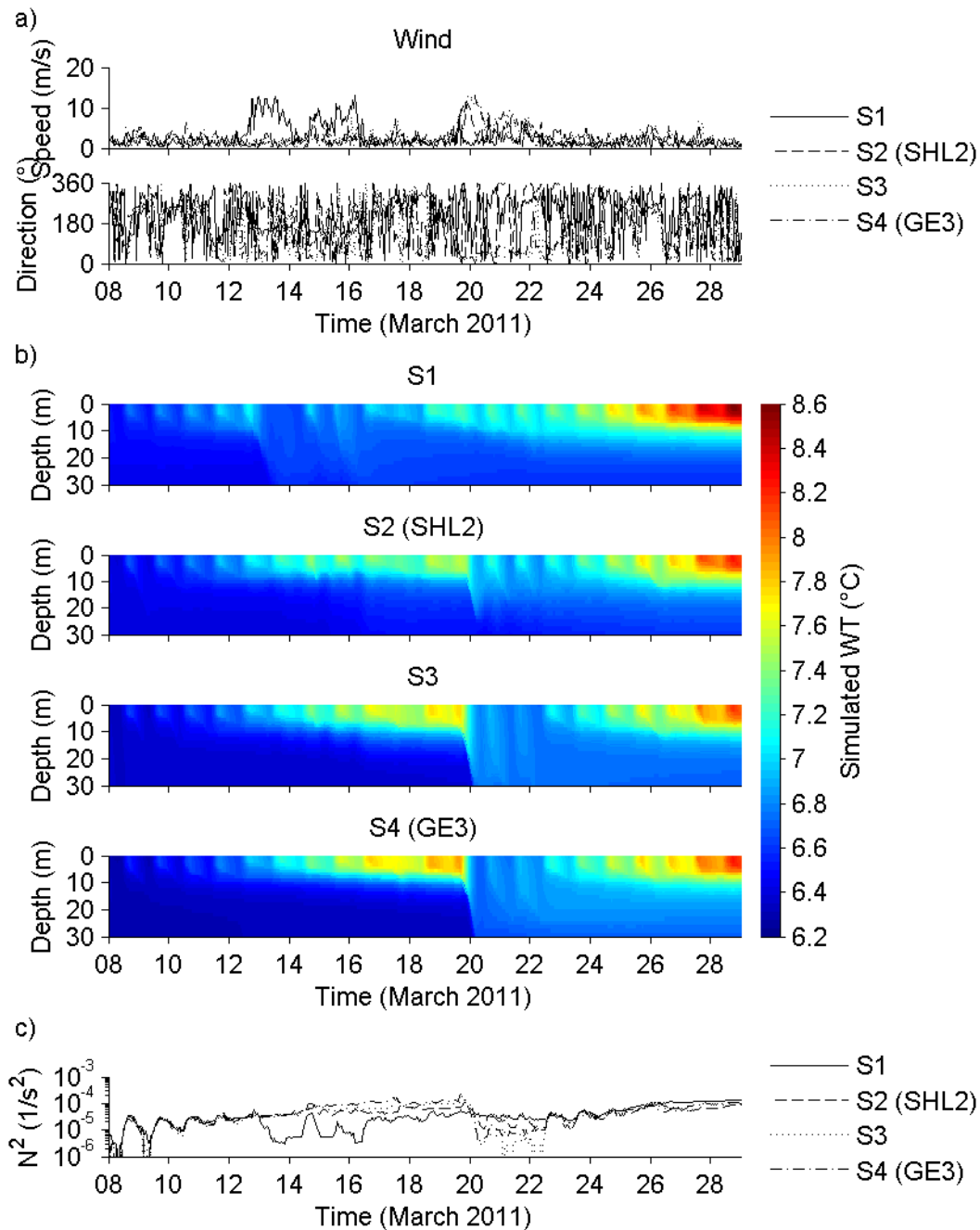


Figure 5.11: Third period of interest analyzed in spring 2011, a) Times series of wind speed and direction, b) Contour plots of simulated water temperature (WT) at the 4 stations, S1, S2, S3 and S4, and c) Comparison of buoyancy frequency (N^2) across the lake

rate in the upper layer exceeds vertical mixing rates. The relative shelter in the eastern part of Lake Geneva therefore can stimulate early bloom development following either one of these concepts, either by reducing mixing depth or by reducing turbulent mixing rates to below the respective critical values.

5.5.2 Upwelling events

Upwelling events were previously observed in some regions of Lake Geneva (Oesch et al., 2008) and more generally in large lakes (Plattner et al., 2006). When characterizing the thermal structure of Lake Geneva by using the 3D model, we found that we could link satellite images and simulations results for the upwelling event of September 4, 2009. *In situ* measurements showed that phytoplankton developed at about 15 m depth at that time. We showed that surface Chl-a heterogeneities observed on September 7, 2009, are related to this upwelling event. The model suggests a displacement of deep phytoplankton to the surface. At this stage, the model does not include nutrients or biology, so it cannot attest for an effective supply of nutrients to the upper waters that will stimulate algae productivity and phytoplankton growth. So, it remains unresolved whether the upwelling event enhanced primary production and phytoplankton growth as it is sometimes the case during upwelling events (Poschke et al., 2015).

However, this effective enhancement of algae production needs to be accurately tested because upwelling-events are characterized as a “temporal displacement of near shore water masses which returned at the end of each event” (Haffner et al., 1984). Therefore phytoplankton in the upper layer should receive little or no “benefit from the welled-up nutrient rich hypolimnetic waters”. In addition, we should consider that a special attention should be paid to the horizontal mixing occurring during and just after the upwelling event which must be studied carefully. Coupling our hydrodynamic model to a biological module should most likely allow us to commensurate the impact of new nutrient availability at the surface waters. Furthermore, it will help to better understand the pattern in the reoligotrophication of Lake Geneva and more especially the resilience observed in term of phytoplankton abundance and how primary productivity could be sustained by hydrodynamic processes (Tadonleke et al., 2009).

Furthermore, several undesirable phytoplankton species are known to develop at depth in alpine lakes. *Mougeotia gracillima* or *Planktothrix rubescens* use to develop and proliferate at 15-20 m depth near the thermocline in Lake Geneva (Tapolczai et al., 2015; Jacquet et al., 2014b). In the case of *M. gracillima* that is not toxic, an upwelling event should not cause any potential health risks for lake recreation or production of drinking water. In contrast, if upwelling brings potentially toxic species such as *P. rubescens* to the lake surface where the contact with people is more intense than when it remains at greater depth, it may cause serious health issues (Ibelings et al., 2014). For that reason, in lakes subject to harmful algal bloom development in deeper layers, it should be interesting to improve our forecasting of upwelling events (Plattner et al., 2006).

5.5.3 Contribution of 3D Models in the interpretation of spatial observations of Chl-a concentration from Satellite Data

At least five other 3D lake models including modeling of the water temperature were created using the open source Delft3D software: Lake Geneva in France/Switzerland (Razmi et al., 2013, 2014), Lake Constance in Switzerland/Germany/Austria (Wahl and Peeters, 2014), Lake Egirgir in Turkey (Kacikoc and Beyhan, 2014), Nam Theun 2 reservoir in Laos (Chanudet et al., 2012) and Lake Créteil in France (Soullignac et al., 2017b). All these five models along with our proposed model, were validated using *in situ* measurements and proved to perform satisfactory, capable of accurately simulating the hydrodynamic and thermal structure of these lakes and ready to be used for research questions, for example climate research (Wahl and Peeters, 2014).

Optical satellite remote sensing has been used to retrieve patterns of surface Chl-a concentration in lakes (Bresciani et al., 2011; Kiefer et al., 2015; Odermatt et al., 2012; Palmer et al., 2015). But this technique is not capable of detecting deep Chl-a concentration maxima which are common in deep lakes undergoing re-oligotrophication (Anneville and Lebouranger, 2001; Leach et al., 2017). This is a fundamental limitation of the use of satellite images in characterizing phytoplankton blooms in lakes. In order to improve Chl-a retrieval, 3D models could be used to give information about the lake thermal structure in the vertical dimension, a thermal structure which may well vary between different parts of the lake.

5.6 Conclusion

A 3D hydrodynamic model of Lake Geneva was created. It is based on the Delft3D suite software and includes the main tributary (Rhône) and two-dimensional high-resolution meteorological forcing. It provides 3D maps of WT and current velocities with a 1 h time step on a 1 km horizontal grid size and with a vertical resolution of 1 m near the surface until 7 m at the bottom of the lake. This model was validated by using *in situ* measurements taken at two sampling station in the lake during 5 years, from 2008 to 2012. Model performances are satisfactory comparing to the literature. Here, we have shown that such model can be used to detail the lake thermal structure during three periods, two in spring and one in summer, when surface Chl-a heterogeneities were observed by satellite. Both data comparison performed well in providing explanations for horizontal heterogeneities in Chl-a abundances. For instance, we highlighted the important role of the wind in determining surface phytoplankton abundance. A short and intense windy event in spring is able to create clear surface heterogeneities in phytoplankton distribution which continue through time. Also in summer, the role of the wind is very important. It can generate upwelling events and create surface Chl-a heterogeneities bringing potentially toxic species to the surface. Looking forwards, a coupled biological model to the hydrodynamic model could help to deeply understand the phytoplankton structure and heterogeneities observed in Lake Geneva.

Acknowledgements

This study was funded by the French Agency for Biodiversity (AFB, before French National Agency for Water and Aquatic Environments (ONEMA)) and the European Space Agency (ESA). We also acknowledge the French Alpine Lakes Observatory (SOERE-OLA) and the International Commission for the Protection of Lake Geneva (CIPEL) and Department of Environment, Transport and Agriculture (DETA) of the Geneva Water Ecology Service for providing *in situ* data as well as Isabel Kiefer for satellite data. Finally, we would like to thank Tineke Troost and Hans Los (Deltares) for productive discussions.

Chapitre 6

Modélisation 3D du fonctionnement écologique du Léman et évaluation de la variabilité spatio-temporelle de son état écologique et de la représentativité de son point de prélèvement

Ce chapitre est un article en cours de rédaction intitulé "Assessing the water quality of large lakes : should lake monitoring account for spatio-temporal heterogeneities?". Il présente l'apport de la modélisation écologique tridimensionnelle (3D) à l'estimation des incertitudes liées à une évaluation de la qualité de l'eau d'un lac. Plus précisément, l'effet des hétérogénéités spatio-temporelles sur le diagnostic d'un état écologique défini au sens de la directive-cadre européenne sur l'eau (DCE) est abordé car une des questions traitées dans la DCE concerne en effet la représentativité actuelle du suivi RCS (Réseau de contrôle de surveillance) des plans d'eau.

D'une part, le modèle écologique 3D du Léman présenté dans la section 3.3 a été utilisé pour simuler cinq variables biologique et physico-chimiques utilisées dans l'évaluation de l'état écologique : la concentration en chlorophylle-a (Chla), en ammonium (NH₄), en nitrate (NO₃), en phosphore total (TP) et la transparence de l'eau (profondeur de disque de Secchi). Ce modèle a été calé en utilisant des mesures en deux points du lac. Quatre années consécutives ont été simulées, de 2009 à 2012. D'autre part, une méthode a été développée pour estimer la variabilité de l'évaluation d'un état écologique à partir de résultats de simulations numériques.

L'application de cette méthode aux résultats des simulations du Léman a montré une variabilité de deux sous-états écologiques sur cinq (Chla et Ptot) aux deux stations de prélèvement et une variabilité spatiale de trois sous-états écologiques (Chla, Ptot

et Secchi), un sous-état étant un état basé sur une seule variable et l'état écologique "complet" étant une résultante de plusieurs sous-état. Un gradient de qualité est-ouest est aussi prédit par le modèle, avec un meilleur état à l'ouest du lac dans le petit lac, et les résultats des simulations montrent que la zone centrale du lac est la plus représentative. Cette étude suggère que les hétérogénéités spatio-temporelles peuvent biaiser l'estimation de certains sous-états écologiques.

6.1 Abstract

In 2000, the European Parliament set out the European Water Framework Directive (WFD) for managing and protecting water bodies. Classification of water bodies into ecological status is a key issue for the implementation of that framework. For lakes and reservoirs, the assessment of this status is based on biological (e.g., phytoplankton), physico-chemical and hydro-morphological indicators. The physico-chemical and phytoplankton indicators are based on four observations over the growing season during one year for a six-year management plan. The integrated sampling occurs in the euphotic zone over the deepest point of the lake. However, in large lakes, several variables, used for water quality assessment (e.g. chlorophyll-a), exhibit strong spatio-temporal heterogeneities. Consequently, the representativeness of those data versus the whole lake might be questionable and needs to be verified.

In this study, we applied Delft3D to Lake Geneva (France/Switzerland) in order to assess the three-dimensional spatio-temporal heterogeneities of physico-chemical variables and phytoplankton in the lake. We calibrated the model by using the lake monitoring dataset (profiles of water temperature, dissolved oxygen, physico-chemical variables, chlorophyll-a, phytoplankton and zooplankton at two station). Four consecutive years were simulated from 2009 to 2012. Results showed a strong spatial variability of Lake Geneva ecological status depending on the timing of the four sampling dates. An East-West gradient was predicted by the model with a better status in the West part of the lake. Results showed also that the central area of the lake was the more representative in term of ecological status. Finally, the results were used to locate the most representative sampling station which is 4 km from the actual sampling station. This work proved the applicability of 3D modeling to evaluate uncertainties in the evaluation of lake water quality and suggested that spatio-temporal heterogeneities might bias our evaluation of the large lakes water quality.

6.2 Introduction

It is now well established that lakes provide a wide range of ecosystem services. The ecological structure and functioning of lakes strongly influence the quality of the benefits humans will gain from these ecosystems. The value of ecosystem services appears also strongly influenced by a set of biological and physico-chemical variables and water quality is an important contribution for many different services (Keeler et al., 2012).

Several directives have been therefore set out in order to protect lake water quality

around the world, for example the Clean Water Act in the United-States of America and the Water Framework Directive (WFD) in Europe. The main objective of the WFD is to achieve a good status for all surface waters (EU, 2000). In order to achieve this objective, a lake classification has been done based on biological, physico-chemical and hydro-morphological indicators. In France, their calculation is based on an unique sampling station and few measurements throughout the year (MEEM, 2016b).

Uncertainties in the lake ecological status evaluation have been recursively pointed out (Hering et al., 2010; Reyjol et al., 2014). They may arise from properties of the ecosystem which are not well addressed by the sampling protocol. Among them, spatial heterogeneities which are only observable within multiple *in situ* sampling or satellite observation. Spatial heterogeneities have been observed for physical and chemical as well as for biological variables such as phytoplankton or zooplankton (Kiefer et al., 2015). Such heterogeneity have profound effects on the interactions between organisms themselves and their environment and thus they have profound implications for the structure and function of lake ecosystems. Because of high spatial heterogeneities in lakes, relying on only one sample for the assessment of the lake water quality during the season might lead to misleading results and erroneous assignments to quality classes (Bresciani et al., 2011).

The location of the sampling site and the proximity of the class boundary can also been seen as uncertainties (Kolada et al., 2014). The lake ecological status evaluation is based on several indexes but in the end only one status is generally given. Furthermore, the way of combining these indexes can also be a source of uncertainties (Moe et al., 2015). The lake ecological status evaluation is also generally evaluated on a management plan of several years. In France, the duration of this management plan is six years (MEEM, 2016b). Therefore, interannual variability can also introduce uncertainties (Sondergaard et al., 2016).

Coupled hydrodynamic-ecological modeling does not appear in the ways to deal with these sources of uncertainties in the Science-Policy Interface (SPI). Nevertheless, few studies applied such approach in close relation with implementation the WFD. Trolle et al. (2008) used an ecological model to estimate the level of phosphorus reduction needed in order to get a good status and Girbaciuc et al. (2015) used also another ecological model to simulate of water quantity and quality in a lake. The results of these studies show that ecological models are able to simulate satisfactorily biological and physico-chemical variables used in lake ecological status assessment. As the three-dimensional (3D) modeling approach enables to simulate the space and time variation of these ecological variables, thus they offer the possibility to test the impact of spatio-temporal heterogeneities in relation to a protocol of evaluation. No studies used such a model to evaluate the variability in the evaluation of an ecological station linked to the protocol, e. g. timing of the four sampling dates and the location of the sampling.

The objective of this study was to evaluate the impact of spatio-temporal heterogeneities on the lake quality assessment. We proposed to use a three-dimensional (3D) ecological model to simulate five variables used for the estimation of the lake ecological status, the chlorophyll a concentration (Chla), the ammonium concentration (NH₄), the

Characteristic	Value
Latitude	N 46°27'
Longitude	E 6°32'
Elevation	372 m
Mean depth	153 m
Max depth	309 m
Surface area	580 km ²
Watershed area	7419 km ²

Table 6.1: Lake Geneva characteristics

nitrate concentration (NO₃), the total phosphorus concentration (TP) and the Secchi disk depth (SDD). The second step was to estimate the sensitivity of the lake ecological status linked to the timing of the four sampling dates and the location of the sampling station. Finally, the most representative sampling station was assessed.

6.3 Material and Methods

6.3.1 Study Site

Lake Geneva is a large and deep peri-alpine lake located in the western part of the Alps, on the border between France and Switzerland (figure 5.1 and table 5.1). According to the International Commission for the Protection of Lake Geneva (CIPEL, 2017b), it is thermally stratified during much of the year, never freezes over and does not undergo complete mixing every year. Its main tributary is the River Rhone which counts for 84% of the total inflow (average from 1965 to 2015). The lake is monitored as part of a long-term *in situ* monitoring program by CIPEL for water quality (e.g. water temperature, Chla, transparency) and biological compartments, including the phytoplankton. This monitoring revealed important changes in phosphorus concentrations. In fact, Lake Geneva has been eutrophic for several years and measures to reduce phosphorus loading in its watersheds were first implemented in the 1970s, leading to a decrease in phosphorus concentrations starting in the early 1980s. Nowadays, Lake Geneva is mesotrophic (Jacquet et al., 2014a).

6.3.2 Field Data

The five variables used in this study, Chla, NH₄, NO₃, TP and SDD, are available as in-situ data from the CIPEL monitoring program and OLA observatory. Sampling takes place at two stations, at the deepest point of the lake in the large basin “Grand lac” (SHL2: WGS84 6.58872°E, 46.45270°N; depth: 309 m) and in the small basin “Petit lac” (GE3: WGS84 6.21994°E, 46.29721°N; depth: 72 m) (figure 6.1). At SHL2, sampling is conducted twice a month, except in winter, when it is carried out only once a month. At GE3, sampling frequency is once a month throughout all the year. SHL2 samples for Chla are collected at ten depths between the surface and 30 m (0, 1, 2, 3.5, 5, 7.5, 10, 15,

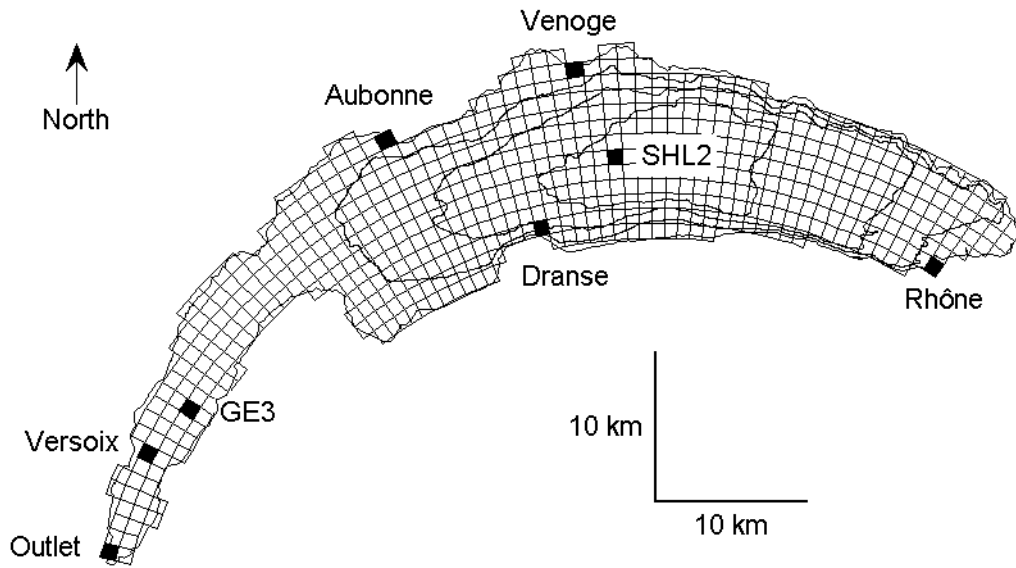


Figure 6.1: Lake Geneva contour, isodepths (100, 200 and 300 m), numerical domain (curvilinear grids), location of the five main tributary inflow (Aubonne, Dranse, Rhône, Venoge, Versoix) and outlet and location of the two sampling stations, SHL2 and GE3

20 and 30 m) and GE3 samples correspond to an integrated sample between the surface and 20 m depth. Chla is analyzed by spectrophotometry (Strickland and Parsons, 1968) after extracting in 90% acetone. For NH_4 , NO_3 and TP, SHL2 samples are collected at nine depths between the surface and 30 m (0, 2.5, 5, 7.5, 10, 15, 20, 25 and 30 m) and GE3 samples are collected at eight depths (the same as SHL2 except 25 m). NH_4 , NO_3 and TP are analyzed by standard colorimetric methods from AFNOR (1990). The transparency. The transparency is measured as Secchi disk depth (SDD).

6.3.3 Modelling

Delft3D

The open source Delft3D software was used in this study because it was previously successfully and widely applied for lakes of different size all around the world (Chanudet et al., 2012; Kacicok and Beyhan, 2014; Li et al., 2015; McCombs et al., 2014; Razmi et al., 2013, 2014; Wahl and Peeters, 2014; Soullignac et al., 2017b). It was composed of a three-dimensional (3D) hydrodynamic and a 3D water quality modules. In this study, both hydrodynamic and ecological modules were used. The configuration of the hydrodynamic model was already described in Soullignac et al. (submitted).

The water quality module solved, for each grid cell and for each state variable, the

advection-diffusion-reaction equation which can be simplified as follow:

$$M_i^{t+\Delta t} = M_i^t + \Delta t \left(\frac{\Delta M}{\Delta t} \right)_{Tr} + \Delta t \left(\frac{\Delta M}{\Delta t} \right)_P + \Delta t \left(\frac{\Delta M}{\Delta t} \right)_S \quad (6.1)$$

M_i^t and $M_i^{t+\Delta t}$ are the mass of a given state variable at the beginning and at the end of a time step Δt . $\left(\frac{\Delta M}{\Delta t} \right)_{Tr}$ represent changes by transport, $\left(\frac{\Delta M}{\Delta t} \right)_P$, changes by physical, (bio)chemical or biological processes, and $\left(\frac{\Delta M}{\Delta t} \right)_S$, changes by sources (e.g. river discharges).

Ecological Model Configuration

The ecological model was configured to simulate five variables used in the evaluation of lake ecological status, Chla, NH₄, NO₃, TP and SDD. Chla was derived from four phytoplankton groups: diatoms, flagellates, green algae and blue greens. NH₄ and NO₃ were state variables of the dissolved inorganic matter group. TP was calculated from dissolved and particulate phosphorus, including algae. SDD was calculated by taking into account the contribution of algae, particulate organic matter (POC) and particulate inorganic matter (PIM). Grazing was also taken into account.

Numerical Domain

The surface of the numerical domain was meshed with a curvilinear grid composed of 591 cells of about 1 km² area (figure 6.1). In the vertical direction, 100 Z-layers were used. Their thickness varied from 1 m at the surface to about 7 m at the bottom. The variation in the layer thickness was equal to 1.02.

Input Data

Simulations were initialized by imposing SHL2 vertical profiles of dissolved oxygen concentration (DO), NO₃, TP and silicate concentration (SiO₂) to the upper basin and the profiles of GE3 to the lower basin (figure 6.2). These profiles resulted from a linear interpolation between two profiles around the 1st of January each year. Initial conditions for NH₄, Chla and the particulate inorganic matter concentration (PIM) were set to zero because observed values are very low. Simulations were realized by using hydrodynamic, meteorological, hydrological and grazing forcing. Hydrodynamic forcing comes from validated hydrodynamic simulations (Soulignac et al., submitted). They consisted of hourly 3D maps of water velocity, water temperature and vertical dispersion. Meteorological forcing came down to daily incident solar radiation (RadSurf), the same values being applied to all grid cells (figure 6.3). These data came from the Consortium for Small-scale Modeling (COSMO) atmospheric model. Hydrological forcing consisted of weekly data of the flow rate (Q_{in}), NH₄, NO₃, TP, SiO₂ and PIM for the five major tributaries, Aubonne, Dranse, Rhone, Venoge and Versoix. Zooplankton biomass (Zooplank) was also imposed as a forcing function.

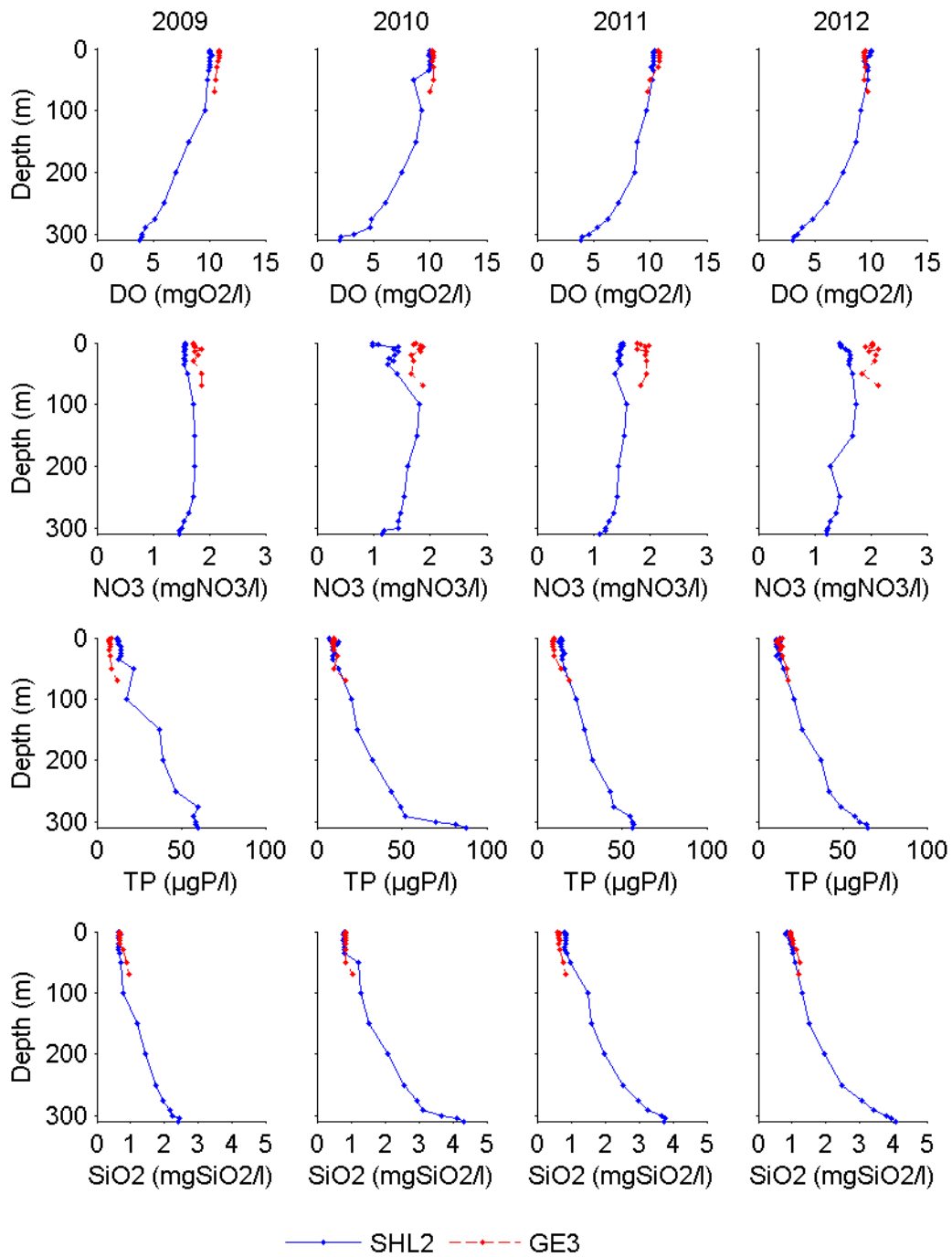


Figure 6.2: Initial conditions: Observed vertical profiles of dissolved oxygen concentration (DO), nitrate concentration (NO₃), total phosphorus concentration (TP) and silicate concentration (SiO₂) at the two monitoring stations, SHL2 and GE3

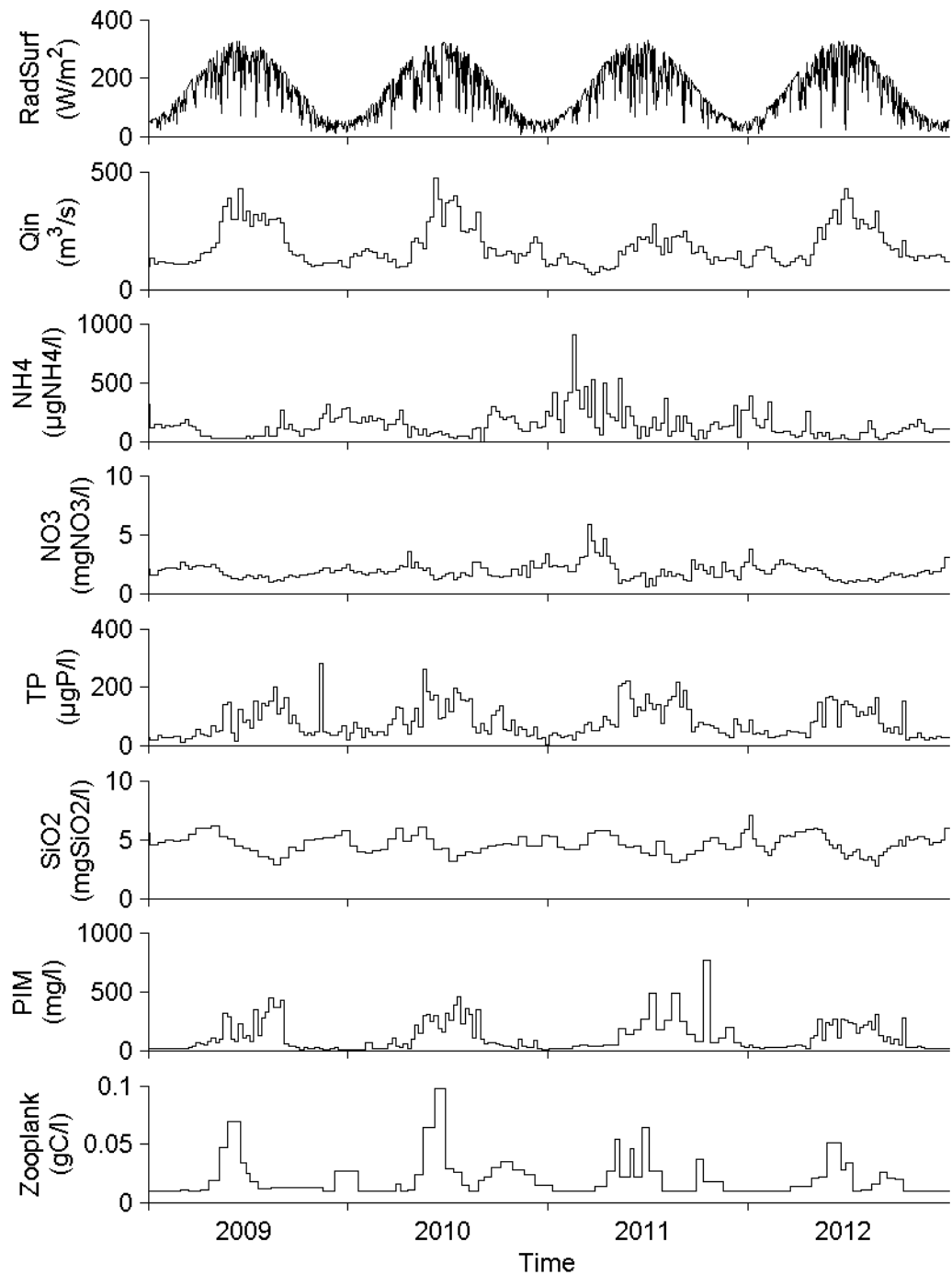


Figure 6.3: Simulation forcing: Time series of daily incident solar radiation (RadSurf), flow rate (Qin), ammonium concentration (NH4), nitrate concentration (NO3), total phosphorus concentration (TP), silicate concentration (SiO2), particulate inorganic matter (PIM) of the Rhône river, and biomass of zooplankton (Zooplank)

Model Calibration and Validation

Four years were simulated, 2009, 2010, 2011 and 2012. Simulations started on January 1 and stopped on January 1 of the next year. Each year, simulations were reinitialized. By using the default parameters of the BLOOM phytoplankton module (Los, 2009), simulations overestimated Chla in spring each year by a factor of two approximately. But in a contradictory way, SDD was underestimated at the same time. So, in order to match Chla and SDD observations better and because algae was the main contributor for light extinction in spring, specific extinction coefficients of spring algae species (diatoms and flagellates) were increased within a range given by Capblancq (1995) (lower than $0.016 \text{ m}^2 \text{ gChla}^{-1}$). It produced the effect of decreasing algal development and increasing turbidity.

6.3.4 Lake Ecological Status

Calculation

In France, the ecological status of a lake is annually calculated using data from four integrated samples in the euphotic zone. These samples are taken over the growing season at the deepest point of the lake. One sample is taken per temporal window (TW). The first TW correspond to the end of the winter mixing period from mid-February to end of Mars (figure 6.4). The three others TW are sampled during the thermal stratification. The second TW is sampled from mid-May to end of June, the third TW is from July to August and the fourth TW is from September to mid-October. The lake ecological status is based on annual metrics. Chla annual metric is calculated as the mean value of TW2-4. For NH₄ and NO₃, it is the maximum value among the four TW. For TP and SDD, it is the median value over the four TW.

Calculation from Simulations

A set of four sampling dates was randomly selected from the outcomes of the model, one date being taken by one TW. Based on this selection of four dates, the annual metrics for all the five studied variables, Chla, NH₄, NO₃, TP and SD, were calculated in all grid cells (figure 6.4). This operation was repeated one thousand times to calculate the variability of the ecological status everywhere in the lake, including the two monitoring station, SHL2 and GE3, linked to the selection of the four sampling dates and the spatial variability of the ecological status.

6.3.5 Calculation of Grid Cell Representativeness

For each combination of four virtual sampling dates, the median ecological status of the lake was calculated by the median value of the ecological status of all grid cells. A grid cell was said representative of the lake if the status calculated in the current grid was the same as the median status of the lake (figure 6.4). This operation was also repeated one thousand times to calculate the probability of representativeness for each grid cells.

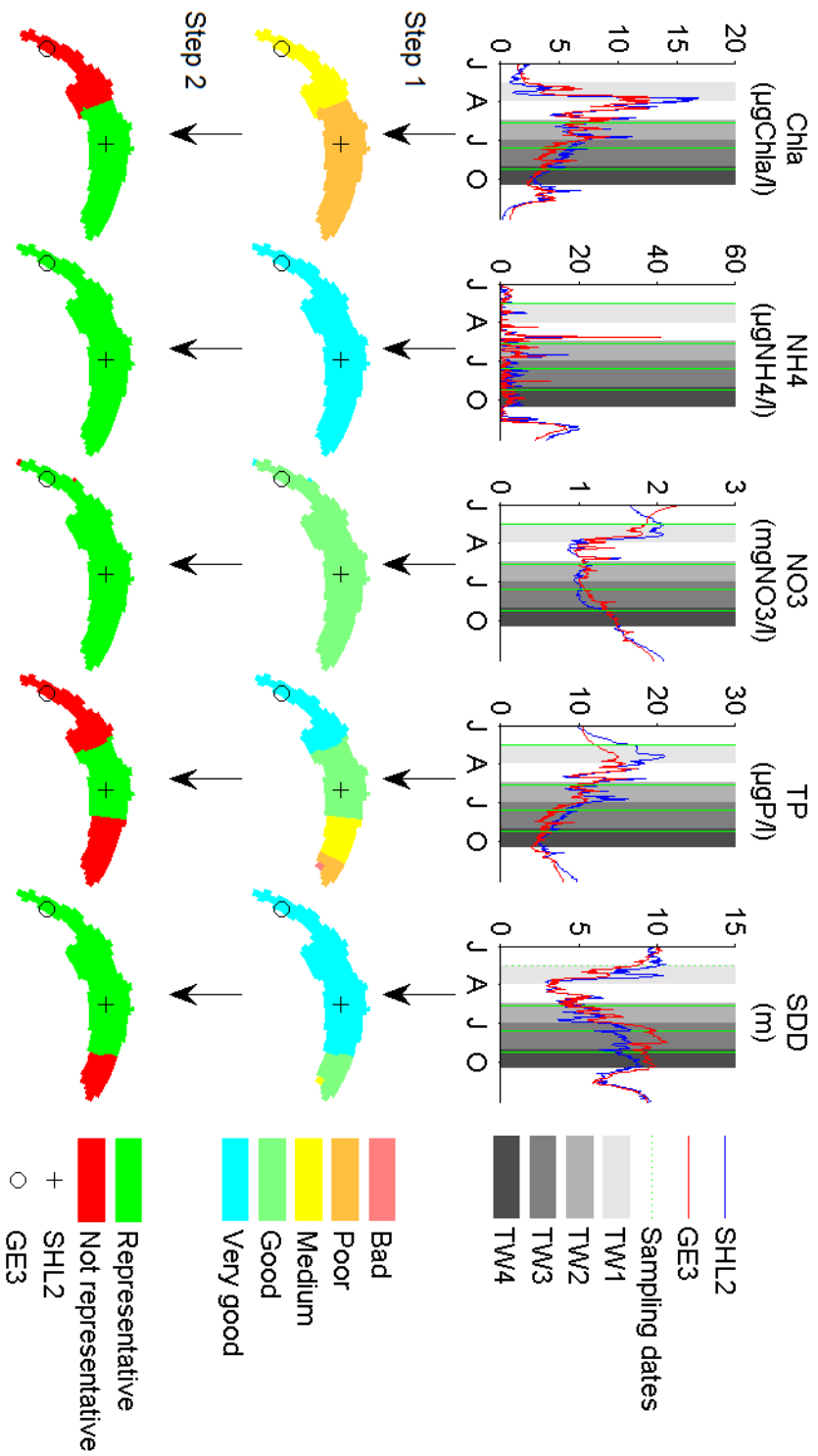


Figure 6.4: Illustration of the method for calculating the spatio-temporal variability of the lake ecological status and the grid cell representativeness from simulation results - Calculation of lake ecological sub-status based on Chla, NH_4 , NO_3 , TP and SDD in each grid cells (Step 1) - Calculation of grid cell representativeness based on each variable (Step 2)

	2009		2010		2011		2012	
	SHL2	GE3	SHL2	GE3	SHL2	GE3	SHL2	GE3
Chla ($\mu\text{gChla/l}$)	2.48	5.50	1.95	2.19	1.59	3.57	2.29	2.59
NH4 ($\mu\text{gNH4/l}$)	15	15	14	9	7	12	9	6
NO3 (mgNO3/l)	0.19	0.35	0.35	0.50	0.36	0.51	0.15	0.48
TP ($\mu\text{gP/l}$)	3	7	2	2	3	4	3	5
SDD (m)	2.9	2.9	2.5	1.7	2.8	2.7	3.1	3.1

Table 6.2: Yearly RMSE based on depth average data (minimal value of the nine pixels around the cell corresponding to the monitoring station)

6.4 Results

6.4.1 Ecological Model

Simulation results showed that the ecological model reproduced well the seasonal variability of the five studied variables, Chla, NH4, NO3, TP and SDD, over the four simulated years (2009 to 2012). This applied for the two monitoring station, SHL2 and GE3, between the surface and 30 m depth (figure 6.5). The observed spring bloom of phytoplankton, mainly composed of diatoms, and the following decrease of biomass was correctly reproduced by the model. The increase of TP in the first 30 m during the mixing period (November to March) as well as its decrease during the production period (March to November) was well reproduced by the model. The model correctly predicted also lower TP concentrations at GE3 compared to SHL2. NH4 peaks were well reproduced and NO3 was well rather well balanced in the model. The decrease of transparency in spring due to the spring algal bloom was well reproduced. However, results presented an early onset of algal development in 2011, the model did not reproduce the peak of the *Mougeotia gracillima* in late summer 2009 and 2011, and the bloom of *Aphanizomenon* was also not well predicted in 2012. Year 2010 presented the best performance metrics RMSE between observation and simulation results for Chla, TP and Secchi (table 6.2). Then this year was used for the next analysis.

In 2010, simulation results showed that the ecological model reproduced rather well the vertical distribution of four studied variables, Chla, NH4, NO3 and TP, between the surface and 30 m depth (figure 6.6). The model predicted correctly that the algal development in spring occurred at the surface at SHL2. At SHL2 and GE3, the model reproduced also well the depth of the NH4 peak observed between 15 and 30 m depth. For TP, simulations predicted well the observed increase of TP which was uniformly distributed between the surface and 30 m depth, and the later decrease. However, the model seemed to consume too much NO3 and too early, especially at GE3.

6.4.2 Variability of Lake Geneva ecological status linked to the sampling dates

Simulation results showed that the evaluation of Lake Geneva ecological status was sensitive to the timing of the four sampling dates for the two variables, Chla and TP,

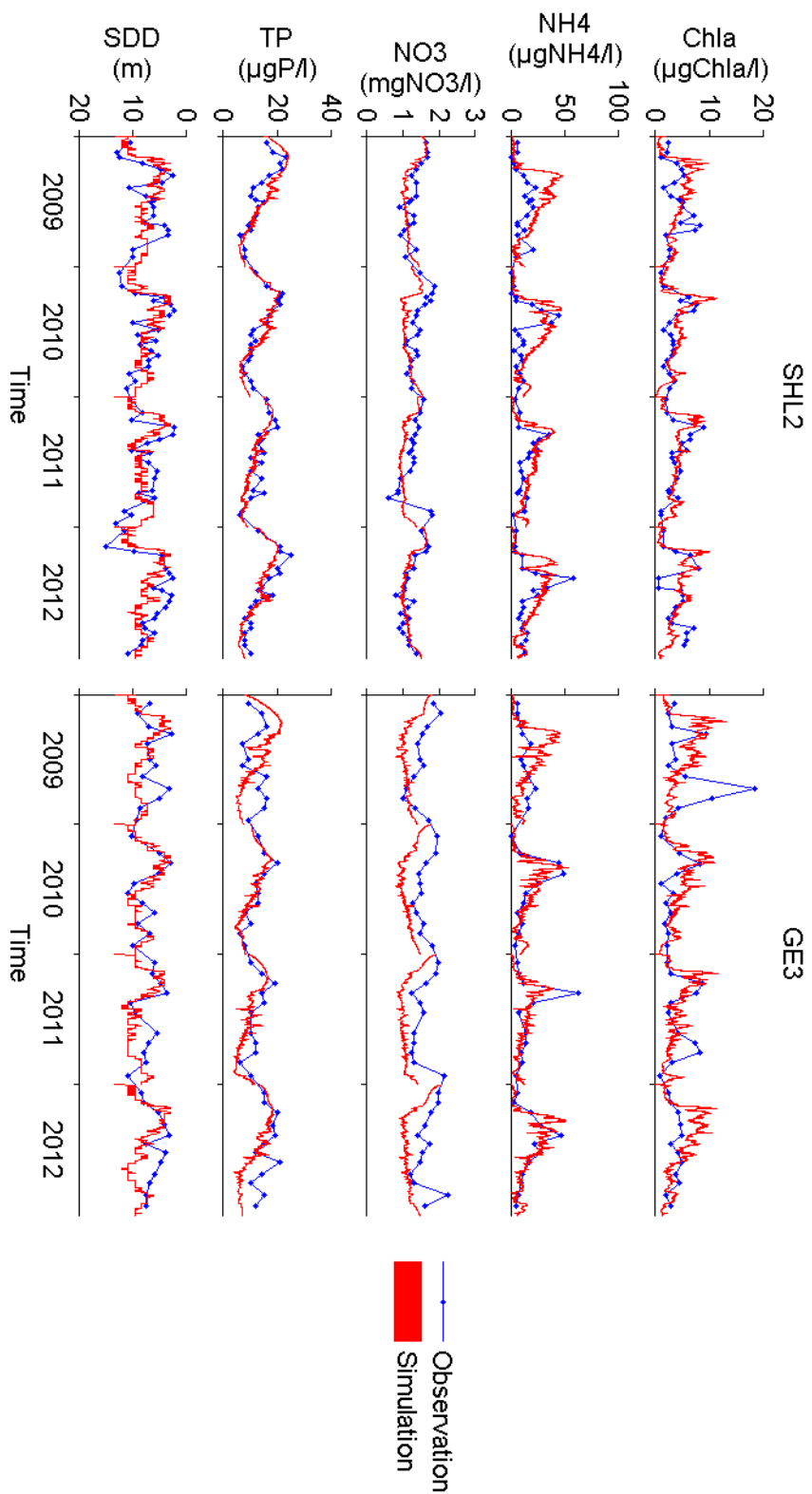


Figure 6.5: Comparison between *in situ* and simulated data for the five studied variables. Values are averaged between the surface and 30 m except for Chla at GEE3 which were computed between the surface and 20 m. Simulation results include the nine pixels around the cell corresponding to the monitoring station.

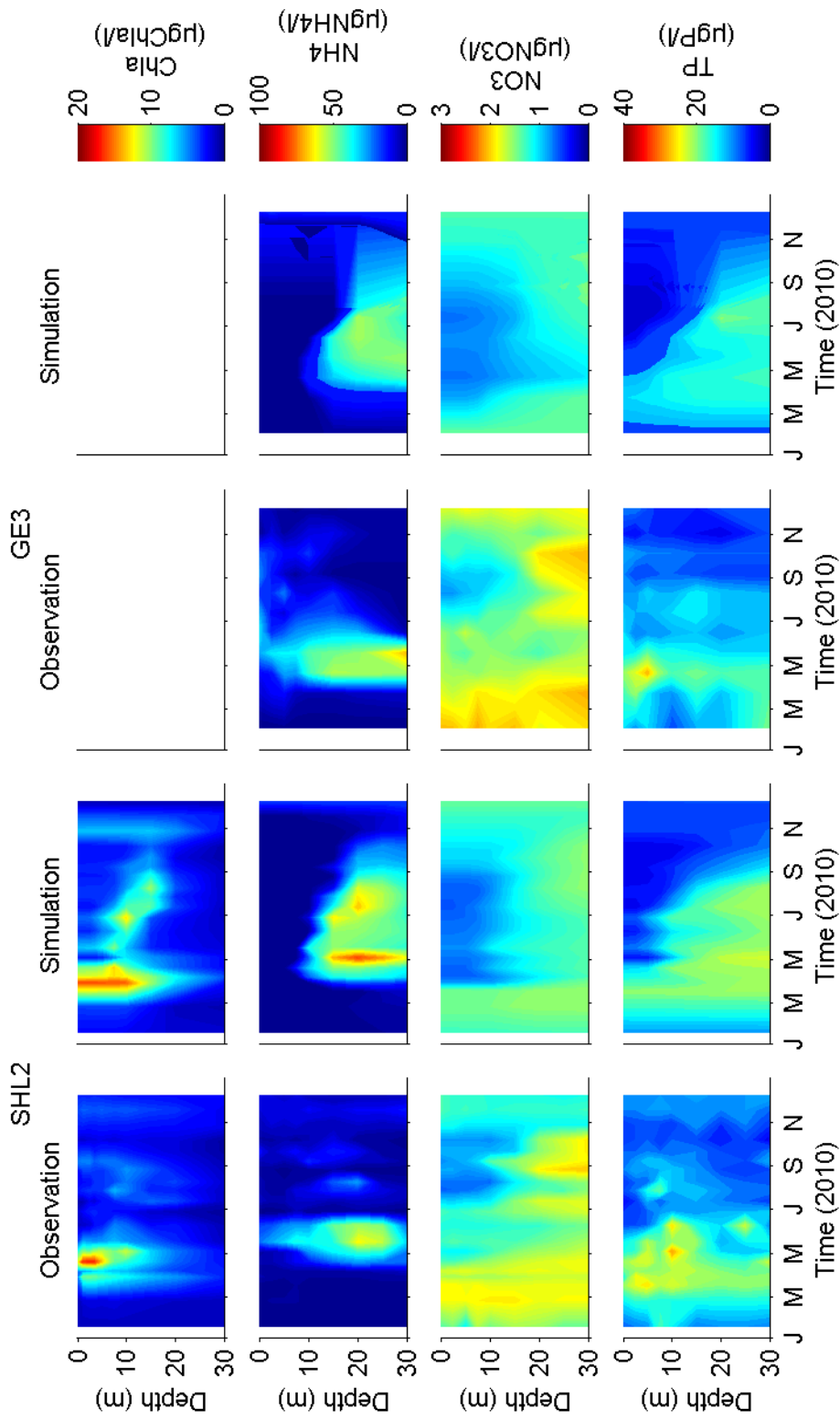


Figure 6.6: Comparison between the vertical distribution of *in situ* and modeled data between the surface and 30 m depth for four studied variables

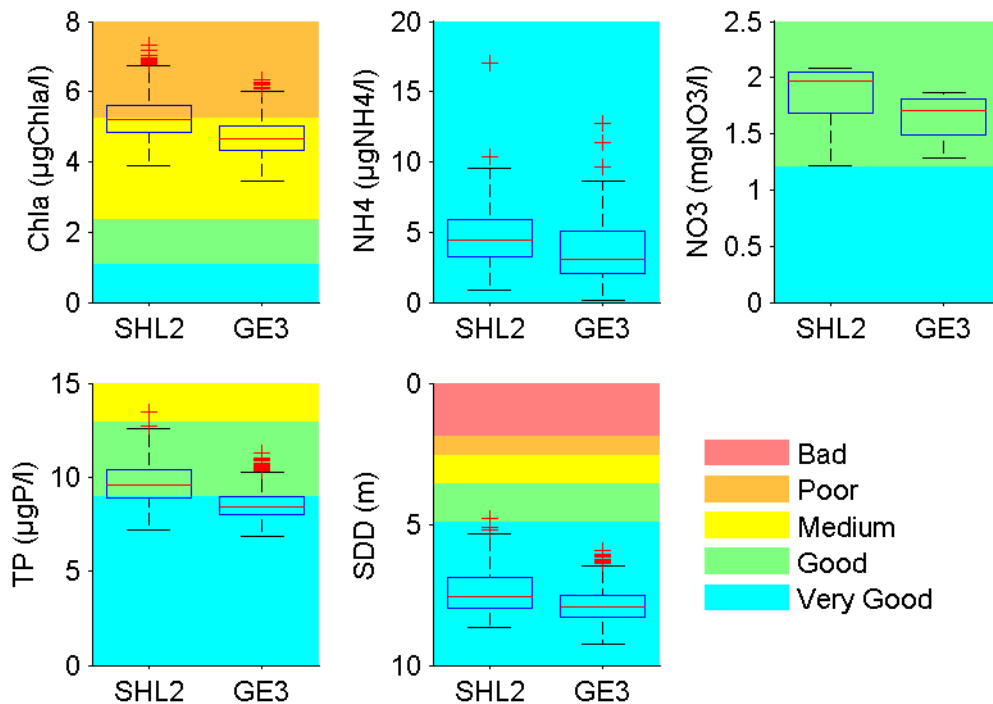


Figure 6.7: Distribution of Lake Geneva ecological status based on the five studied variables and calculated with 1000 sets of randomly selected sampling dates. The line through the box indicates the median, the bottom and the top of the box correspond to the first and third quartile respectively.

over five studied. NO₃ and both NH₄ and SDD indicated a good and a very good status respectively for all the combinations of dates at SHL2 and GE3.

The status predicted by the model and based on Chla was medium for 54% of the combinations of dates and poor for 46% at SHL2 (figure 6.7, table 6.3) and at GE3, it was medium for 86% and poor for 14%. Based on TP, the calculated status was very good for 28% of the combinations and good for 72% at SHL2 and at GE3, it was very good for 77% and good for 23%. These results showed that the date of sampling strongly influence the assessment of Lake Geneva ecological status when considering Chla and TP. In contrast, for an assessment based on NH₄, NO₃ and SDD, the dates did not matter.

6.4.3 Spatial variability of Lake Geneva ecological status

Simulation results showed that the Lake Geneva ecological status was sensitive to the location of the sampling station based on three variables over the five studied (figure 6.8). For NH₄ and NO₃, simulation results indicated indeed a very good and a good status respectively for all the grid cells.

	Chla		NH4		NO3		TP		SDD	
	SHL2	GE3	SHL2	GE3	SHL2	GE3	SHL2	GE3	SHL2	GE3
Bad	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Poor	0.46	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Medium	0.54	0.86	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Good	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00	0.72	0.23	0.00	0.00
Very Good	0.00	0.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.28	0.77	1.00	1.00

Table 6.3: Variability of the lake ecological status linked to the timing of the four sampling dates

Bur for Chla, TP and SDD, there was a higher probability to evaluate a better status in the west part of the lake including the monitoring station GE3, compared to the east part. For Chla, the calculated status was principally medium in the west part of the lake, poor in the greatest part of the east part of the lake and bad in the extreme east part of the lake in front of the Rhône River inflow. The monitoring station SHL2 was located at the frontier between medium and poor status areas. The status based on TP presented also an east-west probability gradient like for Chla, ranging from very good to poor with a higher probability to present a worse quality status in the east part of the lake compared to the west part of the lake. Few grid cells presented also a bad status in front of the Rhône River inflow. SHL2 was located at the frontier between very good and good status. The status based on SDD was very good for the greatest part of the lake, including SHL2 and GE3 but several grid cells presented a high probability for a good status in the east part of the lake.

6.4.4 Representativeness of a sampling station

Simulation results showed that the west part of the lake, including the two monitoring stations, SHL2 and GE3, presented high representativeness values for Chla (figure 6.9, table 6.4). The representativeness value was 0.84 for SHL2 and 0.77 for GE3. All grid cells were full representative based on NH4 and NO3. This was because there was no spatial variability of NH4 and NO3 status. Based on TP, the central part of the lake, including SHL2, was more representative than its east and west parts. The representativeness values were respectively 0.85 and 0.56 at SHL2 and GE4. Based on SDD, the greatest part of the lake in the west, including SHL2 and GE3, was the most representative. These results showed that Lake Geneva monitoring station SHL2 was more representative than GE3.

Finally, simulation results showed that the center region of the lake, including the monitoring station SHL2, was the more representative by considering the minimal representativeness through the five variables (figure 6.10). The most representative grid cell, given by maximal value of the minimal representativeness, was located 4 km west of the actual monitoring station SHL2. These results showed that the historical monitoring station of Lake Geneva was well located.

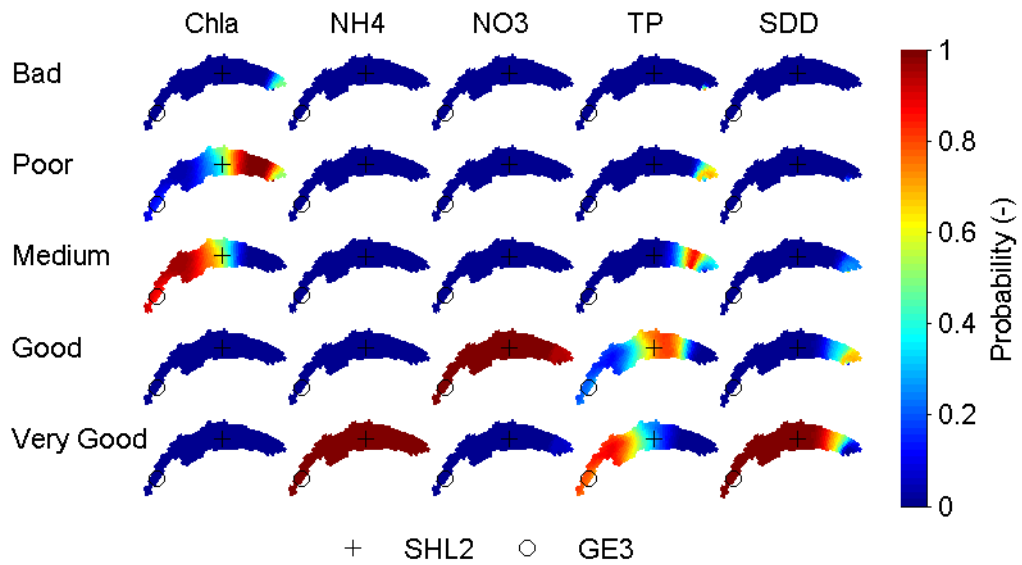


Figure 6.8: Spatial variability of the lake ecological status based on the five studied variables. The colors indicate the probability of each grid cell of being from bad to very good ecological status.

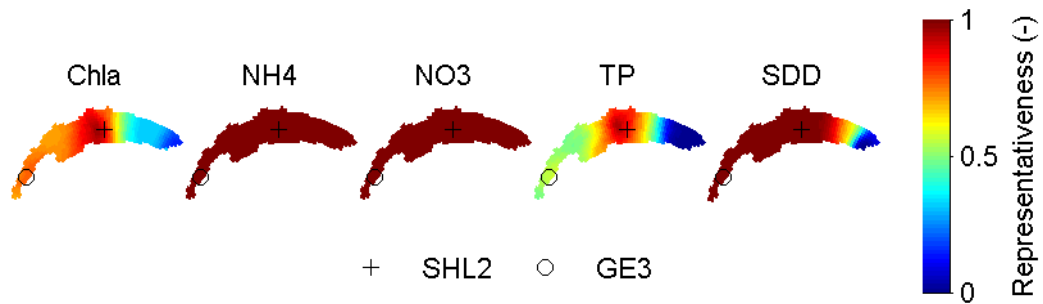


Figure 6.9: Grid cell representativeness

	Chla	NH4	NO3	TP	SDD
SHL2	0.84	1.00	1.00	0.85	1.00
GE3	0.77	1.00	1.00	0.56	1.00

Table 6.4: Monitoring station representativeness

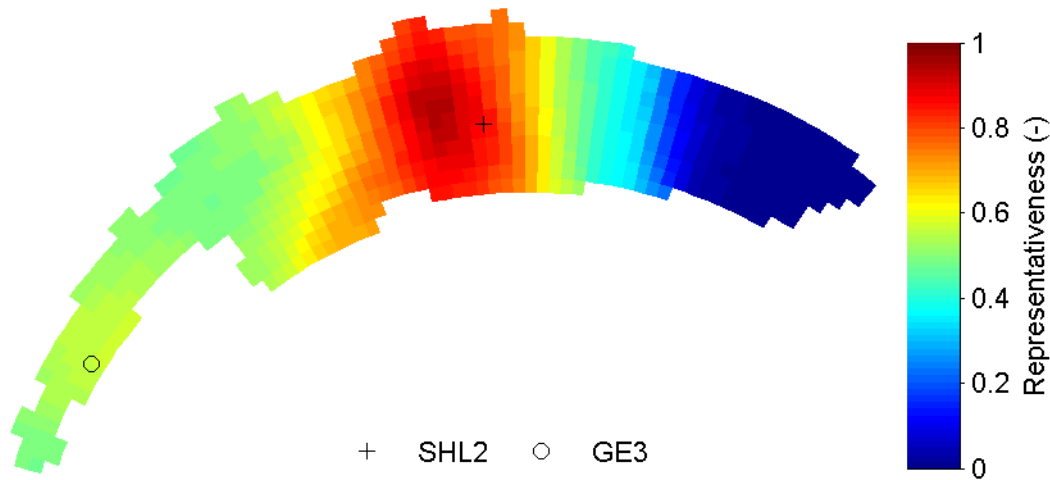


Figure 6.10: Minimal grid cell representativeness

6.5 Discussion

6.5.1 Model performance

In ecological modeling studies, Chla has generally the highest error values followed by nutrient concentrations (Arhonditsis and Brett, 2004). Model performances are considered as acceptable if the relative root mean square error (RRMSE) is lower than 100% for Chla and lower than 50% for nutrient concentrations. In the study of Kacikoc and Beyhan (2014) using Delft3D, Chla RRMSE is between 30% and 100% and nutrient concentration are lower than 50%. In our study, Chla RRMSE is 30% at SHL2 and GE3 for year 2010, the year used for lake ecological status analysis (table 6.5). For the nutrients NH₄, NO₃ and TP, RRMSE values are lower than 50% but for NO₃ at GE3, RRMSE is greater than 50% (238%). So, our model presented good performances and could be safely used.

The phytoplankton module of our ecological model used a routine to calculate the light intensity encountered by the algae over the 24 h ecological time step (Los, 2009; Bigelow et al., 1977). But this routine considered only the vertical dimension and not the horizontal dimension. Thus, phytoplankton located in shallow littoral areas could experience much more light compared to the reality. Indeed, phytoplankton could be transported horizontally to deeper part of the lake. This might be a reason why phytoplankton grew too much in the littoral area near point GE3 and consumed too much NO₃.

Simulation results did not predict *M. gracillima* and *Aphanizomenon* development probably because these species were not included in the model. In fact, phytoplankton was computed in the model using the four groups : diatoms, flagellates, green algae and blue greens and thus these two species might have specific characteristics which needed to

	2009		2010		2011		2012	
	SHL2	GE3	SHL2	GE3	SHL2	GE3	SHL2	GE3
Chla	33	33	30	30	20	46	38	86
NH4	70	97	32	22	22	24	16	16
NO3	25	110	43	238	30	184	17	150
TP	18	79	15	16	20	28	17	48
SDD	28	43	24	21	26	38	25	69

Table 6.5: Yearly RRMSE values in % based on depth average data (minimal value of the nine pixels around the cell corresponding to the monitoring station)

be included. *M. gracillima* has for example a functional trait that allows it to survive in low-light conditions, it presents chloroplasts that can move to present the largest surface area in relation with light (Tapolczai et al., 2015).

6.5.2 Variability of the lake ecological status

The majority of the studies linked to the WFD deals with the creation of indexes used to classify lake by ecological status (Padisak et al., 2006; Pasztaleniec, 2016), the redundancy issue between several indexes (Kelly et al., 2016) and the intercalibration between different methods of lake water quality assessment (Poikane et al., 2014). Intercalibration is also an issue because European lakes present different functioning, their geometry varies also considerably, climate varies also and plankton species are not the same. According to the SPI (Science-Policy Interface), uncertainties have been considered in the ten most concern issues relating to lake water quality estimation (Reyjol et al., 2014).

Our simulation results showed that the evaluation of Lake Geneva ecological status based on three variables, Chla, TP and SDD, over the five studied was sensitive to the timing of the four sampling dates and to the location of the sampling station. Other studies focused on this type of uncertainties and arrived to the same conclusion for different types of indicators, namely that the location of the sampling station could bias ou estimation of lake ecological status (Rimet et al., 2016). They found three areas with different status in Lake Geneva. A more oligotrophic status was measured on the shoreline next to low population densities, a more eutrophic areas situated near densely inhabited areas and a third type was in close vicinity to river inlets.

Our results showed also that the west part of Lake Geneva presented a better quality compared to the east part. But we knew already that Lake Geneva was oligotrophic in the lower basin and mesotrophic in the upper basin (CIPEL, 2017b). These results were also confirmed by satellite observations (Kiefer et al., 2015). This gradient of quality across the lake could be explained by two reasons: i) the inflow of the main tributary, the Rhône River, in the east part of the lake brought phosphorus and particulate inorganic matter which decreased the transparency and ii) the algal development was promoted in the east part of Lake Geneva which was sheltered (Soulignac et al., submitted).

At SHL2, we showed that there was approximately 50% of chance to estimate a medium and a poor status based on Chla (figure 6.7). This was coherent with what we found about the spatial heterogeneity, namely that SHL2 was located at the frontier between these two status (figure 6.8). The proximity of the index observed value to a class boundary could be also indeed a source of uncertainty (Kolada et al., 2014). This had even more implication in terms of management if the evaluation was astride the good and the medium status because this frontier, at least in France, was downgrading the ecological status (Danis and Roubéix, 2014).

In the context of the climate change presenting more extreme events (IPCC, 2014), should we expect more variability due to stronger spatio-temporal heterogeneities generated by storms for example? Should we increase the number of samples and/or those one of sampling stations in order to reduce uncertainties? It was clear that there was a compromise between the cost engendered by these supplementary measures and the related benefits expected in term of the quality of our lake status estimation (Porst et al., 2016). Here, we highlighted the contribution of three-dimensional ecological modeling to propose a time and cost efficient sampling protocol.

6.5.3 Representativeness of a sampling station in a large lake

Our simulation results showed that the east part of the lake was less representative than the west part because of the occurrence of strong spatio-temporal heterogeneities of Chla. Kiefer et al. (2015) already identified these phenomenon and proposed a complementary monitoring station located in the east part of the lake in order to monitor transient events. But our study focused on four other variables, NO₄, NO₃, TP and SDD. If for NH₄ and NO₃ the representativeness issue was not relevant ; based on TP, the central part of the lake was much more representative. This area included the sampling point used for the WFD (CIPEL, 2017b). Here, we highlighted the contribution of the 3D ecological modeling to locate the more representative part of a lake for a given variable. This approach should provide policy makers information to choose the most representative monitoring station.

6.6 Conclusion

A method was proposed to quantify the variability of lake ecological status and locate the most representative sampling station by using Delft3D in agreement with the WFD. The seasonal variability of Lake Geneva ecological variables was well reproduced by the model and spatio-temporal heterogeneities of ecological variables in Lake Geneva i) induced a low variability on ecological status based on Chla ii) did not induce any variability on ecological status based on NH₄ and NO₃ iii) induced a higher variability on ecological status based on TP and SDD. So, we concluded that heterogeneities could bias our evaluation of lake ecological status but only for some variables, for some others the proposed metrics to evaluate an ecological status were robust and the trophic status estimated was not influenced by spatio-temporal variability. Our results suggested that

our estimation of the lake ecological status could be biased by the protocol. By applying the proposed approach, the results of the ecological status assessment could be accompanied with estimates of the level of confidence and precision of the determination as it is asked for the WFD.

Acknowledgments

This study was funded by the French agency for biodiversity (AFB, before French national agency for water and aquatic environments (ONEMA)) and the European space agency (ESA). We also acknowledge the French alpine lakes observatory (SOERE-OLA) and the international commission for the protection of Lake Geneva (CIPEL) and Department of Environment, Transport and Agriculture (DETA) of the Geneva Water Ecology Service for providing in situ data as well as Isabel Kiefer for satellite data. Finally, we would like to thank Tineke Troost and Hans Los (Deltares) for productive discussions.

Chapitre 7

Conclusion

Un dispositif expérimental a été mis en place dans un petit lac peu profond, le lac de Créteil. Cette instrumentation à haute fréquence déployée pendant près de trois ans a permis de mettre en évidence le fonctionnement physique complexe du lac. Les mesures ont permis d'exposer d'une part le caractère polymictique de ce type de plans d'eau ainsi que la variabilité inter-annuelle de cette alternance entre des périodes de stratification thermique et des épisodes de mélanges. D'autre part, elles ont relevée la présence d'ondes internes. Cette approche expérimentale a aussi permis de mesurer des différences de température significatives en différents points du lac notamment durant les périodes de stratification thermique où les plus grandes hétérogénéités horizontales ont été observées à mi-hauteur dans la colonne d'eau en présence d'ondes internes.

Parallèlement à l'analyse de ces mesures, un modèle hydrodynamique tridimensionnel (3D) du lac de Créteil a été créé en utilisant le logiciel Delft3D pour évaluer les capacités de ce modèle à reproduire le fonctionnement complexe de ces plans d'eau de petites tailles et peu profonds. Les résultats des simulations numériques montrent que le modèle reproduit très bien les observations sur un pas de temps horaire, l'erreur absolue moyenne étant de l'ordre d'un demi degré Celsius sur toute la hauteur dans la colonne d'eau. Il reproduit particulièrement bien l'alternance entre les périodes de stratification thermique et les épisodes de mélange ainsi que sa variabilité inter-annuelle, les hétérogénéités horizontales de température et les ondes internes. Ce travail de modélisation a fait d'objet d'une première publication (Soullignac et al., 2017b) (section 4.3).

Un second modèle hydrodynamique, toujours basé sur le logiciel Delft3D, a ensuite été créé pour le Léman, un grand lac profond naturel, pour expliquer une composante du fonctionnement biologique de ce type de plan d'eau, les hétérogénéités de surface de concentration en chlorophylle-a (Chla) observées par satellite. Ce modèle a été validé grâce aux mesures acquises dans le cadre du suivi scientifique du lac par l'observatoire des lacs (SOERE OLA). Les résultats des simulations numériques montrent qu'à l'instar des petits lacs peu profonds, le modèle reproduit très bien le fonctionnement hydrodynamique des grands lacs profonds. Le caractère monomictique chaud de ce lac, les hétérogénéités de température et les ondes internes sont particulièrement bien reproduites.

Deux types d'hétérogénéité de surface de Chla dans le Léman ont été expliqués grâce

à ce modèle. Les résultats des simulations numériques montrent que le démarrage précoce du développement algal dans la partie est du Léman certaines années est très certainement dû à la mise en place de la stratification thermique plus tôt et de façon plus stable dans cette région abritée des vents dominants. Les résultats des simulations ont aussi montré qu'un deuxième type d'hétérogénéité de surface de Chla observé en été pouvaient s'expliquer par des remontées d'eau. Particulièrement dans le cas d'un développement algal en profondeur, les remontées d'eau peuvent apporter du phytoplancton à la surface. Cette étude a fait d'objet d'une seconde publication (Soulignac et al, soumis) (chapitre 5).

Un modèle écologique a été couplé au modèle hydrodynamique 3D du Léman, toujours sur la base de Delft3D. Ce modèle utilise entre autres en entrée les résultats des simulations hydrodynamiques validées réalisées précédemment et a été calibré en modifiant certains coefficients des algues du module de phytoplancton BLOOM. Il reproduit correctement la variabilité saisonnière et la distribution verticale de cinq variables utilisés dans l'évaluation d'un statut écologique, la concentration en chlorophylle a (Chla), en ammonium (NH₄), en nitrate (NO₃) et en phosphore total (Ptot), ainsi que la transparence (profondeur de disque de Secchi). Ce modèle sera bientôt publié sur la plateforme en ligne pour le suivi et la prévision de l'état biologique et physico-chimique des lacs suisses (<http://meteolakes.ch>).

Par ailleurs, une méthode a été développée pour analyser l'influence des hétérogénéités spatio-temporelles sur l'évaluation du statut écologique d'un plan d'eau réalisée dans le cadre de la directive-cadre européenne sur l'eau (DCE). Elle consiste à calculer la variabilité des différents sous-états écologiques à partir de résultats de simulations numériques (un sous-état est un état basé sur une seule variable, l'état écologique étant une résultante de plusieurs sous-état). L'application de cette méthode aux sorties du modèle 3D du Léman a montré que l'estimation de trois sous-états écologiques sur cinq (Chla, Ptot et Secchi) peuvent être biaisés par les hétérogénéités spatio-temporelles. De plus, les résultats suggèrent que le Léman présente un gradient de qualité est-ouest, entre l'amont et l'aval par rapport au Rhône. Cette méthode permet aussi d'estimer la représentativité d'une station de prélèvement. Dans le cas du Léman, les résultats suggèrent que la zone la plus représentative est localisée au milieu du lac, proche du point de prélèvement principal SHL2. Ce travail fait d'objet actuellement d'une troisième publication en cours de rédaction (chapitre 6).

Le logiciel Delft3D reproduit donc aussi bien le fonctionnement d'un petit lac peu profond comme le lac de Créteil que celui d'un grand lac naturel profond comme le Léman. Cela fait de lui un modèle opérationnel pour étudier le fonctionnement d'une large gamme de plans d'eau en terme de superficie et de profondeur et pour estimer les incertitudes de l'évaluation de leur état écologique. C'est la raison pour laquelle un tutoriel qui permet de configurer pas à pas Delft3D pour créer un modèle 3D couplé hydrodynamique-écologique a été rédigé et transmis à la communauté scientifique sur le réseau social "ResearchGate".

Les suivis à long terme de la qualité de l'eau de lacs réalisés en une seule station de prélèvement sont importants car ils permettent de mesurer l'évolution d'un système

face aux changements de pressions qu'il subit, en particulier si l'état s'améliore ou s'il se dégrade et pour savoir quelles actions mener. En complément de ces suivis, les observations satellites renseignent sur les hétérogénéités spatio-temporelles de surface. La modélisation peut ainsi être vue comme une troisième approche complémentaire utile à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes lacustres car elle donne accès à ce qui se passe en profondeur et dans les trois dimensions. Cette vision triangulaire était au cœur de la philosophie du projet CORESIM dans lequel j'ai travaillé en collaboration avec le Laboratoire de physique des systèmes aquatiques (APHYS) de l'École polytechnique fédérale de Lausanne (EPFL).

Les hétérogénéités spatio-temporelles des variables écologiques peuvent biaiser une évaluation du statut écologique d'un plan d'eau dans le cadre de la DCE. Par conséquent, des incertitudes peuvent se glisser dans le classement qui est réalisé. Mais le fait que le Léman présente pour plusieurs variables un gradient de qualité est-ouest suggère qu'il n'est pas forcément nécessaire d'augmenter la fréquence des prélèvements pour évaluer correctement la qualité de l'eau de ce type de plans d'eau mais plutôt d'augmenter le nombre de stations d'échantillonnage afin de mesurer précisément la variabilité spatiale du statut écologique et l'étendue des zones qui présentent différents états.

Le fonctionnement des petits plans d'eau peu profonds est complexe, l'évaluation de leur état écologique n'est donc probablement pas triviale et il serait important d'établir un protocole pour évaluer l'état de leur masse d'eau comme cela est fait pour les lacs de plus de 50 ha dans le cadre de la DCE. Du fait de leur grande sensibilité aux forçages météorologique et hydrologique, nous supposons que pour ce type de plan d'eau la variabilité de l'évaluation de l'état écologique liée aux choix des dates de prélèvement est plus importante que la variabilité spatiale car ces milieux s'homogénéisent régulièrement en été, laissant probablement peu de temps à des hétérogénéités spatiales de s'établir durablement à l'échelle du lac. Nous suggérons donc l'application de la modélisation 3D pour aider à la définition d'un protocole d'évaluation de la qualité des plans d'eau de moins de 50 ha. Plus précisément, pour savoir s'il conviendrait mieux de réaliser des prélèvements non pas en plusieurs stations mais plus fréquemment au même endroit.

D'autre part, les plus grandes incertitudes des modèles écologiques proviendraient vraisemblablement de leur capacité à reproduire le développement algal car c'est en effet généralement la concentration en chlorophylle-a qui présente les plus grandes erreurs par rapport aux mesures. Cela est une limitation importante à l'utilisation de ces modèles et pour qu'ils puissent être utilisés correctement, il conviendrait que les espèces phytoplanctoniques qui tiennent une place importante dans la composition de la communauté algal du site d'étude puissent être simulées. Or, ce n'est pas le cas, particulièrement pour des espèces qui possèdent des traits spécifiques. C'est pourquoi des études préliminaires à la modélisation devraient être réalisées dans le but de caractériser ces algues et de fournir leurs caractéristiques qui devraient être implémentées dans les modèles écologiques.

Enfin, la méthode d'estimation de la variabilité d'une évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau proposée dans cette thèse consiste à simuler le fonctionnement d'un lac sur une année et de tirer aléatoirement des dates de prélèvement conformément au pro-

tole de la DCE pour évaluer la variabilité liée au choix des dates de prélèvement et la variabilité spatiale liée à l'emplacement de la station de prélèvement. Nous recommanderions donc d'appliquer cette méthode aux lacs dont l'évaluation présente une métrique proche d'un seuil qui délimite deux états. Dans le cadre la DCE, cela est particulièrement important autour de la limite bon-moyen puisque l'évaluation d'un état moyen enclenche automatiquement la prise de mesures de restauration pour parvenir à un bon état. Nous conseillerions aussi d'appliquer cette méthode aux plans d'eau qui présentent une forte variabilité inter-annuelle dans l'évaluation de leur état écologique.

Bibliographie

- AFNOR (1990). Annual Report. Technical report, Association French Normalization Organization Regulation (AFNOR).
- Anneville, O. and Leboulanger, C. (2001). Long-term changes in the vertical distribution of phytoplankton in the deep Alpine Lake Geneva : a response to the reoligotrophication. *Atti Associazione italiana di oceanologia e limnologia*, 14 :25–35.
- Arhonditsis, G. B. and Brett, M. T. (2004). Evaluation of the current state of mechanistic aquatic biogeochemical modeling. *Marine Ecology Progress Series*, 271 :13–26.
- Bigelow, J. H., Bolten, J. G., and De Haven, J. C. (1977). Protecting an estuary from floods - A policy analysis of the Oosterschelde. Technical report, The RAND corporation.
- Blanquet, J.-P., Botta, F., Champion, R., Ferret, C., Guigues, N., Lazzarotto, J., and Lepot, B. (2011). Impact des opérations de prélèvements sur la variabilité des résultats d'analyses. Technical report, AQUAREF 2010.
- Bocaniov, S. A., Ullmann, C., Rinke, K., Lamb, K. G., and Boehrer, B. (2014). Internal waves and mixing in a stratified reservoir : Insights from three-dimensional modeling. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, 49(0) :52–67.
- Boehrer, B., Herzsprung, P., Schultze, M., and Millero, F. J. (2010). Calculating density of water in geochemical lake stratification models. *Limnology and Oceanography : Methods*, 8 :567–574.
- Boehrer, B. and Schultze, M. (2008). Stratification of lakes. *Reviews of Geophysics*, 46(2).
- Bradley, E., F., Coppin, P. A., and Godfrey, J. S. (1991). Measurements of sensible and latent heat-flux in the western equatorial pacific-ocean. *Journal of Geophysical Research-Oceans*, 96(S) :3375–3389.
- Bresciani, M., Stroppiana, D., Odermatt, D., Morabito, G., and Giardino, C. (2011). Assessing remotely sensed chlorophyll-a for the implementation of the Water Framework Directive in European perialpine lakes. *Science of the Total Environment*, 409(17) :3083–3091.

- Burchard, H. and Baumert, H. (1995). On the performance of a mixed-layer model-based on the kappa-epsilon turbulence closure. *Journal of Geophysical Research-Oceans*, 100(C5) :8523–8540.
- Capblancq, J. (1995). Production primaire autotrophe. In Pourriot, R. and Meybeck, M., editors, *Limnologie générale*, pages 228–252. Masson.
- Carey, C. C., Ibelings, B. W., Hoffmann, E. P., Hamilton, D. P., and Brookes, J. D. (2012). Eco-physiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. *Water Research*, 46(5, SI) :1394–1407.
- Catherine, A., Troussellier, M., and Bernard, C. (2008). Design and application of a stratified sampling strategy to study the regional distribution of cyanobacteria (Ile-de-France, France). *Water Research*, 42 :4989–5000.
- Chanudet, V., Fabre, V., and van der Kaaij, T. (2012). Application of a three-dimensional hydrodynamic model to the Nam Theun 2 Reservoir (Lao PDR). *Journal of Great Lakes Research*, 38(2) :260–269.
- Chassaing, P. (2000). *Mécanique des fluides - éléments d'un premier parcours - 2ème édition*. Cépaduès-éditions.
- Chen, Y. W., Fan, C. X., Teubner, K., and Dokulil, M. (2003). Changes of nutrients and phytoplankton chlorophyll-alpha in a large shallow lake, Taihu, China : an 8-year investigation. *Hydrobiologia*, 506(1-3) :273–279.
- CIPEL (2017a). Rapports sur les études et recherches entreprises dans le bassin lémanique. Technical report, Commission internationale pour la protection des eaux du Léman.
- CIPEL (2017b). Report on the studies and research undertaken in the basin of lake geneva. Technical report, Commission internationale pour la protection des eaux du Léman.
- COI-UNESCO (2010). The international thermodynamic equation of seawater - 2010 : Calculation and use of thermodynamic properties. Technical report, La Commission océanographique intergouvernementale de l'UNESCO.
- Corman, J. R., McIntyre, P. B., Kuboja, B., Mbemba, W., Fink, D., Wheeler, C. W., Gans, C., Michel, E., and Flecker, A. S. (2010). Upwelling couples chemical and biological dynamics across the littoral and pelagic zones of Lake Tanganyika, East Africa. *Limnology and Oceanography*, 55(1) :214–224.
- Curtarelli, M. P., Alcantara, E., Renno, C. D., Assireu, A. T., Bonnet, M. P., and Stech, J. L. (2014). Modelling the surface circulation and thermal structure of a tropical reservoir using three-dimensional hydrodynamic lake model and remote-sensing data. *Water and Environment Journal*, 28(4) :516–525.

- Cuyppers, Y., Vincon-Leite, B., Groleau, A., Tassin, B., and Humbert, J.-F. (2011). Impact of internal waves on the spatial distribution of *Planktothrix rubescens* (cyanobacteria) in an alpine lake. *ISME Journal*, 5(4) :580–589.
- Danis, P.-A. and Roubex, V. (2014). Physico-chimie soutenant la biologie des plans d'eau nationaux : principes et méthodes de définition des valeurs-seuils et amélioration des connaissances par la télédétection. Technical report, Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA).
- De Bortoli, J. and Argillier, C. (2008). Définition des conditions de référence et des limites des classes d'état sur la base d'une approche pressions/impacts - plans d'eau, paramètre chlorophylle-a. Technical report, UR Hydrobiologie - Equipe Ecosystèmes Lacustres.
- Deltares (2014a). D-Water Quality User Manual Version 4.99.34158 (28 May 2014). Technical report, Deltares.
- Deltares (2014b). Delft3D-FLOW User Manual Version 3.15.34158 (28 May 2014). Technical report, Deltares.
- Deltares (2014c). Processes Library Description User Manual Version 5.01.34078 (26 May 2014). Technical report, Deltares.
- Downing, J., Prairie, Y., Cole, J., Duarte, C., Tranvik, L., Striegl, R., McDowell, W., Kortelainen, P., Caraco, N., Melack, J., and Middelburg, J. (2006). The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*, 51(5) :2388–2397.
- Effler, S. W., Wagner, B. A., O'Donnell, S. M., Matthews, D. A., O'Donnell, D. M., Gelda, R. K., Matthews, C. M., and Cowen, E. A. (2004). An upwelling event at Onondaga Lake, NY : characterization, impact and recurrence. *Hydrobiologia*, 511(1) :185–199.
- Eilertsen, H. C. (1993). Spring blooms and stratification. *Nature*, 363(6424) :24.
- EU (2000). Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council establishing a framework for the Community action in the field of water policy. Technical report, European Union.
- Fabian, J. and Budinski, L. (2013). Horizontal mixing in the shallow Palic Lake caused by steady and unsteady winds. *Environmental Modeling and Assessment*, 18(4) :427–438.
- Feistel, R. (2012). TEOS-10 : A New International Oceanographic Standard for Seawater, Ice, Fluid Water, and Humid Air. *International Journal of Thermophysics*, 33(8-9) :1335–1351.
- Filatov, N., Terzevik, A., Zdorovenov, R., Vlasenko, V., Stashchuk, N., and Hutter, K. (2012). Field studies of non-linear internal waves in lakes on the globe. In Hutter, K., editor, *Nonlinear Internal Waves in Lakes*, pages 23–103. Springer.

- Garnier, J. (1992). Typical and atypical features of phytoplankton in a changing environment - 8 years of reoligotrophication in a recently created sand-pit lake (Créteil lake, Paris suburb, France). *Archiv Fur Hydrobiologie*, 125(4) :463–478.
- Garnier, J. and Benest, D. (1990). Seasonal coupling between phytoplankton and bacterioplankton in a sand pit lake (Créteil Lake, France). *Hydrobiologia*, 207 :71–77.
- Garnier, J., Chestérikoff, A., Testard, P., and Garban, B. (1992). Oligotrophication after a nutrient reduction in a shallow sand-pit lake (Créteil Lake, Paris suburbs, France) : a case of rapid restoration. *Annales de Limnologie*, 28 :253–262.
- Geernaert, G. L. (1988). Measurements of the angle between the wind vector and the wind stress vector in the surface-layer over the north-sea. *Journal of Geophysical Research-Oceans*, 93(C7) :8215–8220.
- GIEC (2014). Cinquième rapport d'évaluation des changements climatiques. Technical report, Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat.
- Gill, A. E. (1982). *Atmosphere-Ocean Dynamics (International Geophysics Series, Volume 30)*. Academic Press.
- Girbaciau, A., Girbaciau, C., Petcovici, E., and Dodocioiu, A. M. (2015). Water Quality Modelling Using Mike 11. *Revista De Chimie*, 66(8) :1206–1211.
- Gons, H. J., Auer, M. T., and Effler, S. W. (2008). MERIS satellite chlorophyll mapping of oligotrophic and eutrophic waters in the Laurentian Great Lakes. *Remote Sensing of Environment*, 112(11) :4098–4106.
- Gorham, E. and Boyce, F. M. (1989). Influence of lake surface-area and depth upon thermal stratification and the depth of the summer thermocline. *Journal of Great Lakes Research*, 15(2) :233–245.
- Guillermin, B. (2015). Utilisation de données satellites pour l'étude de l'hétérogénéité spatiale de la chlorophylle-a et de la température sur le Léman. Master's thesis, Polytech Tours.
- Haffner, G. D., Yallop, M. L., Hebert, P. D. N., and Griffiths, M. (1984). Ecological significance of upwelling events in Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, 10(1) :28–37.
- Halder, J., Decrouy, L., and Vennemann, T. W. (2013). Mixing of Rhone River water in Lake Geneva (Switzerland-France) inferred from stable hydrogen and oxygen isotope profiles. *Journal of Hydrology*, 477 :152–164.
- Herdendorf, C. E. (1982). Large lakes of the world. *Journal of Great Lakes Research*, 8(3) :379–412.

- Hering, D., Borja, A., Carstensen, J., Carvalho, L., Elliott, M., Feld, C. K., Heiskanen, A. S., Johnson, R. K., Moe, J., Pont, D., Solheim, A. L., and Van De Bund, W. (2010). The European Water Framework Directive at the age of 10 : A critical review of the achievements with recommendations for the future. *Science of the Total Environment*, 408(19) :4007–4019.
- Huisman, J., van Oostveen, P., and Weissing, F. J. (1999). Critical depth and critical turbulence : Two different mechanisms for the development of phytoplankton blooms. *Limnology and Oceanography*, 44(7) :1781–1787.
- Ibelings, B. W., Backer, L. C., Kardinaal, W. E. A., and Chorus, I. (2014). Current approaches to cyanotoxin risk assessment and risk management around the globe. *Harmful Algae*, 40 :63–74.
- Ibelings, B. W., Vonk, M., Los, H. F. J., van der Molen, D. T., and Mooij, W. M. (2003). Fuzzy modeling of cyanobacterial surface waterblooms : Validation with NOAA-AVHRR satellite images. *Ecological Applications*, 13(5) :1456–1472.
- IPCC (2014). Fifth assessment report. Technical report, Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Jacquet, S., Domaizon, I., and Anneville, O. (2014a). The need for ecological monitoring of freshwaters in a changing world : a case study of Lakes Annecy, Bourget, and Geneva. *Environmental Monitoring and Assessment*, 186(6) :3455–3476.
- Jacquet, S., Kerimoglu, O., Rimet, F., Paolini, G., and Anneville, O. (2014b). Cyanobacterial bloom termination : the disappearance of *Planktothrix rubescens* from Lake Bourget (France) after restoration. *Freshwater Biology*, 59(12) :2472–2487.
- Jeppesen, E., Sondergaard, M., Jensen, J., Havens, K., Anneville, O., Carvalho, L., Convey, M., Deneke, R., Dokulil, M., Foy, B., Gerdeaux, D., Hampton, S., Hilt, S., Kangur, K., Kohler, J., Lammens, E., Lauridsen, T., Manca, M., Miracle, M., Moss, B., Noges, P., Persson, G., Phillips, G., Portielje, R., Schelske, C., Straile, D., Tatrai, I., Willen, 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(10) :1747–1771.
- Jin, K. R., Hamrick, J. H., and Tisdale, T. (2000). Application of three-dimensional hydrodynamic model for Lake Okeechobee. *Journal of Hydraulic Engineering-ASCE*, 126(10) :758–771.
- Jin, K. R. and Ji, Z. G. (2005). Application and validation of three-dimensional model in a shallow lake. *Journal of Waterway Port Coastal and Ocean Engineering-ASCE*, 131(5) :213–225.
- Jin, K. R., Ji, Z. G., and Hamrick, J. H. (2002). Modeling winter circulation in Lake Okeechobee, Florida. *Journal of Waterway Port Coastal and Ocean Engineering-ASCE*, 128(3) :114–125.

- Jorgensen, S. E. (2010). A review of recent developments in lake modelling. *Ecological Modelling*, 221(4) :689–692.
- Kacikoc, M. and Beyhan, M. (2014). Hydrodynamic and water quality modeling of Lake Egirdir. *Clean-Soil Air Water*, 42(11) :1573–1582.
- Kaiblinger, C., Anneville, O., Tadonleke, R., Rimet, F., Druart, J. C., Guillard, J., and Dokulil, M. T. (2009). Central European water quality indices applied to long-term data from peri-alpine lakes : test and possible improvements. *Hydrobiologia*, 633(1) :67–74.
- Kauer, T., Kutser, T., Arst, H., Danckaert, T., and Noges, T. (2015). Modelling primary production in shallow well mixed lakes based on MERIS satellite data. *Remote Sensing of Environment*, 163 :253–261.
- Keeler, B. L., Polasky, S., Brauman, K. A., Johnson, K. A., Finlay, J. C., O’Neill, A., Kovacs, K., and Dalzell, B. (2012). Linking water quality and well-being for improved assessment and valuation of ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(45) :18619–18624.
- Kelly, M. G., Birk, S., Willby, N. J., Denys, L., Drakare, S., Kahlert, M., Karjalainen, S. M., Marchetto, A., Pitt, J. A., Urbanic, G., and Poikane, S. (2016). Redundancy in the ecological assessment of lakes : Are phytoplankton, macrophytes and phytobenthos all necessary? *Science of the Total Environment*, 568 :594–602.
- Kerimoglu, O., Jacquet, S., Vincon-Leite, B., Lemaire, B. J., Rimet, F., Soullignac, F., Trevisan, D., and Anneville, O. (2017). Modelling the plankton groups of the deep, peri-alpine Lake Bourget. *Ecological Modelling*, 359 :415–433.
- Kerimoglu, O. and Rinke, K. (2013). Stratification dynamics in a shallow reservoir under different hydro-meteorological scenarios and operational strategies. *Water Resources Research*, 49(11) :7518–7527.
- Kiefer, I., Odermatt, D., Anneville, O., Wuest, A., and Bouffard, D. (2015). Application of remote sensing for the optimization of in-situ sampling for monitoring of phytoplankton abundance in a large lake. *Science of the Total Environment*, 527 :493–506.
- Kolada, A., Ciecierska, H., Ruszczynska, J., and Dynowski, P. (2014). Sampling techniques and inter-surveyor variability as sources of uncertainty in Polish macrophyte metric for lake ecological status assessment. *Hydrobiologia*, 737(1) :265–279.
- Kopmann, R. and Markofsky, M. (2000). Three-dimensional water quality modelling with TELEMAC-3D. *Hydrological Processes*, 14(13) :2279–2292.
- Lacroix, G., Boet, P., Garnier, J., Lescher-Moutoué, F., Pourriot, R., and Testard, P. (1989). Factors controlling the phytoplankton community in the shallow lake of Créteil, France. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie*, 74 :352–370.

- Lane, A. (1989). The heat balance of the North Sea. Technical report, Proudman Oceanographic Laboratory.
- Leach, T. H., Beisner, B. E., Carey, C. C., Pernica, P., Rose, K. C., Huot, Y., Brentrup, J. A., Domaizon, I., Grossart, H.-P., Ibelings, B. W., Jacquet, S., Kelly, P. T., Rusak, J. A., Stockwell, J. D., Straile, D., and Verburg, P. (2017). Patterns and drivers of deep chlorophyll maxima structure in 100 lakes : The relative importance of light and thermal stratification. *Limnology and Oceanography*.
- Lemmin, U. (1995). Limnologie physique. In Pourriot, R. and Meybeck, M., editors, *Limnologie générale*, pages 60–114. Masson.
- Lenters, J. (2015). The Global Lake Temperature Collaboration (GLTC). *LakeLine*, Fall :9–12.
- Leon, L. F., Smith, R. E. H., Hipsey, M. R., Bocaniov, S. A., Higgins, S. N., Hecky, R. E., Antenucci, J. P., and Guildford, S. J. (2011). Application of a 3D hydrodynamic-biological model for seasonal and spatial dynamics of water quality and phytoplankton in Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research*, 37 :41–53.
- Lesieur, M. (1994). *La turbulence*. Presse Universitaire de Grenoble.
- Li, Z., Chen, Q., and Xu, Q. (2015). Modeling algae dynamics in Meiliang Bay of Taihu Lake and parameter sensitivity analysis. *Journal of Hydro-Environment Research*, 9(2) :216–225.
- Los, H. (2009). *Eco-hydrodynamic modelling of primary production in coastal waters and lakes using BLOOM*. PhD thesis, Wageningen University.
- Mackay, E. B., Jones, I. D., Thackeray, S. J., and Folkard, A. M. (2011). Spatial heterogeneity in a small, temperate lake during archetypal weak forcing conditions. *Fundamental and Applied Limnology*, 179(1) :27–40.
- Marsh, W. M. and Kaufman, M. M. (2012). *Physical Geography : Great Systems and Global Environments*. Cambridge University Press.
- McCombs, M. P., Mulligan, R. P., and Boegman, L. (2014). Offshore wind farm impacts on surface waves and circulation in Eastern Lake Ontario. *Coastal Engineering*, 93 :32–39.
- MEDDE (2015). Arrêté du 27 juillet 2015 modifiant l'arrêté du 25 janvier 2010 relatif aux méthodes et critères d'évaluation de l'état écologique, de l'état chimique et du potentiel écologique des eaux de surface pris en application des articles R. 212-10, R. 212-11 et R. 212-18 du code de l'environnement. Technical report, Ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie.
- Medrano, E. A., Uittenbogaard, R. E., Pires, L. M. D., van de Wiel, B. J. H., and Clercx, H. J. H. (2013). Coupling hydrodynamics and buoyancy regulation in Microcystis aeruginosa for its vertical distribution in lakes. *Ecological Modelling*, 248 :41–56.

- MEEM (2016a). Guide technique relatif à l'évaluation de l'état des eaux de surface continentales (cours d'eau, canaux, plans d'eau). Technical report, Ministère de l'environnement, de l'énergie et de la mer.
- MEEM (2016b). Technical guide concerning the evaluation of the state of continental surface waters (rivers, canals and lakes). Technical report, French Ministry of the Environment, Energy and the Sea.
- Meybeck, M. (1995a). Global distribution of lakes. In Lerman, A., Imboden, D., and Gat, J., editors, *Physics and Chemistry of Lakes*, pages 1–35. Springer-Verlag, Berlin.
- Meybeck, M. (1995b). Les lacs et leur bassin. In Pourriot, R. and Meybeck, M., editors, *Limnologie générale*, pages 6–59. Masson.
- Millero, F. J., Chen, C. T., Schleicher, K., and Bradshaw, A. (1980). A new high-pressure equation of state for seawater. *Deep-Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 27(3-4) :255–264.
- Millero, F. J. and Poisson, A. (1981). International one-atmosphere equation of state of seawater. *Deep-Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 28(6) :625–629.
- Missaghi, S. and Hondzo, M. (2010). Evaluation and application of a three-dimensional water quality model in a shallow lake with complex morphometry. *Ecological Modelling*, 221(11) :1512–1525.
- Moe, S. J., Solheim, A. L., Soszka, H., Golub, M., Hutorowicz, A., Kolada, A., Picinska-Faltynowicz, J., and Bialokoz, W. (2015). Integrated assessment of ecological status and misclassification of lakes : The role of uncertainty and index combination rules. *Ecological Indicators*, 48 :605–615.
- Moreno-Ostos, E., da Silva, S. L. R., de Vicente, I., and Cruz-Pizarro, L. (2007). Interannual and between-site variability in the occurrence of clear water phases in two shallow Mediterranean lakes. *Aquatic Ecology*, 41(2) :285–297.
- Mortimer, C. H. (1952). Water movements in lakes during summer stratification; evidence from the distribution of temperature in Windermere. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 236 :353–404.
- Nishri, A., Rimmer, A., and Lechinsky, Y. (2015). The mechanism of hypolimnion warming induced by internal waves. *Limnology and Oceanography*, 60(4) :1462–1476.
- Octavio, K. A. H. (1977). Vertical heat transport mechanisms in lakes and reservoirs. Master's thesis, Massachusetts Institute of Technology.
- Odermatt, D., Pomati, F., Pitarch, J., Carpenter, J., Kawka, M., Schaepman, M., and Wueest, A. (2012). MERIS observations of phytoplankton blooms in a stratified eutrophic lake. *Remote Sensing of Environment*, 126 :232–239.

- Oesch, D., Jaquet, J. M., Klaus, R., and Schenker, P. (2008). Multi-scale thermal pattern monitoring of a large lake (Lake Geneva) using a multi-sensor approach. *International Journal of Remote Sensing*, 29(20) :5785–5808.
- OMS (2011). Quatrième édition des directives pour la qualité de l'eau de boisson. Technical report, Organisation mondiale de la santé (OMS).
- O'Reilly, C. M. et al. (2015). Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe. *Geophysical Research Letters*, 42.
- Padisak, J., Borics, G., Grigorszky, I., and Soroczki-Pinter, E. (2006). Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive : the assemblage index. *Hydrobiologia*, 553 :1–14.
- Paerl, H. W. and Huisman, J. (2008). Climate - Blooms like it hot. *Science*, 320(5872) :57–58.
- Palmer, S. C. J., Odermatt, D., Hunter, P. D., Brockmann, C., Presing, M., Balzter, H., and Toth, V. R. (2015). Satellite remote sensing of phytoplankton phenology in Lake Balaton using 10 years of MERIS observations. *Remote Sensing of Environment*, 158 :441–452.
- Pannard, A., E., B. B., Bird, D. F., Braun, J., Planas, D., and Bormans, M. (2011). Recurrent internal waves in a small lake : Potential ecological consequences for metalimnetic phytoplankton populations. *Limnology and Oceanography : Fluids and Environments*, 1 :91–109.
- Pasztaleniec, A. (2016). An advanced phytoplankton trophic index : Test and validation with a nationwide lake survey in Poland. *International Review of Hydrobiology*, 101(1-2) :20–35.
- Payne, R. E. (1972). Albedo of sea-surface. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 29(5) :959–970.
- Phillips, N. A. (1957). A co-ordinate system having some special advantages for numerical forecasting. *Journal of Meteorology*, 14 :184–185.
- Piccolroaz, S. (2016). Prediction of lake surface temperature using the air2water model : guidelines, challenges, and future perspectives. *Advances in Oceanography and Limnology*, 7(1) :36–50.
- Plattner, S., Mason, D. M., Leshkevich, G. A., Schwab, D. J., and Rutherford, E. S. (2006). Classifying and forecasting coastal upwellings in Lake Michigan using satellite derived temperature images and buoy data. *Journal of Great Lakes Research*, 32(1) :63–76.
- Platzek, F. W., Stelling, G. S., Jankowski, J. A., and Pietrzak, J. D. (2014). Accurate vertical profiles of turbulent flow in z-layer models. *Water Resources Research*, 50(3) :2191–2211.

- Pobel, D., Robin, J., and Humbert, J.-F. (2011). Influence of sampling strategies on the monitoring of cyanobacteria in shallow lakes : Lessons from a case study in France. *Water Research*, 45(3) :1005–1014.
- Poeschke, F., Lewandowski, J., Engelhardt, C., Preuss, K., Oczipka, M., Ruhtz, T., and Kirillin, G. (2015). Upwelling of deep water during thermal stratification onset-A major mechanism of vertical transport in small temperate lakes in spring? *Water Resources Research*, 51(12) :9612–9627.
- Poikane, S., Zampoukas, N., Borja, A., Davies, S. P., van de Bund, W., and Birk, S. (2014). Intercalibration of aquatic ecological assessment methods in the European Union : Lessons learned and way forward. *Environmental Science and Policy*, 44 :237–246.
- Pomati, F., Jokela, J., Simona, M., Veronesi, M., and Ibelings, B. W. (2011). An automated platform for phytoplankton ecology and aquatic ecosystem monitoring. *Environmental Science and Technology*, 45(22) :9658–9665.
- Porst, G., Miler, O., Donohue, L., Jurca, T., Pilotto, F., Brauns, M., Solimini, A., and Pusch, M. (2016). Efficient sampling methodologies for lake littoral invertebrates in compliance with the European Water Framework Directive. *Hydrobiologia*, 767(1) :207–220.
- Poschke, F., Lewandowski, J., Engelhardt, C., Preuss, K., Oczipka, M., Ruhtz, T., and Kirillin, G. (2015). Upwelling of deep water during thermal stratification onset-a major mechanism of vertical transport in small temperate lakes in spring? *Water Resources Research*, 51(12) :9612–9627.
- Preusse, M., Peeters, F., and Lorke, A. (2010). Internal waves and the generation of turbulence in the thermocline of a large lake. *Limnology and Oceanography*, 55(6) :2353–2365.
- Razmi, A. M., Barry, D. A., Bakhtyar, R., Le Dantec, N., Dastgheib, A., Lemmin, U., and Wueest, A. (2013). Current variability in a wide and open lacustrine embayment in Lake Geneva (Switzerland). *Journal of Great Lakes Research*, 39(3) :455–465.
- Razmi, A. M., Barry, D. A., Lemmin, U., Bonvin, F., Kohn, T., and Bakhtyar, R. (2014). Direct effects of dominant winds on residence and travel times in the wide and open lacustrine embayment : Vidy Bay (Lake Geneva, Switzerland). *Aquatic Sciences*, 76 :S59–S71.
- Read, J. S., Hamilton, D. P., Jones, I. D., Muraoka, K., Winslow, L. A., Kroiss, R., Wu, C. H., and Gaiser, E. (2011). Derivation of lake mixing and stratification indices from high-resolution lake buoy data. *Environmental Modelling and Software*, 26(11) :1325–1336.

- Reyjol, Y., Argillier, C., Bonne, W., Borja, A., Buijse, A. D., Cardoso, A. C., Daufresne, M., Kernan, M., Ferreira, M. T., Poikane, S., Prat, N., Solheim, A. L., Stroffek, S., Usseglio-Polatera, P., Villeneuve, B., and van de Bund, W. (2014). Assessing the ecological status in the context of the European Water Framework Directive : Where do we go now? *Science of the Total Environment*, 497 :332–344.
- Reynolds, C. S. (1997). *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Rimet, F., Bouchez, A., and Tapolczai, K. (2016). Spatial heterogeneity of littoral benthic diatoms in a large lake : monitoring implications. *Hydrobiologia*, 771(1) :179–193.
- Roguet, A., Laigle, G. S., Therial, C., Bressy, A., Soullignac, F., Catherine, A., Lacroix, G., Jardillier, L., Bonhomme, C., Lerch, T. Z., and Lucas, F. S. (2015). Neutral community model explains the bacterial community assembly in freshwater lakes. *FEMS Microbiological Ecology*, 91(11).
- Schladow, S. G., Palmarsson, S. O., Steissberg, T. E., Hook, S. J., and Prata, F. E. (2004). An extraordinary upwelling event in a deep thermally stratified lake. *Geophysical Research Letters*, 31(15).
- Schroeder, T., Behnert, I., Schaale, M., Fischer, J., and Doerffer, R. (2007). Atmospheric correction algorithm for MERIS above case-2 waters. *International Journal of Remote Sensing*, 28(7-8) :1469–1486.
- Sharma, S. et al. (2015). A global database of lake surface temperatures collected by in situ and satellite methods from 1985-2009. *Scientific Data*, 2.
- Shatwell, T., Adrian, R., and Kirillin, G. (2016). Planktonic events may cause polymictic-dimictic regime shifts in temperate lakes. *Scientific Reports*, 6.
- Shimaraev, M. N., Troitskaya, E. S., Blinov, V. V., Ivanov, V. G., and Gnatovskii, R. Y. (2012). Upwellings in Lake Baikal. *Doklady Earth Sciences*, 442(2) :272–276.
- Shintani, T., de la Fuente, A., Nino, Y., and Imberger, J. (2010). Generalizations of the Wedderburn number : Parameterizing upwelling in stratified lakes. *Limnology and Oceanography*, 55(3) :1377–1389.
- Smith, S. D., Anderson, R. J., Oost, W. A., Kraan, C., Maat, N., Decosmo, J., Katsaros, K. B., Davidson, K. L., Bumke, K., Hasse, L., and Chadwick, H. M. (1992). Sea-surface wind stress and drag coefficients : The hexos results. *Boundary-Layer Meteorology*, 60(1-2) :109–142.
- Smith, S. D. and Banke, E. G. (1975). Variation of sea-surface drag coefficient with wind speed. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 101(429) :665–673.
- Smith, V. H. and Schindler, D. W. (2009). Eutrophication science : Where do we go from here? *Trends in Ecology and Evolution*, 24(4) :201–207.

- Sommer, U., Adrian, R., Domis, L. D., Elser, J. J., Gaedke, U., Ibelings, B., Jeppesen, E., Lurling, M., Molinero, J. C., Mooij, W. M., van Donk, E., and Winder, M. (2012). *Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) Model : Mechanisms Driving Plankton Succession*, volume 43, pages 429–448. Annual Reviews, Palo Alto.
- Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert, W., and Duncan, A. (1986). The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 106(4) :433–471.
- Sondergaard, M., Larsen, S. E., Johansson, L. S., Lauridsen, T. L., and Jeppesen, E. (2016). Ecological classification of lakes : Uncertainty and the influence of year-to-year variability. *Ecological Indicators*, 61 :248–257.
- Song, K., Xenopoulos, M. A., Buttle, J. M., Marsalek, J., Wagner, N. D., Pick, F. R., and Frost, P. C. (2013). Thermal stratification patterns in urban ponds and their relationships with vertical nutrient gradients. *Journal of Environmental Management*, 127 :317–323.
- Soullignac, F., Anneville, O., and Danis, P.-A. (2017a). Variabilité dans l'évaluation de l'état écologique des plans d'eau en France : mesure et modélisation. Technical report, Partenariat INRA-ONEMA.
- Soullignac, F., Vinçon-Leite, B., Lemaire, B. J., Martins, J. R. S., Bonhomme, C., Dubois, P., Mezemate, Y., Tchiguirinskaia, I., Schertzer, D., and Tassin, B. (2017b). Performance assessment of a 3d hydrodynamic model using high temporal resolution measurements in a shallow urban lake. *Environmental Modeling and Assessment*, 22 :4.
- Steissberg, T. E., Hook, S. J., and Schladow, S. G. (2005). Characterizing partial upwellings and surface circulation at Lake Tahoe, California-Nevada, USA with thermal infrared images. *Remote Sensing of Environment*, 99(1-2) :2–15.
- Stepanenko, V. M., Martynov, A., Johnk, K. D., Subin, Z. M., Perroud, M., Fang, X., Beyrich, F., Mironov, D., and Goyette, S. (2012). A one-dimensional model intercomparison study of thermal regime of a shallow turbid midlatitude lake. *Geoscientific Model Development*, 5 :3993–4035.
- Straskraba, M. (1980). Innovation and intellectual property rights. In Cren, E. D. L. and Lowe-McConnell, R. H., editors, *The Functioning of Freshwater Ecosystems*, pages 13–83. Cambridge University Press.
- Strickland, J. D. H. and Parsons, T. R. (1968). *A Practical Handbook of Seawater Analysis, Second Edition (Fisheries Research Board of Canada, Bulletin No. 167)*. Supply and Services Canada .
- Sverdrup, H. U. (1953). On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal du Conseil international pour l'exploration de la mer*, 18 :287–295.

- Sweers, H. E. (1976). A nomogram to estimate the heat-exchange coefficient at the air-water interface as a function of wind speed and temperature ; a critical survey of some literature. *Journal of Hydrology*, 30(4) :375–401.
- Tadonleke, R. D., Lazzarotto, J., Anneville, O., and Druart, J.-C. (2009). Phytoplankton productivity increased in Lake Geneva despite phosphorus loading reduction. *Journal of Plankton Research*, 31(10) :1179–1194.
- Tapolczai, K., Anneville, O., Padisak, J., Salmaso, N., Morabito, G., Zohary, T., Tadonleke, R. D., and Rimet, F. (2015). Occurrence and mass development of *Mougeotia* spp. (Zygnemataceae) in large, deep lakes. *Hydrobiologia*, 745(1) :17–29.
- Taylor, K. E. (2001). Summarizing multiple aspects of model performance in a single diagram. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 106 :7183–7192.
- Theeuwes, N. E., Solcerova, A., and Steeneveld, G. J. (2013). Modeling the influence of open water surfaces on the summertime temperature and thermal comfort in the city. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 118(16) :8881–8896.
- Tilzer, M. M. and Golfman, C. R. (1978). Importance of mixing, thermal stratification and light adaptation for phytoplankton productivity in Lake Tahoe (California-Nevada). *Ecology*, 59(4) :810–821.
- Troitskaya, E., Blinov, V., Ivanov, V., Zhdanov, A., Gnatovsky, R., Sutyryna, E., and Shimaraev, M. (2015). Cyclonic circulation and upwelling in Lake Baikal. *Aquatic Sciences*, 77(2) :171–182.
- Trolle, D., Skovgaard, H., and Jeppesen, E. (2008). The Water Framework Directive : Setting the phosphorus loading target for a deep lake in Denmark using the 1D lake ecosystem model DYRESM-CAEDYM. *Ecological Modelling*, 219(1-2) :138–152.
- UE (2000). Directive 2000/60/CE du 23/10/00 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau. Technical report, Union européenne.
- UNESCO (1981). Tenth report of the joint panel on oceanographic tables and standards, Technical papers in marine science 36. Technical report, United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO).
- Valerio, G., Pilotti, M., Marti, C. L., and Imberger, J. (2012). The structure of basin-scale internal waves in a stratified lake in response to lake bathymetry and wind spatial and temporal distribution : Lake Iseo, Italy. *Limnology and Oceanography*, 57(3) :772–786.
- Vidal, J., Rueda, F. J., and Casamitjana, X. (2007). The seasonal evolution of high vertical-mode internal waves in a deep reservoir. *Limnology and Oceanography*, 52(6) :2656–2667.
- Wahl, B. and Peeters, F. (2014). Effect of climatic changes on stratification and deep-water renewal in Lake Constance assessed by sensitivity studies with a 3D hydrodynamic model. *Limnology and Oceanography*, 59(3) :1035–1052.

- Wang, J. L., Zhang, Y. J., Yang, F., Cao, X. M., Bai, Z. Q., Zhu, J. X., Chen, E. Y., Li, Y. F., and Ran, Y. Y. (2015). Spatial and temporal variations of chlorophyll-a concentration from 2009 to 2012 in Poyang Lake, China. *Environmental Earth Sciences*, 73(8) :4063–4075.
- Watson, S. B., Miller, C., Arhonditsis, G., Boyer, G. L., Carmichael, W., Charlton, M. N., Confesor, R., Depew, D. C., Hook, T. O., Ludsin, S. A., Matisoff, G., McElmurry, S. P., Murray, M. W., Richards, R. P., Rao, Y. R., Steffen, M. M., and Wilhelm, S. W. (2016). The re-eutrophication of Lake Erie : Harmful algal blooms and hypoxia. *Harmful Algae*, 56 :44–66.
- Wetzel, R. G. and Likens, G. (2000). *Limnological Analyses*. Springer-Verlag, New York.
- Wuest, A. and Lorke, A. (2003). Small-scale hydrodynamics in lakes. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 35 :373–412.
- Zhao, L., Li, Y. Z., Zou, R., He, B., Zhu, X., Liu, Y., Wang, J. S., and Zhu, Y. G. (2013). A three-dimensional water quality modeling approach for exploring the eutrophication responses to load reduction scenarios in Lake Yilong (China). *Environmental Pollution*, 177 :13–21.
- Zhu, Y., Yang, J., Hao, J., and Shen, H. (2009). Numerical simulation of hydrodynamic characteristics and water quality in Yangchenghu lake. In Changkuan, Zhang and Hongwu, Tang, editor, *Advances in Water Resources and Hydraulic Engineering*, pages 710–715. Springer, Berlin, Heidelberg.

Annexe A

Définitions

Cette annexe présente plusieurs définitions venant en appui à la synthèse bibliographique (chapitre 2).

Température de l'eau

La température de l'eau correspond à l'agitation des molécules d'eau. Elle s'exprime en degré Celsius ($^{\circ}\text{C}$) dans le système international. Plus l'agitation des molécules d'eau est élevée, plus la température de l'eau est importante.

Conductivité électrique et salinité

La conductivité électrique de l'eau correspond à sa capacité à conduire le courant électrique. Elle s'exprime en Siemens par mètre (S m^{-1}) dans le système international. Elle dépend de la concentration en sels minéraux dissous dans l'eau. Plus cette concentration est élevée, plus la conductivité est élevée et plus l'eau conduit le courant électrique. La salinité de l'eau qui peut s'exprimer en partie par millier (ppt) peut être calculée à partir de la conductivité électrique de l'eau en utilisant la conversion suivante : $1 \text{ ppt} = 2\,000 \mu\text{S/cm}$.

Pression de l'eau

La pression de l'eau à une profondeur donnée correspond à la force qu'exerce la masse de la colonne d'eau située au-dessus de cette profondeur, elle augmente donc avec la profondeur. Elle s'exprime en Pascal (Pa) dans le système international.

Masse volumique

La masse volumique de l'eau correspond à une masse d'eau par unité de volumique. Elle s'exprime en kilogramme par mètre cube (kg m^{-3}) dans le système international.

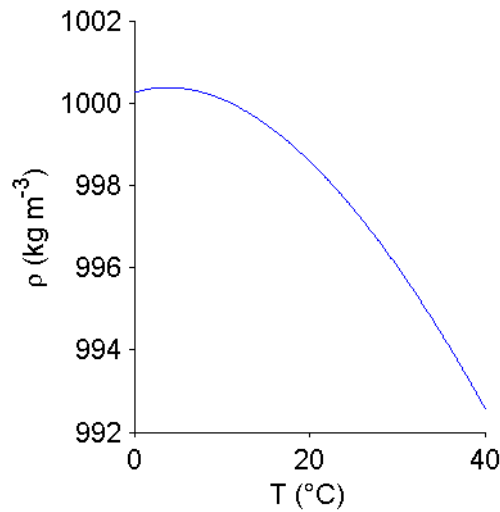


FIGURE A.1 : Masse volumique de l'eau (ρ) fonction de la température de l'eau (T) d'après l'équation de Millero and Poisson (1981) pour une salinité de 0.5 ppt

Elle dépend de la température de l'eau, de la salinité de l'eau et de la pression de l'eau (COI-UNESCO, 2010; Feistel, 2012). Une formulation spécifique en eau très profonde (100-1000 m) a été proposée par Millero et al. (1980). En eau peu profonde (0-100 m), Millero and Poisson (1981) ont aussi proposé une formulation simplifiée, indépendante de la pression. En eau douce, la masse volumique présente un maximum pour une température d'environ 4 °C (figure A.1). En dessous de cette valeur, la masse volumique augmente avec la température mais au-dessus, plus la température est élevée, plus la masse volumique est faible. D'autres études tiennent compte aussi de la composition chimique dans l'expression de la masse volumique (Boehrer et al., 2010).

Transparence

La transparence de l'eau dépend de la concentration en matières dissoutes et particulaire présentes dans l'eau. Elle est en générale en fonction de la biomasse algale, de la matière organique particulaire, de la matière inorganique particulaire, etc.

Rayonnements thermiques

Les différents types de rayonnements thermiques rencontrés à la surface d'un plan d'eau sont présentés figure 2.2. Il s'agit du rayonnement solaire incident, du rayonnement atmosphérique incident et du rayonnement du plan d'eau lui-même. Le rayonnement photosynthétiquement actif est une partie du rayonnement solaire incident. Ils s'expriment tous en Watt par mètre carré (W m^{-2}).

Le rayonnement solaire incident correspond à l'énergie thermique émise par le soleil sous forme de rayonnement électromagnétique entre les longueurs d'ondes 380 nm (ultraviolet) et 2.5 μm (infrarouge), qui atteint la surface d'un plan d'eau. Il dépend de la latitude du plan d'eau, de l'heure de la journée, du jour de l'année et de la couverture nuageuse en ce lieu (Gill, 1982).

Le rayonnement photosynthétiquement actif correspond à la partie du rayonnement solaire incident situé entre les longueurs d'ondes 400 nm et 700 nm. Il est utilisé par les algues lors de la photosynthèse. En terme d'énergie thermique, il représente environ la moitié du rayonnement solaire incident. Néanmoins, le rapport exact entre le rayonnement photosynthétiquement actif et le rayonnement solaire incident varie entre 0.38 et 0.62 (Straskraba, 1980; Lemmin, 1995; Gill, 1982).

Le rayonnement atmosphérique incident correspond à l'énergie thermique émise par l'atmosphère sous forme de rayonnement électromagnétique au-dessus de la longueur d'onde 2.5 μm (infrarouge) qui atteint la surface d'un plan d'eau. Cette énergie provient du rayonnement solaire absorbée par les différents constituants de l'atmosphère, la vapeur d'eau, le dioxyde de carbone et l'ozone (Octavio, 1977).

Le rayonnement d'un plan d'eau correspond à l'énergie thermique émise par le plan d'eau sous forme de rayonnement électromagnétique en direction de l'atmosphère. Il est fonction de la température de l'eau à la surface du plan d'eau (Sweers, 1976). Plus la température est élevée, plus le rayonnement est important.

Annexe B

Instruments de mesure

Cette annexe présente les photographies et les spécifications techniques des instruments de mesure installés au lac de Créteil.



FIGURE B.1 : Station lac Precision Measurement Engineering, Inc. LakeESP installée au lac de Créteil (José Rodolfo scarati Martins)



FIGURE B.2 : Capteur météorologique multiparamètres Vaisala WXT520 monté sur la station du lac de Créteil (<http://www.vaisala.com>)



FIGURE B.3 : Radiomètre net Kipp and Zonen NR Lite2 monté sur la station du lac de Créteil (<http://www.kippzonen.com>)



FIGURE B.4 : Capteur de température de l'eau Precision Measurement Engineering, Inc. monté sur la chaîne de mesure de la station du lac de Créteil (<http://www.pme.com>)



FIGURE B.5 : Capteur de concentration en chlorophylle-a Turner Design Cyclops-7 monté sur la chaîne de mesure de la station du lac de Créteil (<http://www.turnerdesigns.com>)



FIGURE B.6 : Capteur de rayonnement photo-synthétiquement actif Li-Cor LI-192 monté sur la chaîne de mesure de la station du lac de Créteil (<http://www.licor.com>)



FIGURE B.7 : Capteur de température de l'eau nke instrumentation monté sur les chaînes latérales immergées dans le lac de Créteil (<http://www.nke-instrumentation.fr>)



FIGURE B.8 : Sonde multiparamètres nke instrumentation montée sur les chaînes latérales immergées dans le lac de Créteil (José Rodolfo scarati Martins)



FIGURE B.9 : Profileur de vitesse Nortek à effet Doppler haute résolution immergé dans le lac de Créteil (<http://www.nortek-as.com>)



FIGURE B.10 : Disque de Secchi utilisé au lac de Crêteil (José Rodolfo scarati Martins)



FIGURE B.11 : Echosondeur Humminbird 798ci HD SI Combo utilisé au lac de Crêteil (<https://www.humminbird.com>)

Paramètre	Gamme	Précision	Résolution
Station météo Vaisala WXT520 (http://www.vaisala.com)			
Pression atmosphérique	600-1100 hPa	±0.5 hPa entre 0 et 30 °C ±1 hPa entre -52 et 60 °C	0.1 hPa
Température de l'air	de -52 à 60 °C	±0.3 °C à 20 °C	0.1 °C
Humidité relative	0-100%	±3 % entre 0 et 90 % ±5 % entre 90 et 100 %	0.1%
Vitesse du vent	0-60 m s ⁻¹	±3 % à 10 m s ⁻¹	0.1 m s ⁻¹
Direction du vent	0-360 °	±3 °	1 °
Précipitation	0-200 mm h ⁻¹	5%*	0.1 mm h ⁻¹
Capteur de rayonnement net Kipp & Zonen NR Lite 2 (http://www.kippzonen.com)			
Rayonnement	nc	nc	nc

TABLE B.1 : Spécifications techniques des capteurs météorologiques installés sur le lac de Créteil

Paramètre	Gamme	Précision	Résolution
Capteur de température PME (http://www.pme.com)			
Température de l'eau	0-36 °C	0.01 °C	environ 0.005 °C
Turner Design Cyclops-7 (http://www.turnerdesigns.com)			
Concentration en chlorophylle-a	nc	nc	nc
Capteur NKE instrumentation SP2T10 (http://www.nke-instrumentation.fr)			
Température de l'eau	de -5 à 35 °C	<0.05 °C entre 0 et 20 °C	0.013 °C à 10 °C
Sonde multi-paramètre NKE instrumentation MPx (http://www.nke-instrumentation.fr)			
Température	de -5 à 35 °C	<0.05 °C entre 0 et 20 °C	0.013 °C à 10 °C
Conductivité	de 0 à 70 mS cm ⁻¹	<0.05 °C entre 0 et 20 °C	0.013 °C à 10 °C
Oxygène	de 0 à 120%	<5%	0.01%
Profileur de vitesse à effet Doppler Nortek Aquadopp HR-Profiler (http://www.nortekusa.com)			
Vitesse	0-10 cm s ⁻¹	1% de la mesure ±0.5 cm s ⁻¹	0.01 cm s ⁻¹

TABLE B.2 : Spécifications techniques des capteurs immergés dans le lac de Créteil

Annexe C

Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil les jours des campagnes de mesure mensuelles

Cette annexe présente les dix variables mesurées par la station du lac de Créteil les jours des vingt dernières campagnes de mesure mensuelles. La station ayant été installée le 11 mai 2012, les cinq premières campagnes de mesure, de décembre 2011 à avril 2012, ne sont pas tracées. Les variables présentées sont le rayonnement total net (Q_{net}), la vitesse et la direction du vent (α et U_a), la pression atmosphérique (P_{atm}), la température de l'air (T_a), l'humidité relative (Φ), l'intensité et le cumul des précipitations (PI et P), la température de l'eau (T_e), la concentration en chlorophylle-a ($Chla$) et le rayonnement photosynthétiquement actif dans la colonne d'eau (Q_{par}).

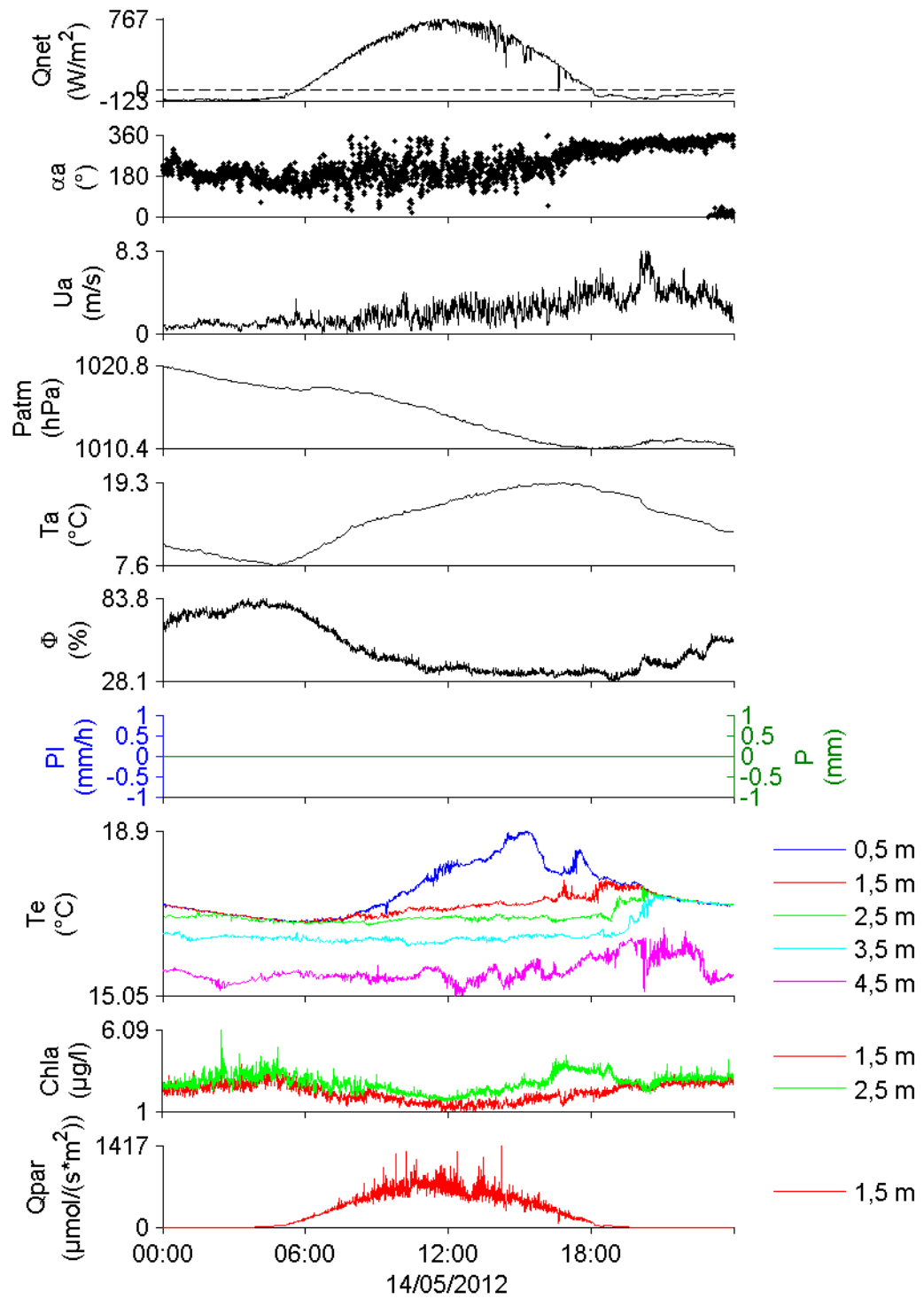


FIGURE C.1 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 14 mai 2012

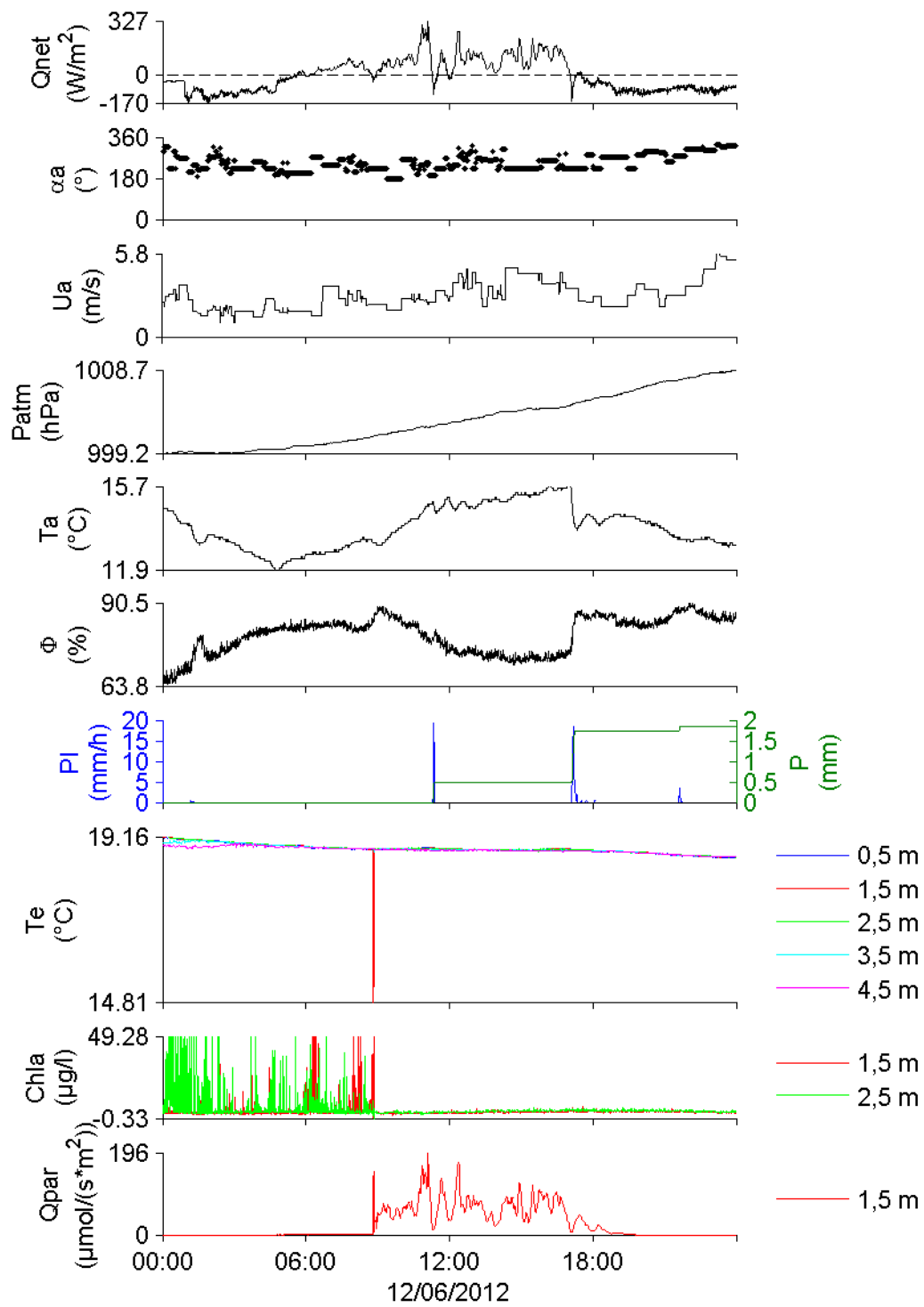


FIGURE C.2 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 12 juin 2012

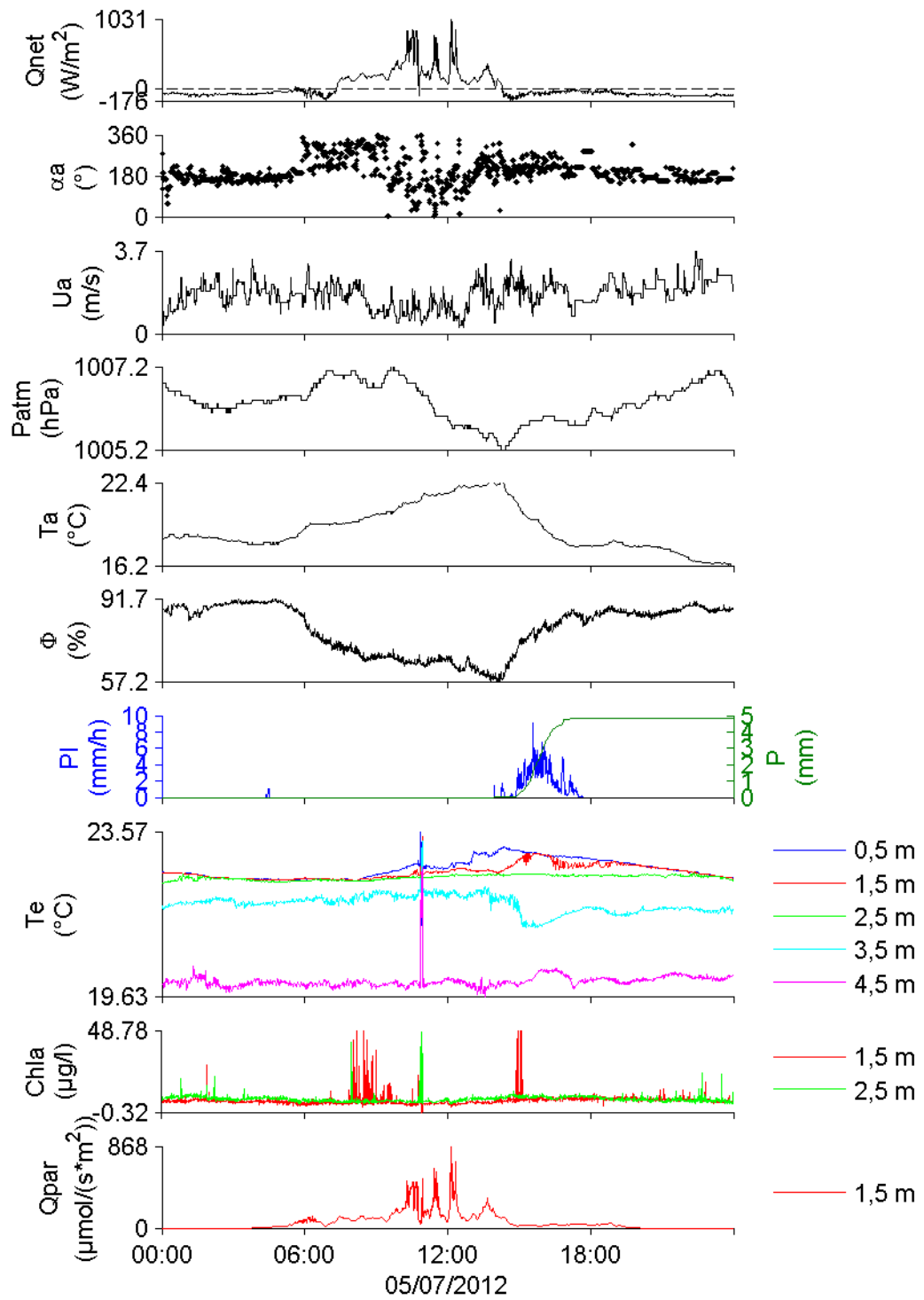


FIGURE C.3 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 5 juillet 2012

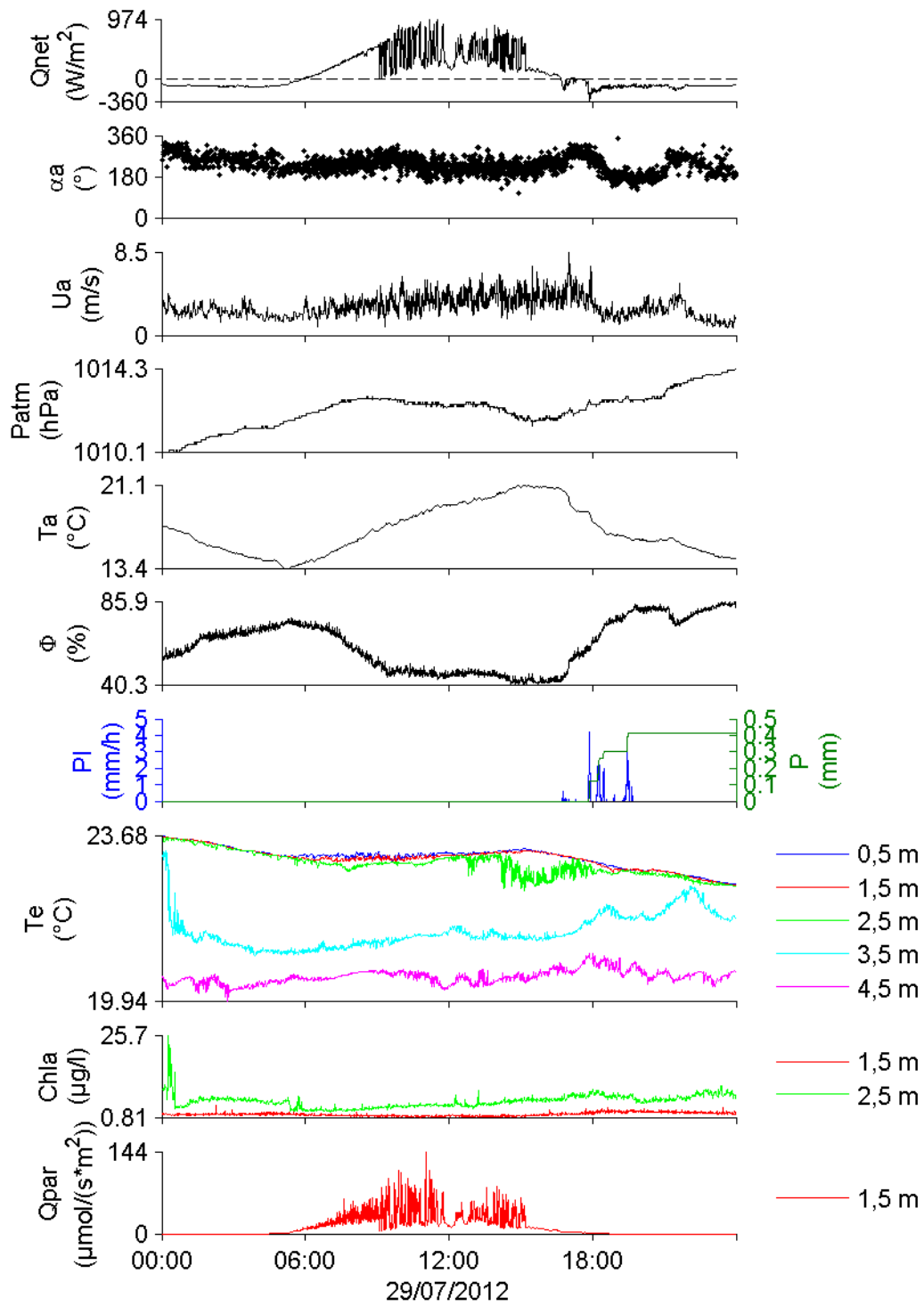


FIGURE C.4 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 29 juillet 2012

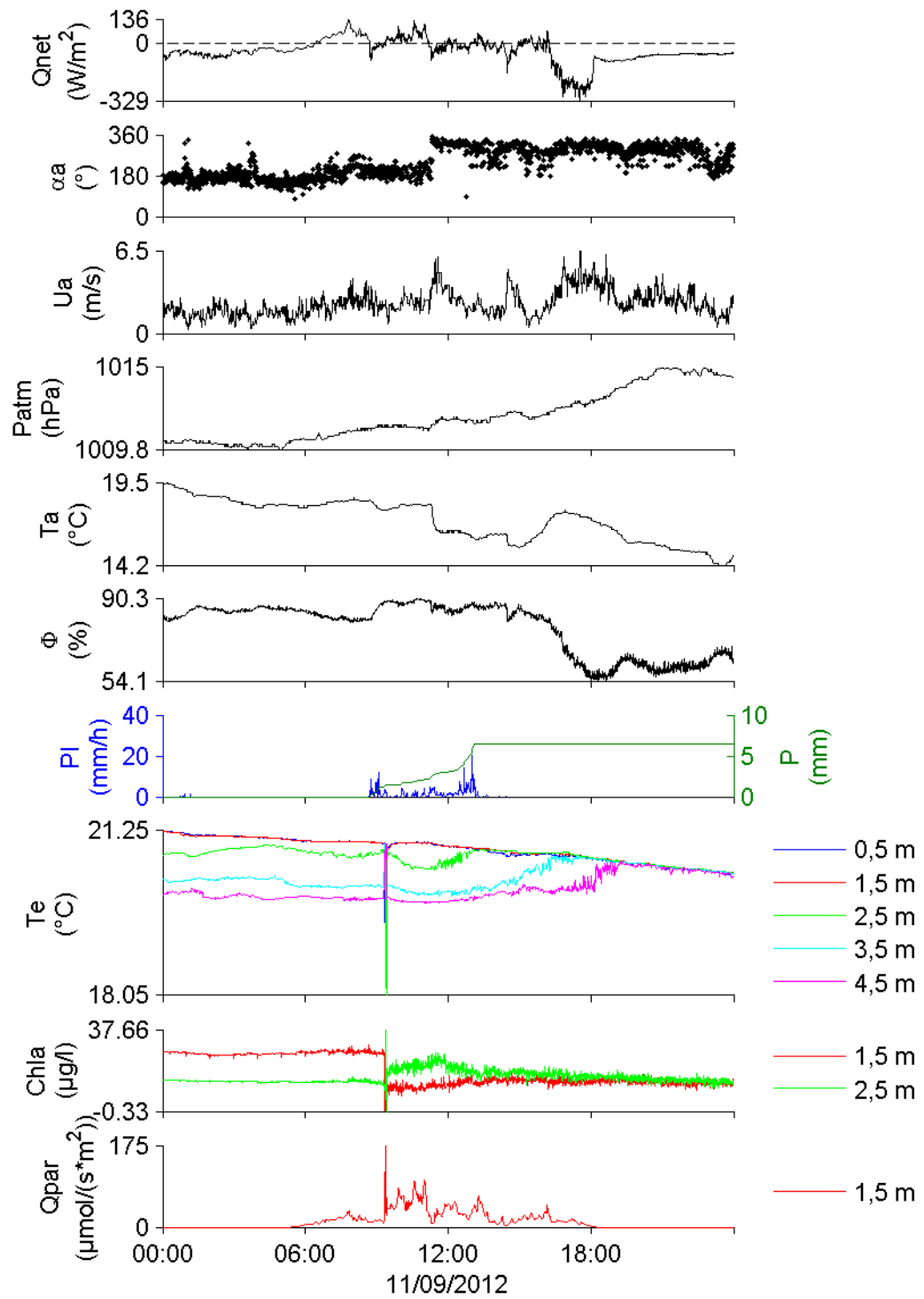


FIGURE C.5 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 11 septembre 2012

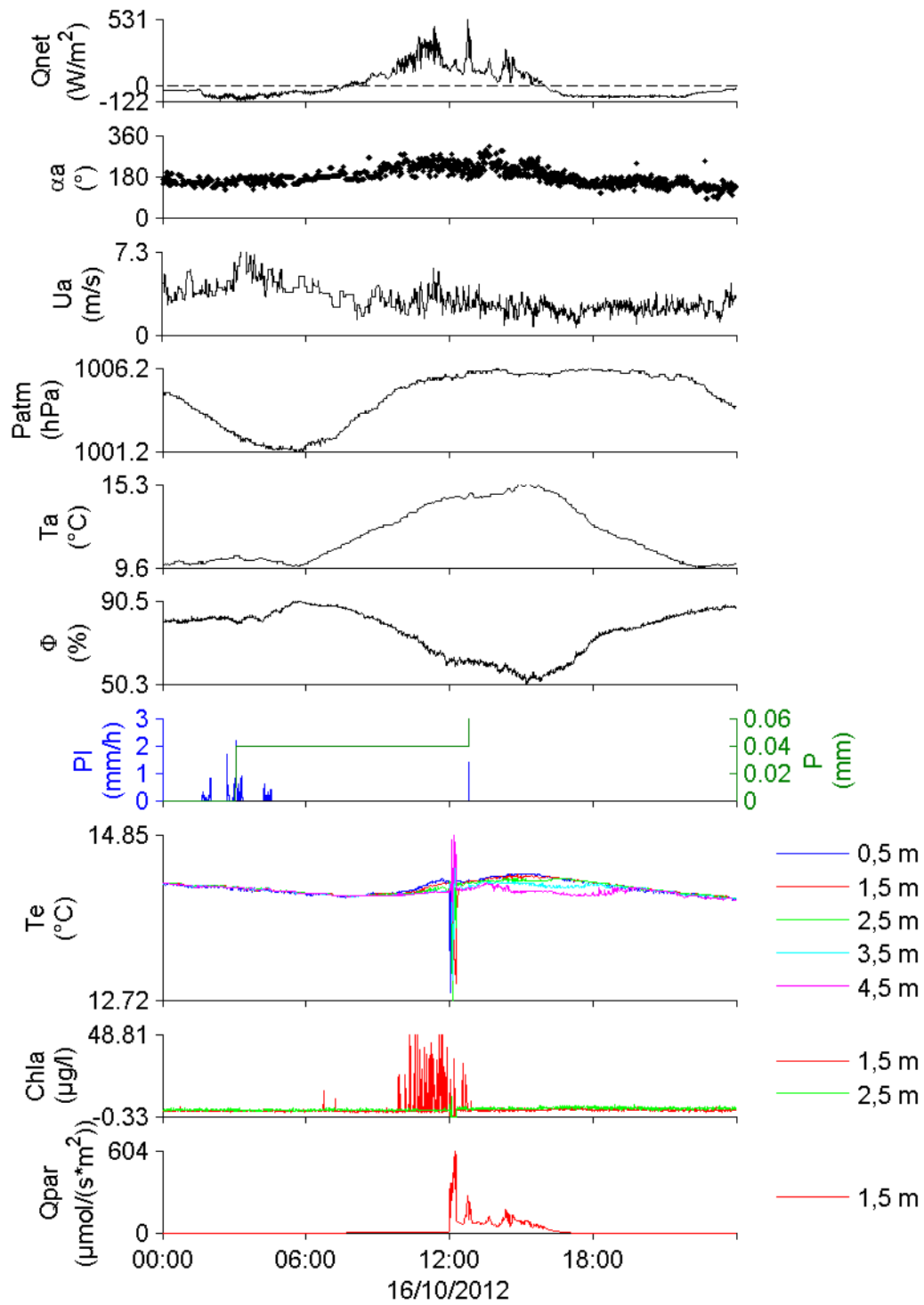


FIGURE C.6 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 16 octobre 2012

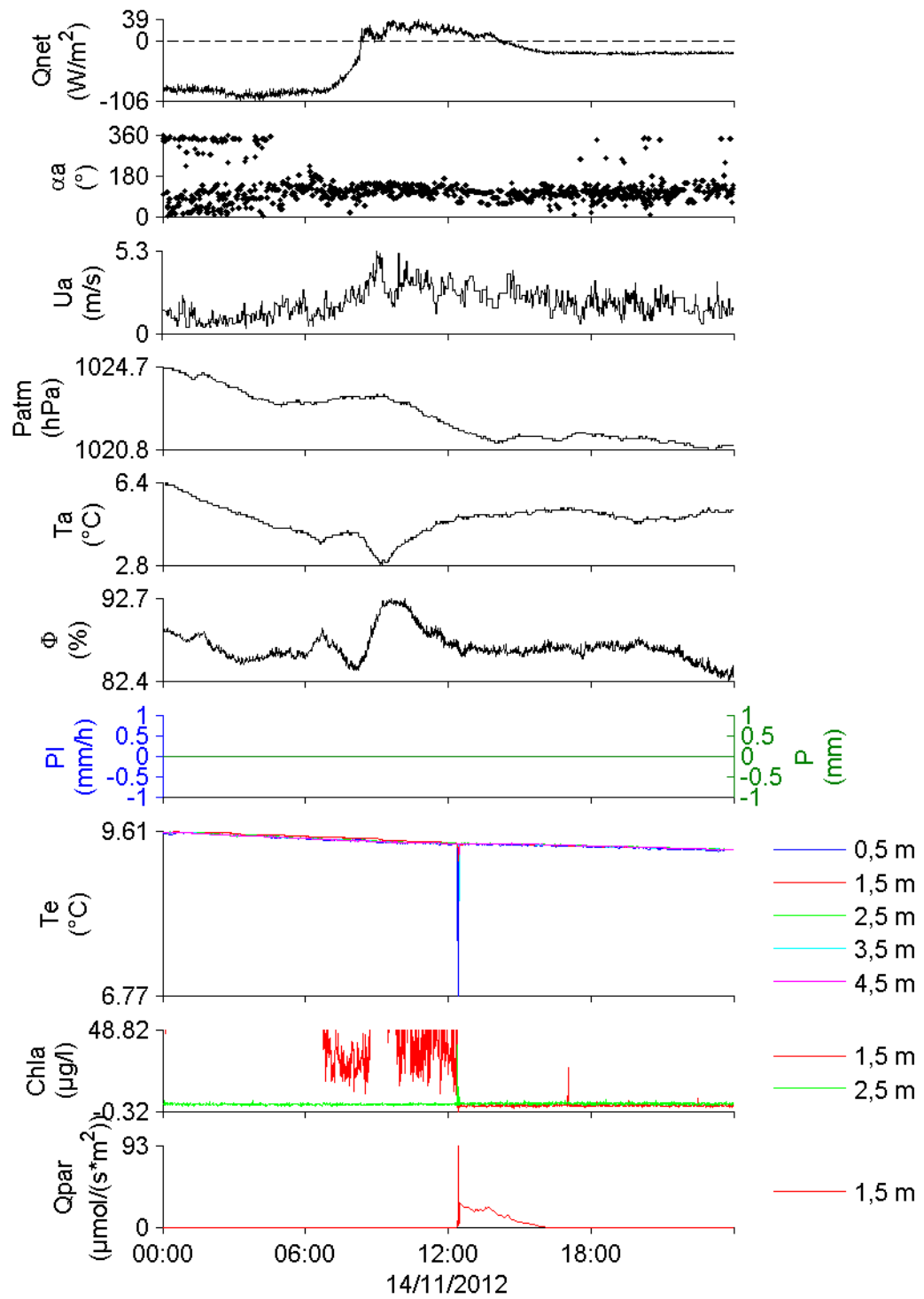


FIGURE C.7 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 14 novembre 2012

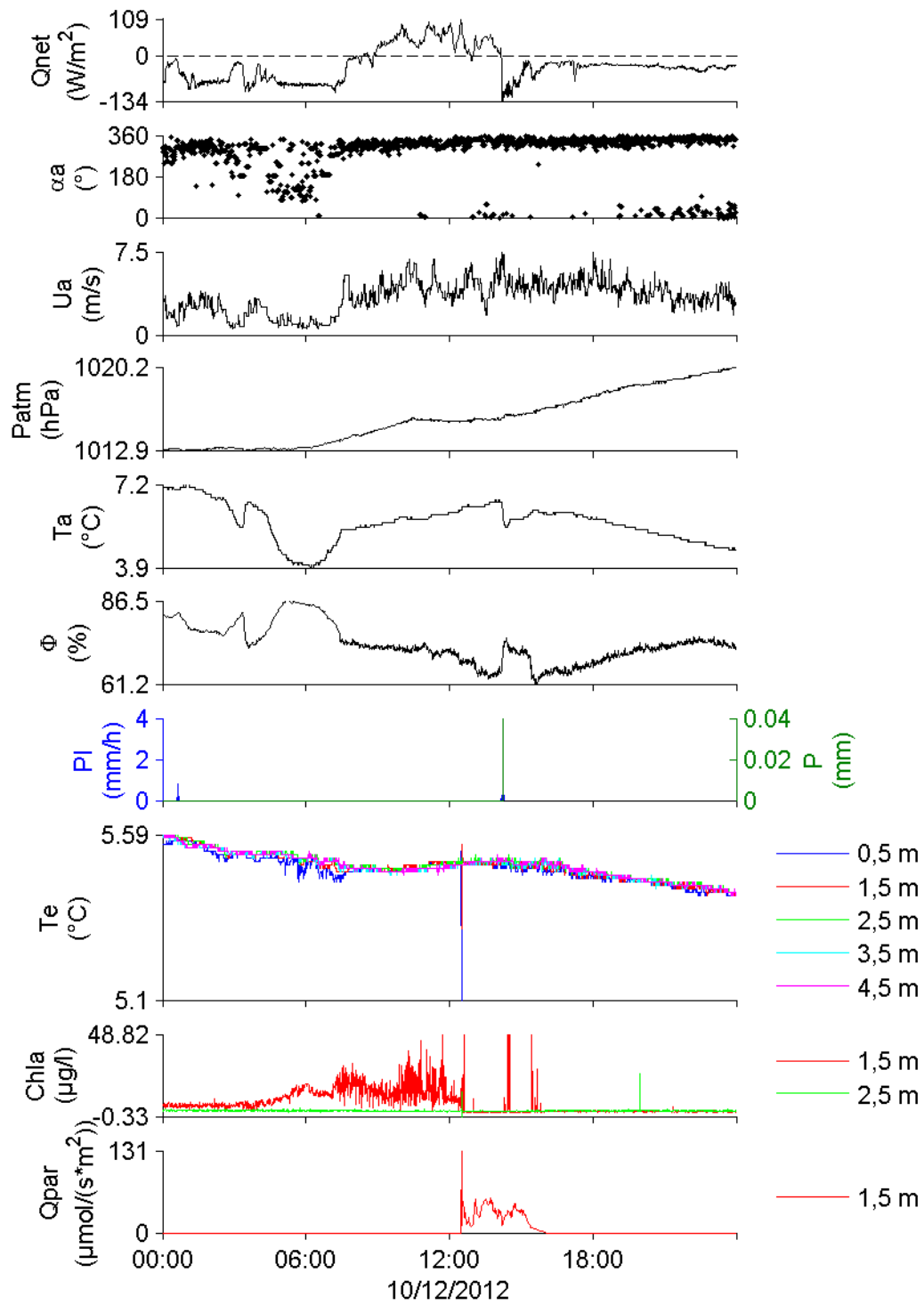


FIGURE C.8 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 10 décembre 2012

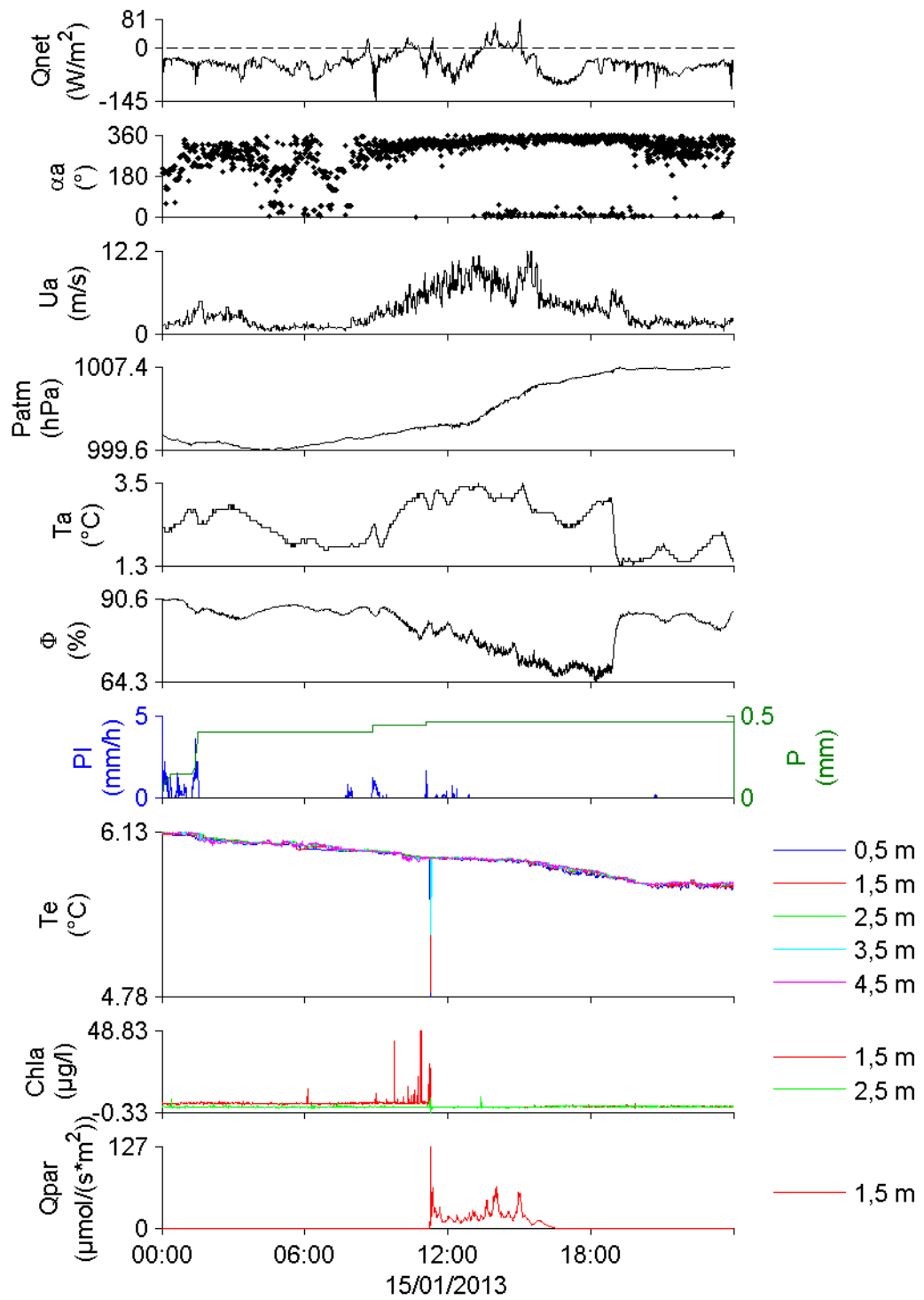


FIGURE C.9 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 15 janvier 2013

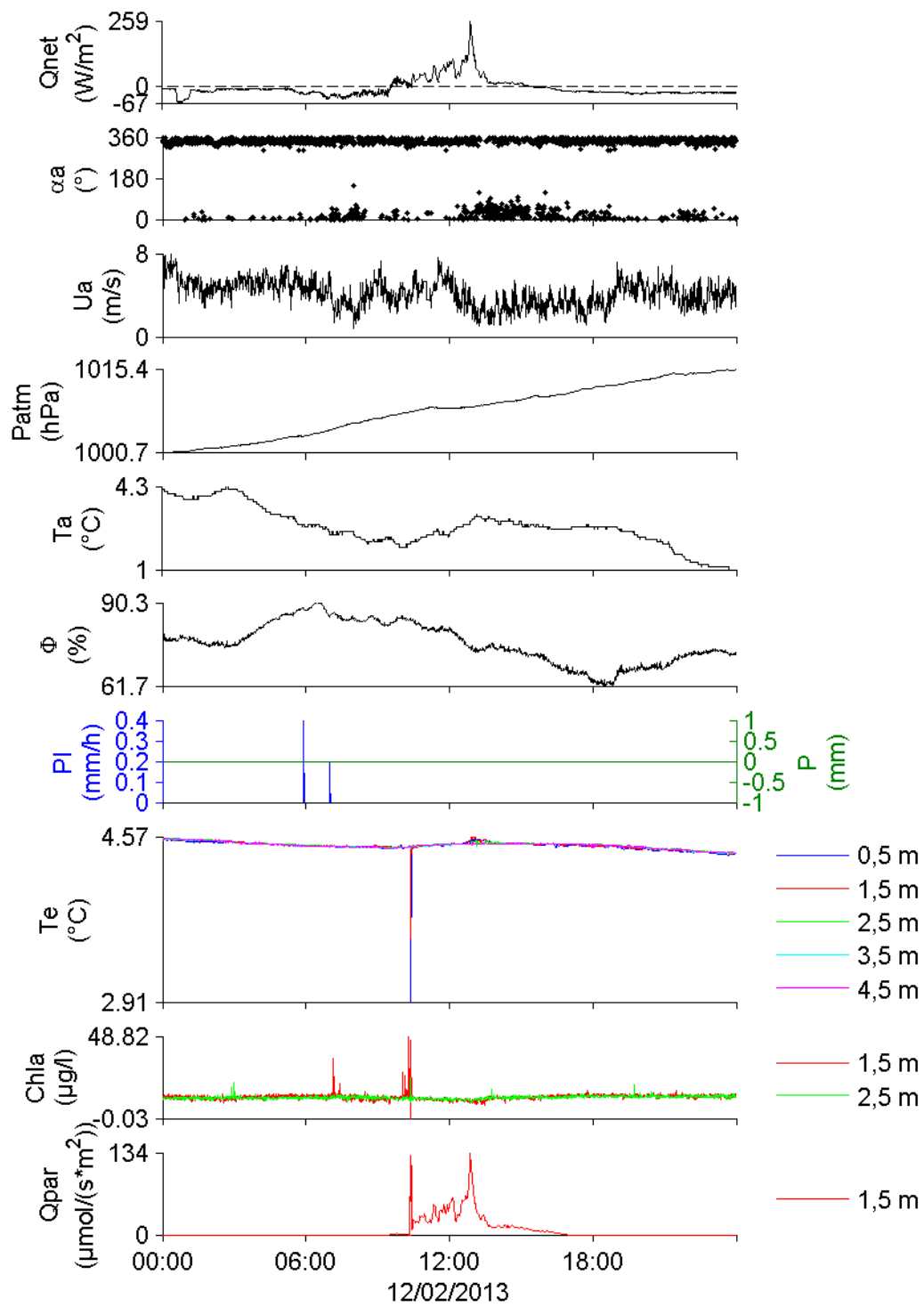


FIGURE C.10 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 12 février 2013

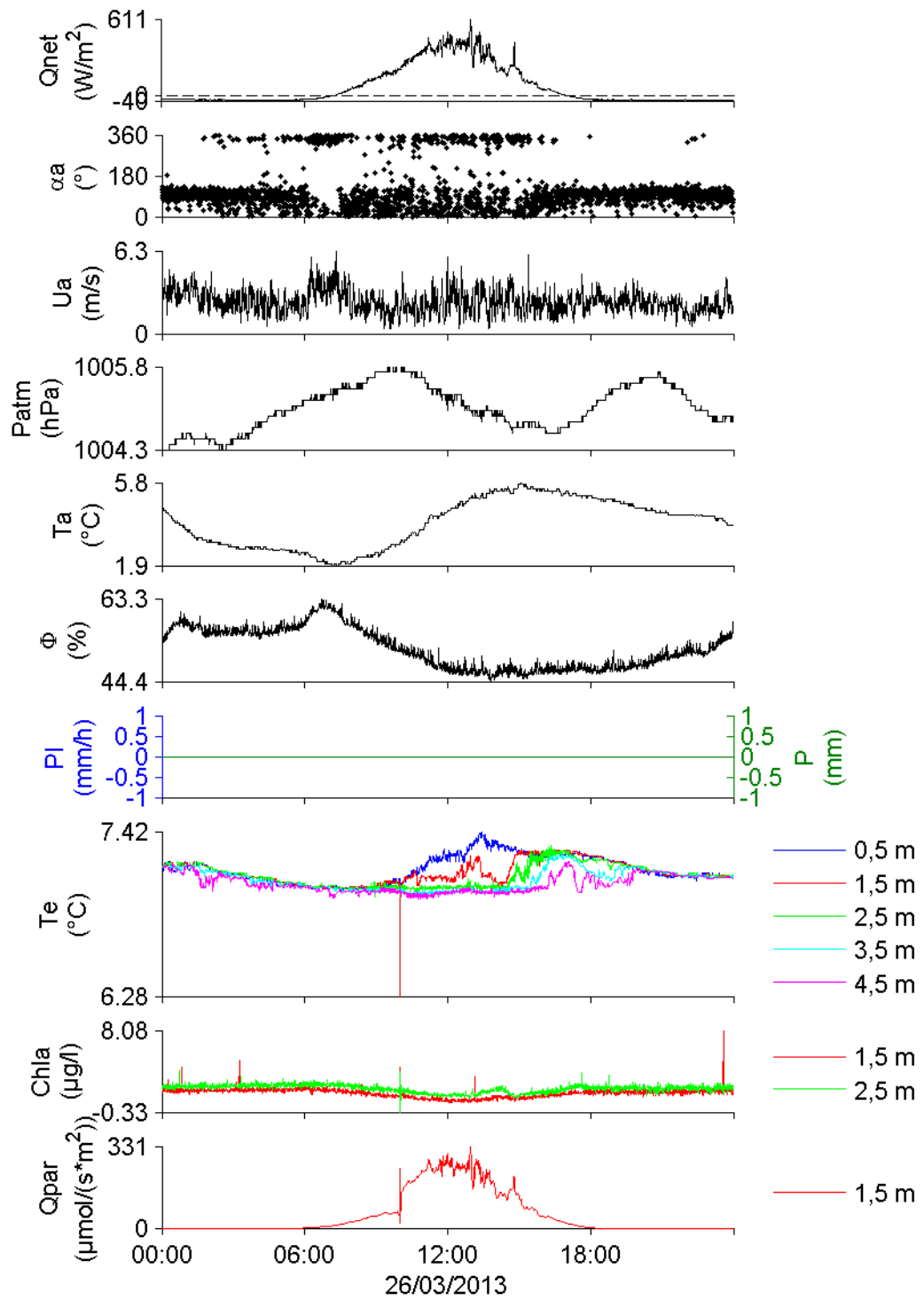


FIGURE C.11 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 26 mars 2013

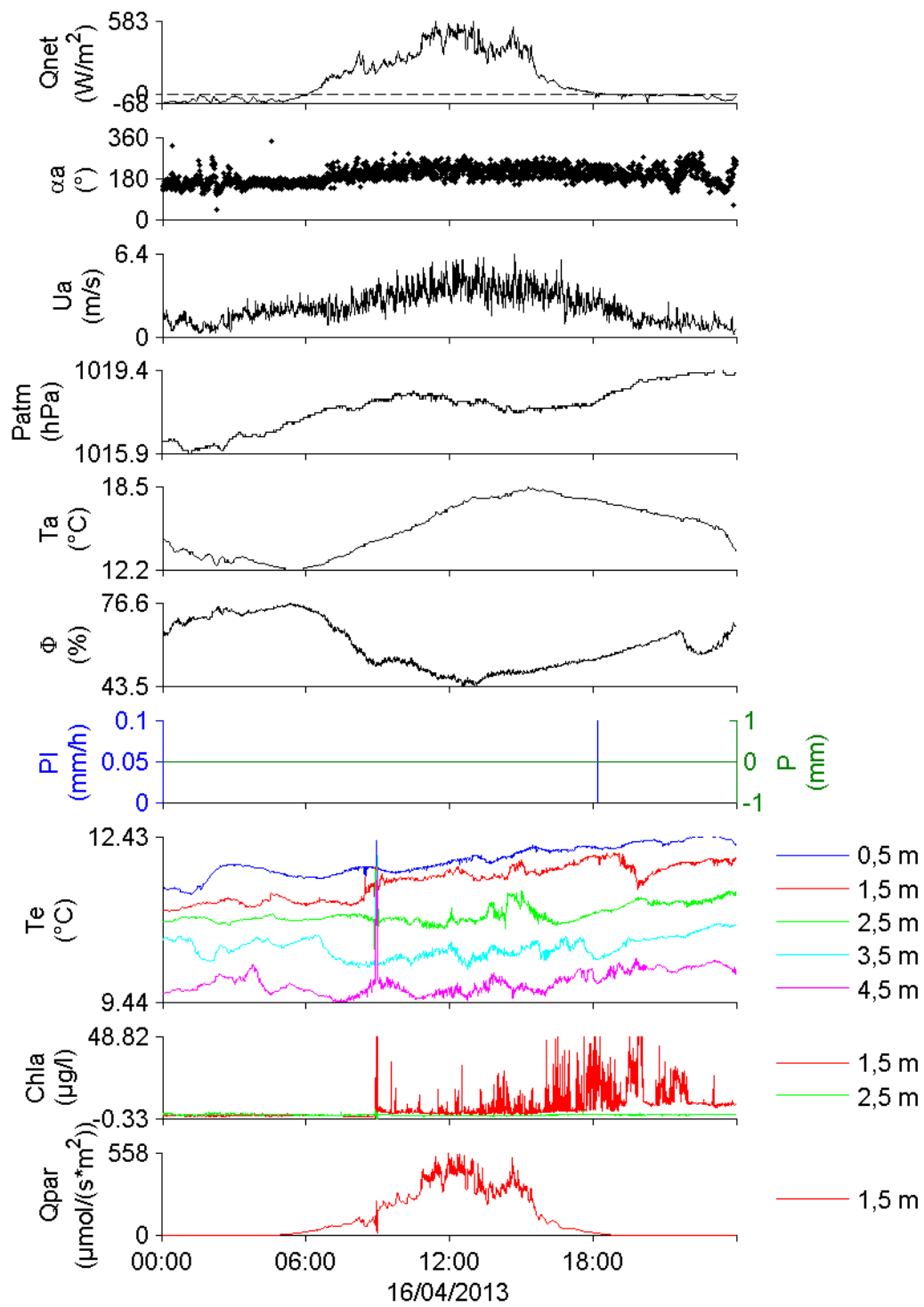


FIGURE C.12 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 16 avril 2013

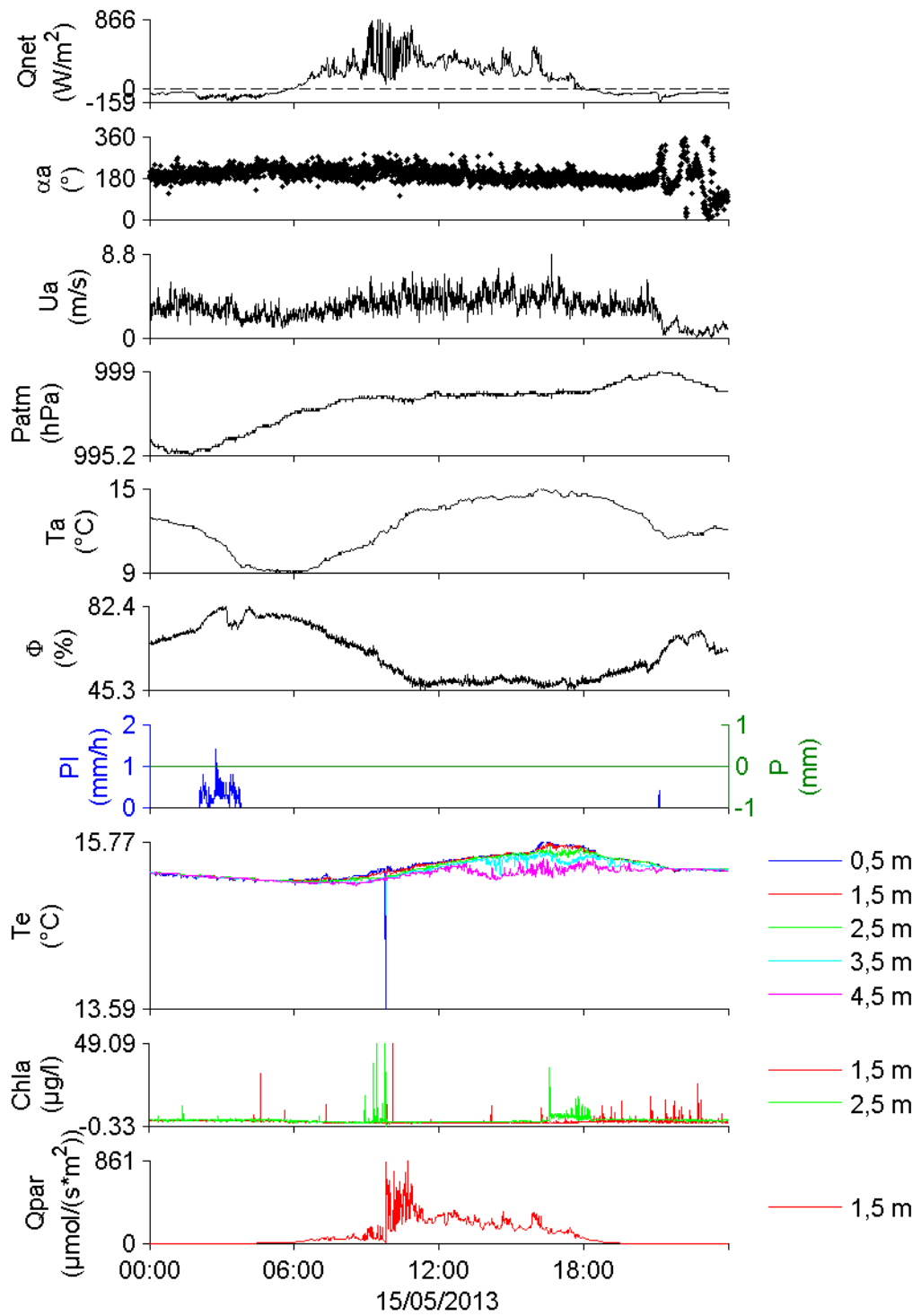


FIGURE C.13 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 15 mai 2013

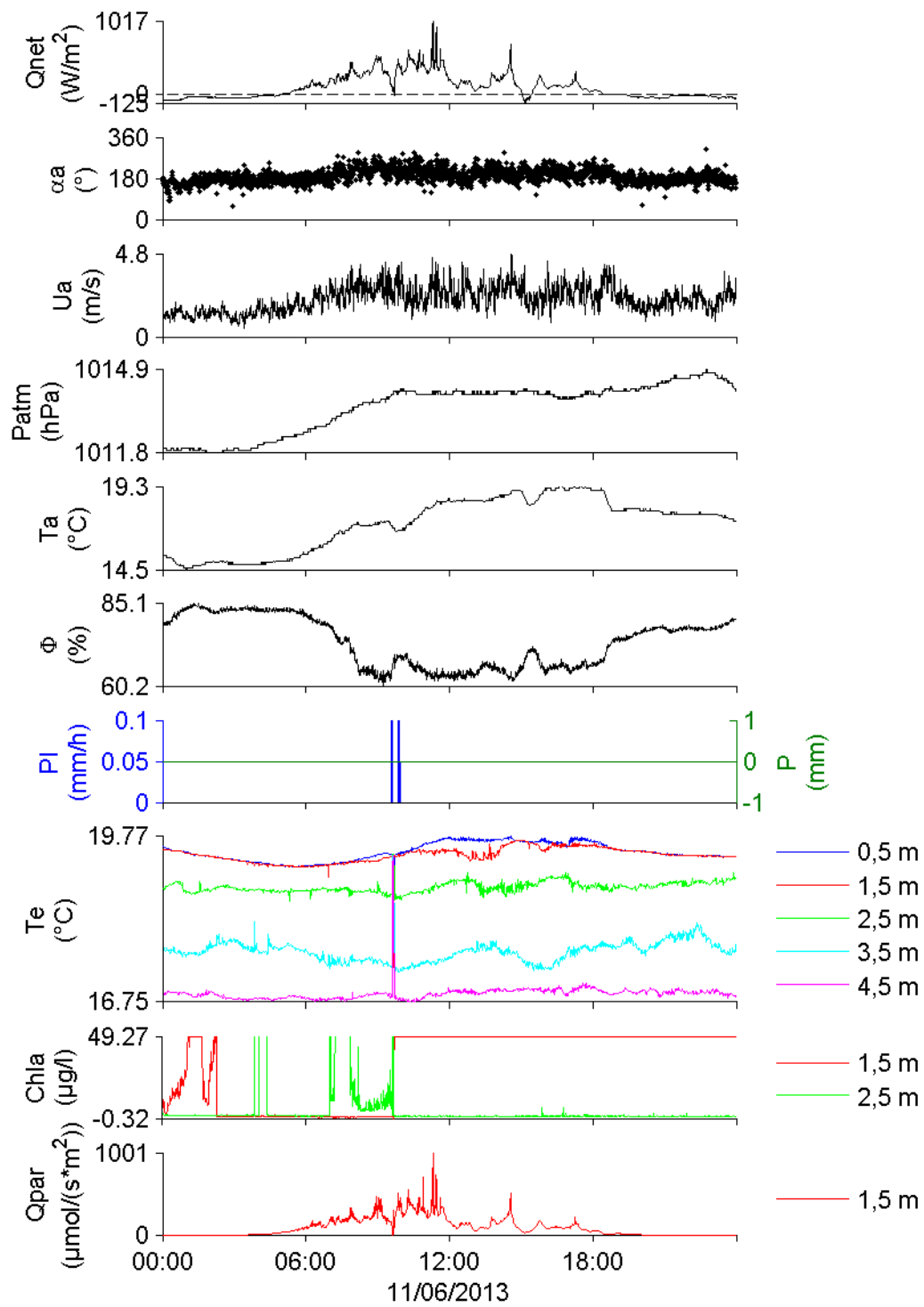


FIGURE C.14 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 11 juin 2013

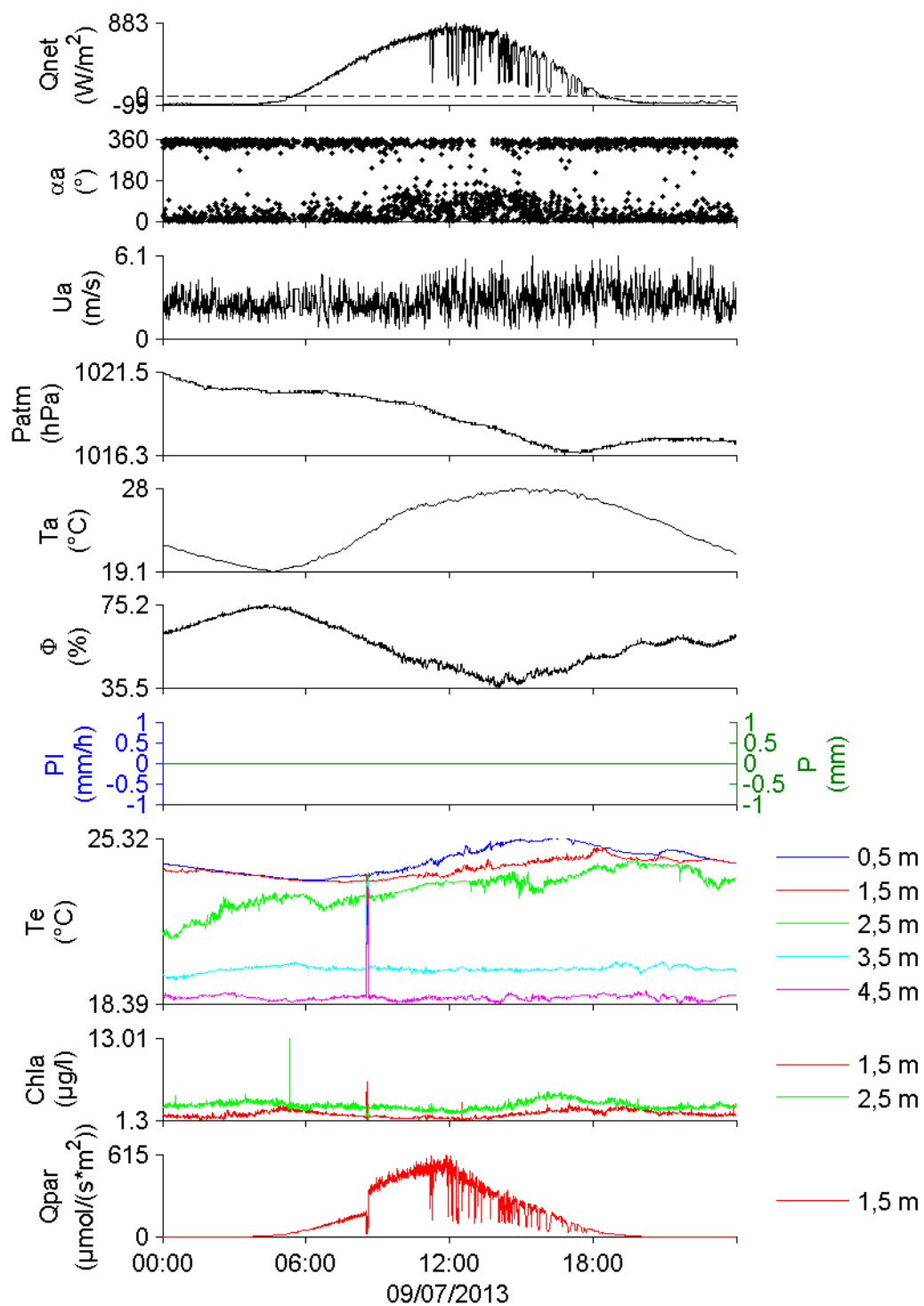


FIGURE C.15 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 9 juillet 2013

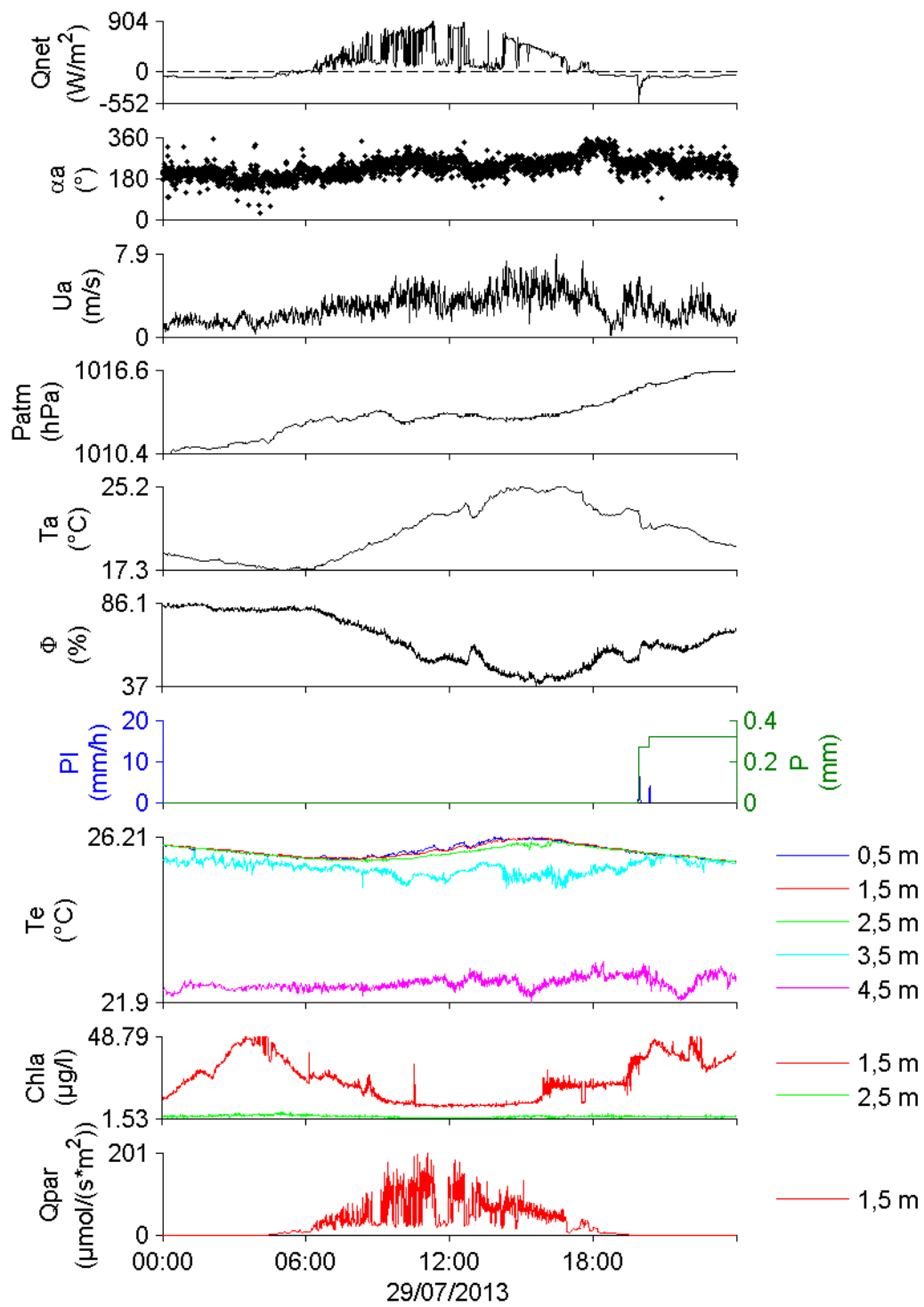


FIGURE C.16 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 29 juillet 2013

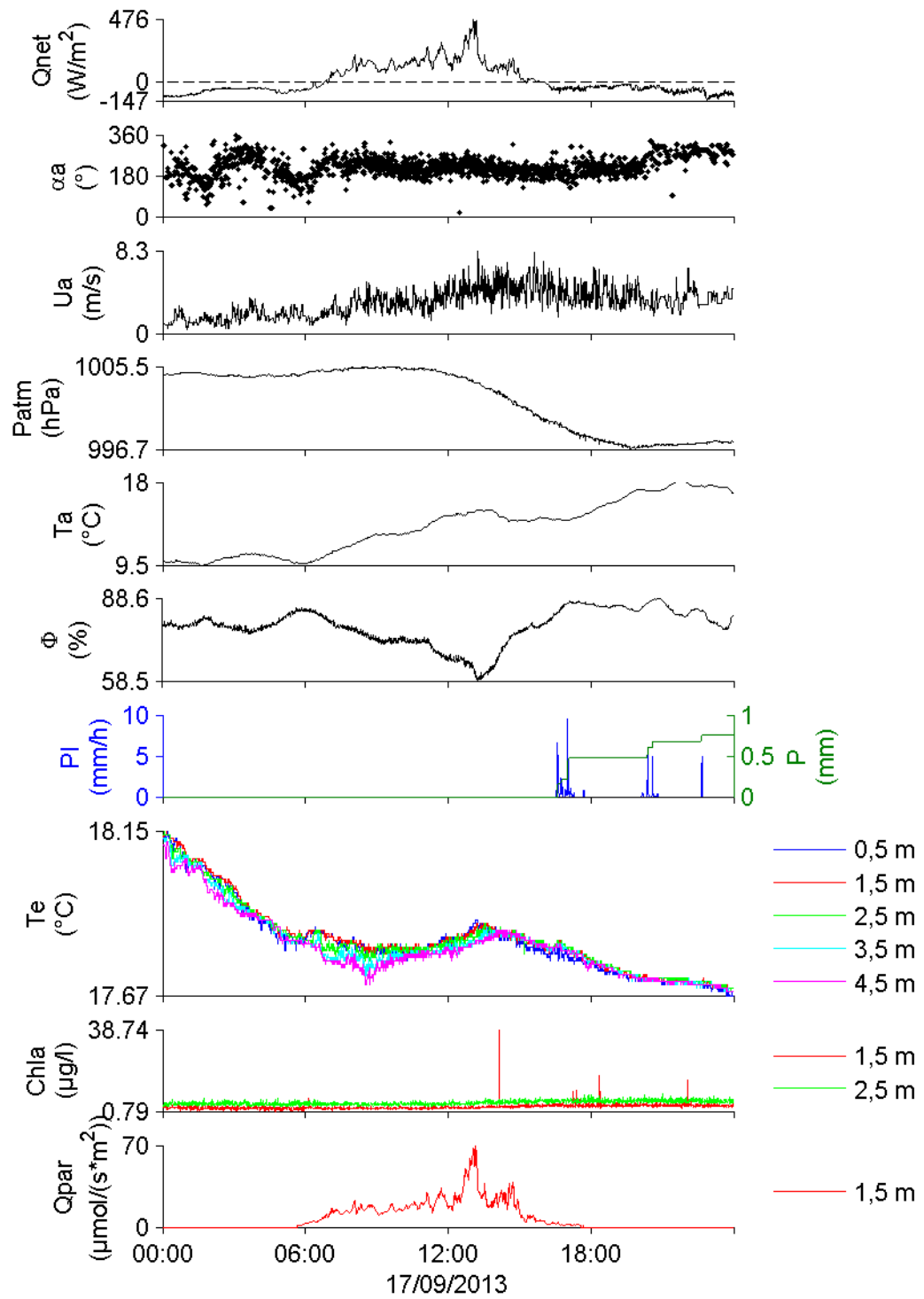


FIGURE C.17 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 17 septembre 2013

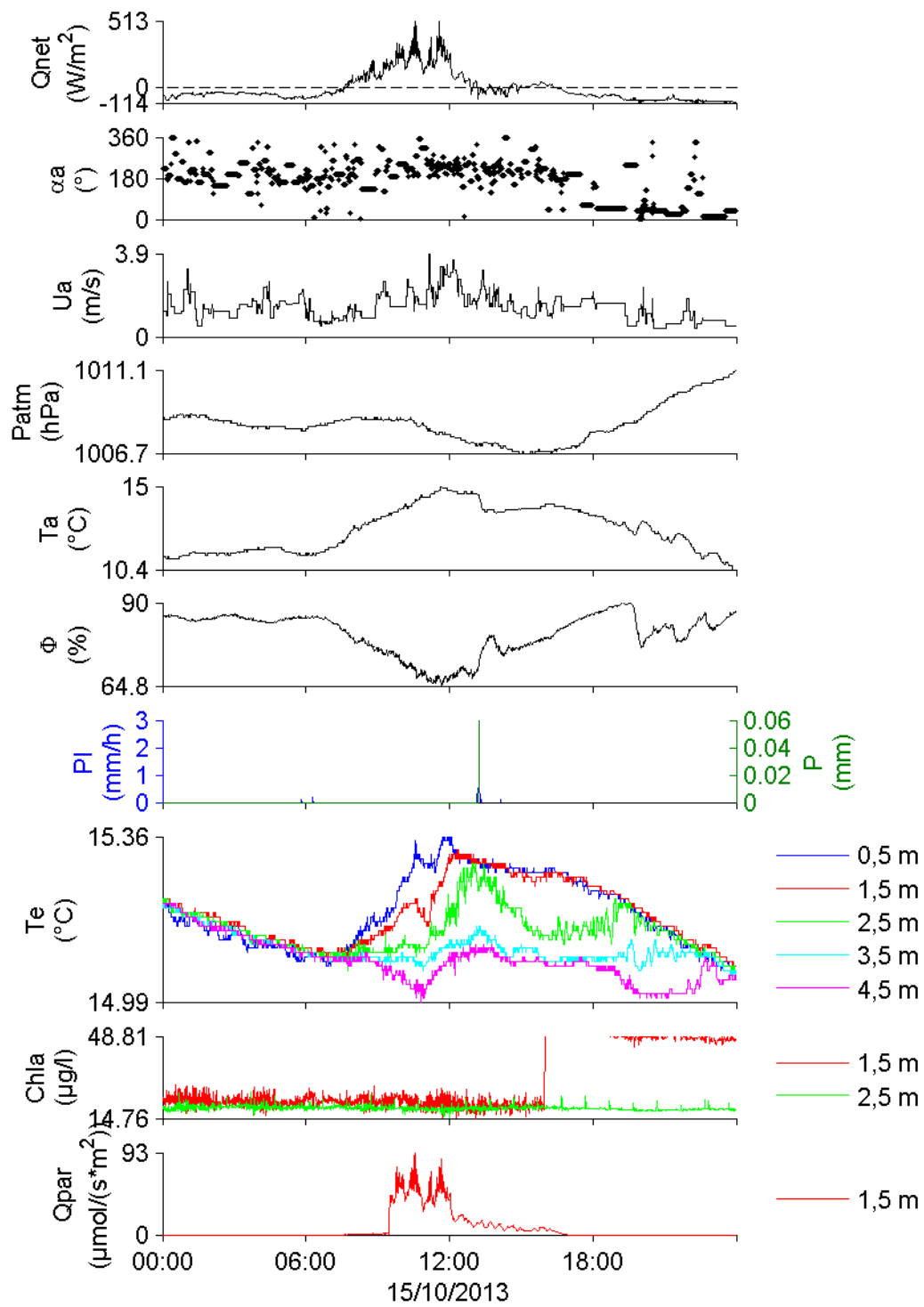


FIGURE C.18 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 15 octobre 2013

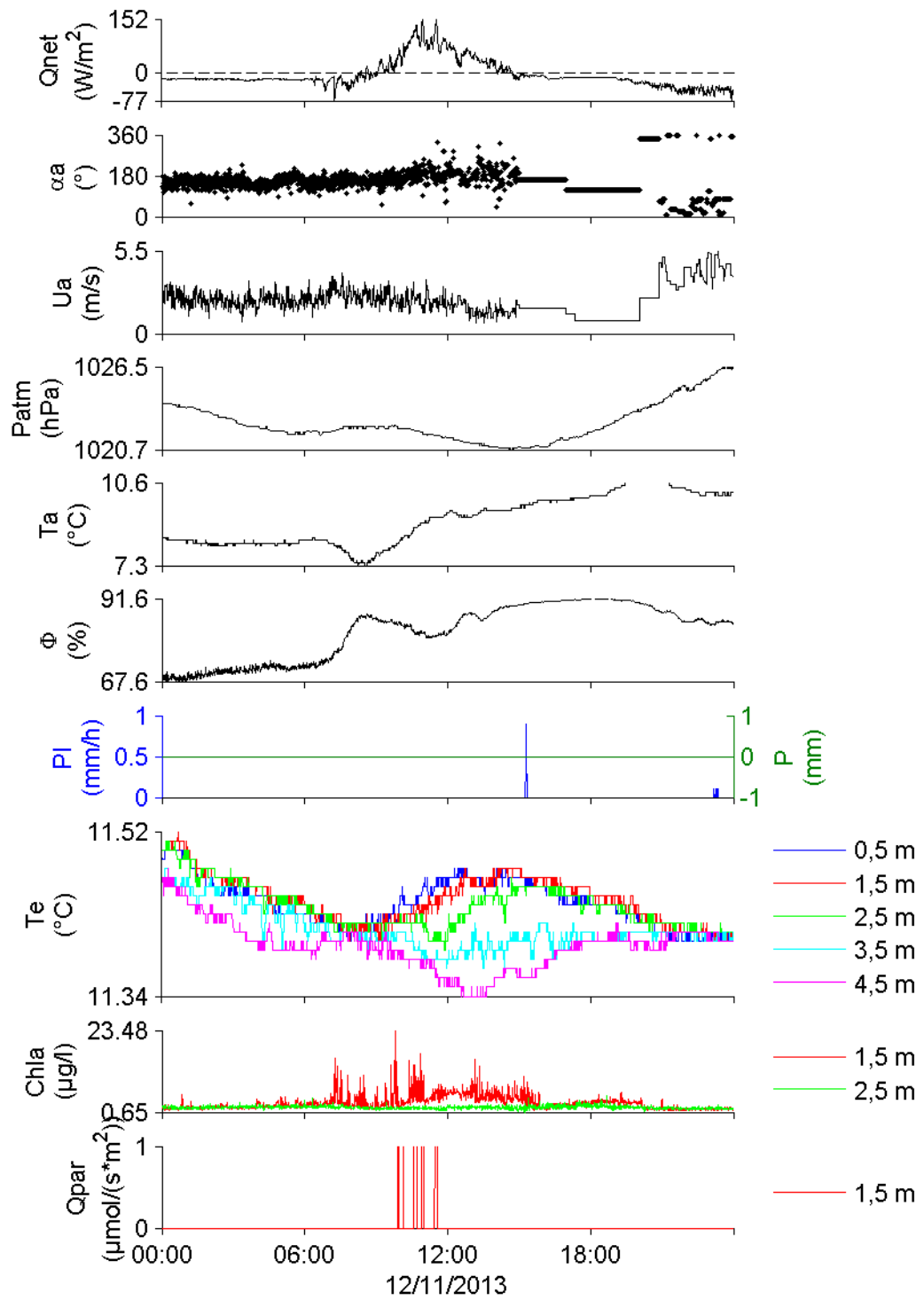


FIGURE C.19 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 12 novembre 2013

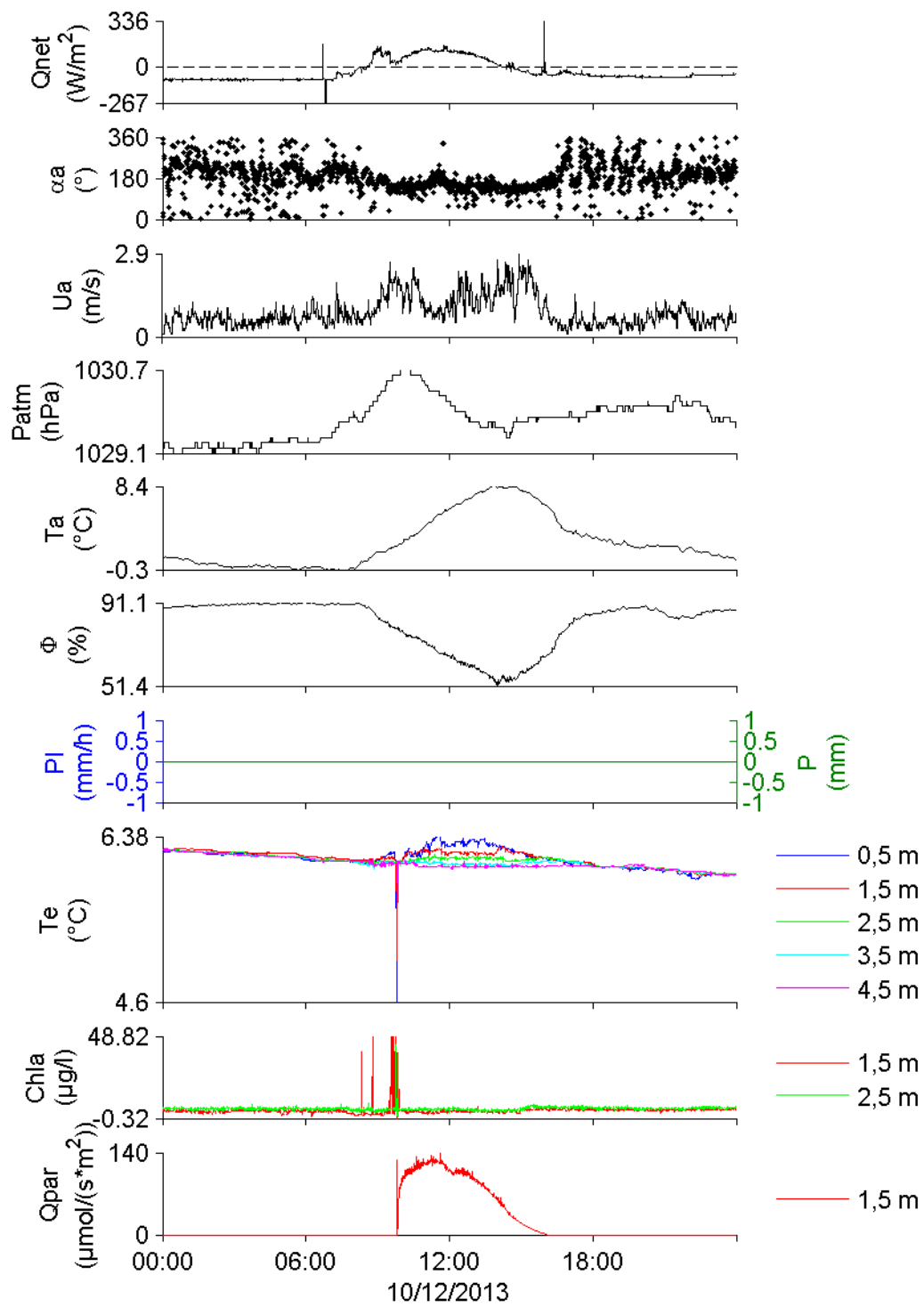


FIGURE C.20 : Mesures enregistrées par la station du lac de Créteil le 10 décembre 2013

Annexe D

Analyse mensuelle des données météorologiques mesurées par la station du lac de Créteil

Cette annexe présente l'analyse mensuelle des données météorologiques mesurées par la station du lac de Créteil.

Pour appréhender la variabilité temporelle de la direction du vent (α), les courbes de distribution mensuelles de α sont présentées sur la figure D.1. Les deux directions principales mises en évidence sur la courbe de distribution complète de la figure 4.2 y sont reportées par les deux lignes tiretées verticales rouges. Une variabilité inter-mensuelle peut être observée. En effet, c'était par exemple un vent du sud qui dominait en février 2014 alors qu'en juin 2014, quatre mois plus tard, c'était un vent du nord. Une variabilité inter-annuelle peut aussi être détectée. Le vent venait par exemple principalement du nord en février 2013 alors qu'il soufflait du sud en février 2014.

Les courbes de distribution mensuelles de la vitesse du vent (U_a) sont aussi présentées sur la figure D.2. Les lignes tiretées verticales y représentent les valeurs médianes mensuelles qui sont présentées dans le tableau D.1 avec les valeurs maximales mensuelles. En 2012 et 2013, la vitesse médiane mensuelle était minimale au mois de septembre et en 2013 et 2014, elle était maximale en février.

Les courbes de distribution mensuelles de la pression atmosphérique (P_{atm}) sont aussi présentées sur la figure D.3. Les lignes tiretées verticales représentent les valeurs médianes mensuelles qui sont présentées dans les tableaux D.2 et D.3 avec les valeurs minimales et maximales mensuelles. Les courbes de distribution mensuelles sont plus étendues en hiver qu'en été suggérant un temps plus stable en été qu'en hiver.

Les courbes de distribution mensuelles de la température de l'air (T_a) sont aussi présentées sur la figure D.4. Les lignes tiretées verticales représentent les valeurs médianes mensuelles qui sont présentées dans le tableau D.4 avec les valeurs minimales et maximales mensuelles. En se basant sur les valeurs médianes, l'été 2013 était plus chaud que l'été 2014 qui était plus chaud que l'été 2012, l'automne 2012 était légèrement plus froid que l'automne 2013, l'hiver 2012-2013 était plus froid que l'hiver 2013-2014 et le

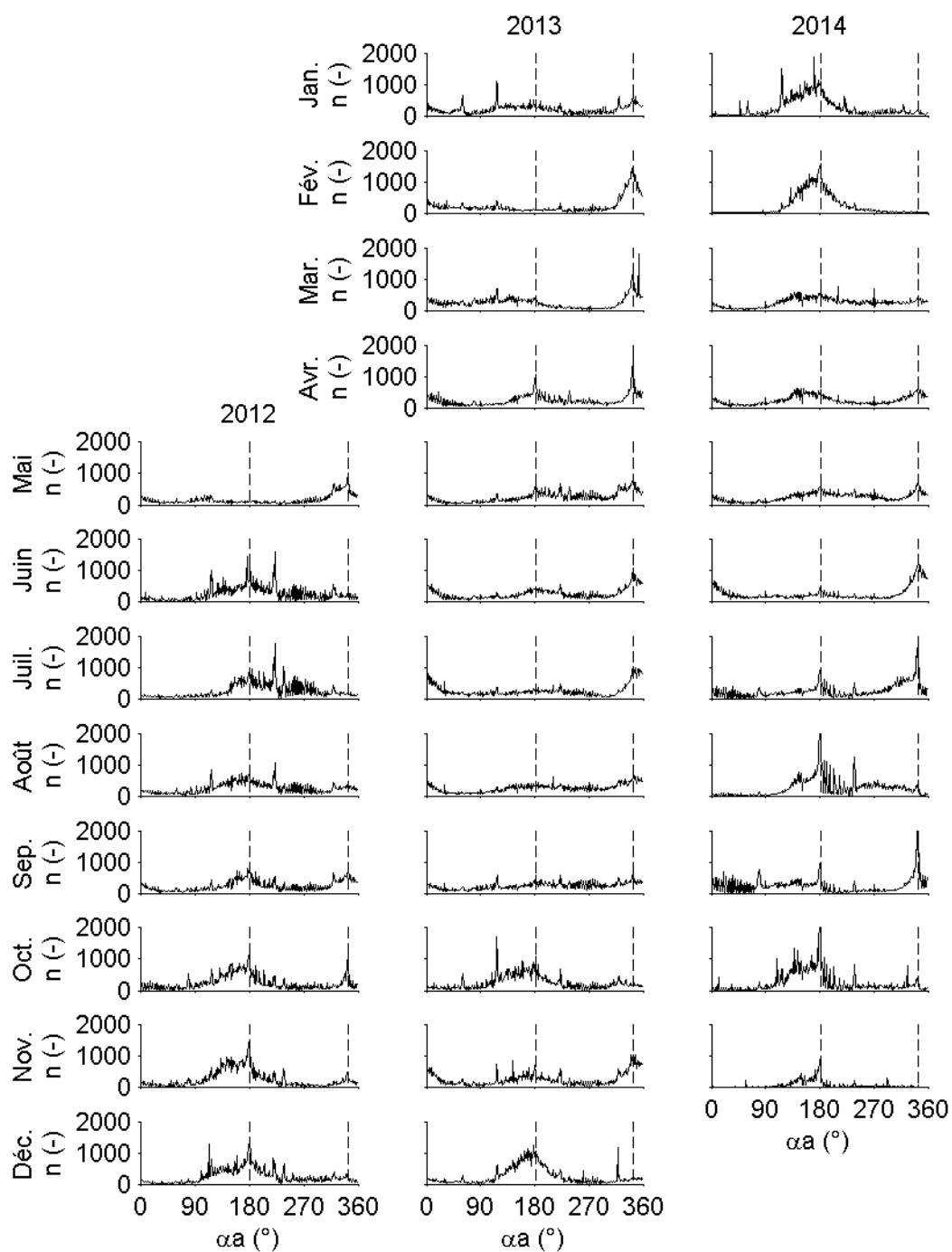


FIGURE D.1 : Courbes de distribution mensuelles de la direction du vent (αa) enregistrée par la station du lac de Créteil

	2012		2013		2014	
	med	max	med	max	med	max
Janvier			2.1	12.2	2.6	11.9
Février			2.9	13.1	3.0	14.1
Mars			2.5	10.1	1.9	11.4
Avril			2.6	9.9	2.1	10.9
Mai	2.6	13.0	2.4	11.5	2.4	13.4
Juin	2.5	9.5	2.4	11.1	2.2	10.4
Juillet	2.3	8.8	2.2	9.5	2.1	9.3
Août	2.2	9.8	1.9	8.3	2.1	8.6
Septembre	1.9	10.1	1.7	11.1	1.5	8.2
Octobre	2.2	10.5	2.1	11.6	1.8	11.4
Novembre	2.3	11.5	2.7	10.4	2.2	10.4
Décembre	2.7	11.7	1.9	13.0		

TABLE D.1 : Vitesse du vent mensuelle médiane et maximale en m s^{-1} enregistrée par la station du lac de Créteil en 2012, 2013 et 2014

	2012			2013		
	min	med	max	min	med	max
Janvier				997.1	1012.8	1036.6
Février				988.5	1014.5	1026.3
Mars				986.8	1003.5	1022.1
Avril				992.6	1014.0	1026.4
Mai	998.6	1013.9	1031.8	994.7	1010.8	1020.4
Juin	993.9	1011.0	1021.5	1004.3	1013.8	1027.3
Juillet	999.2	1011.8	1024.1	999.0	1016.4	1025.7
Août	1001.4	1012.4	1025.0	1005.2	1014.9	1025.7
Septembre	987.4	1014.1	1025.0	996.7	1012.4	1027.0
Octobre	985.4	1009.5	1019.4	995.2	1010.4	1023.4
Novembre	979.4	1010.1	1027.8	986.0	1015.0	1033.7
Décembre	985.3	1008.9	1024.9	982.0	1022.1	1030.7

TABLE D.2 : Pression atmosphérique mensuelle minimale, médiane et maximale en hPa enregistrée par la station du lac de Créteil en 2012 et 2013

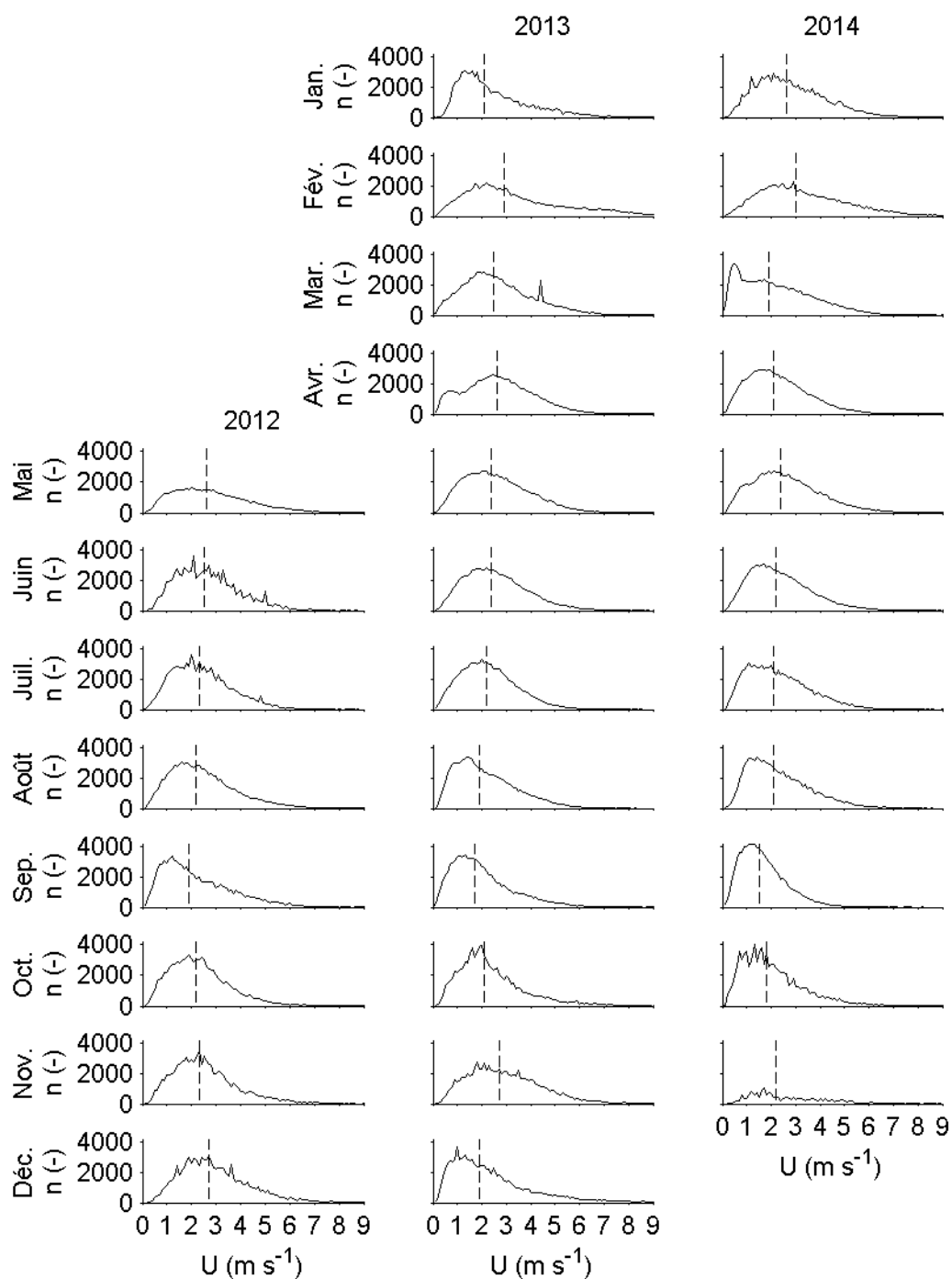


FIGURE D.2 : Courbes de distribution mensuelles de la vitesse du vent (U_a) enregistrée par la station du lac de Créteil

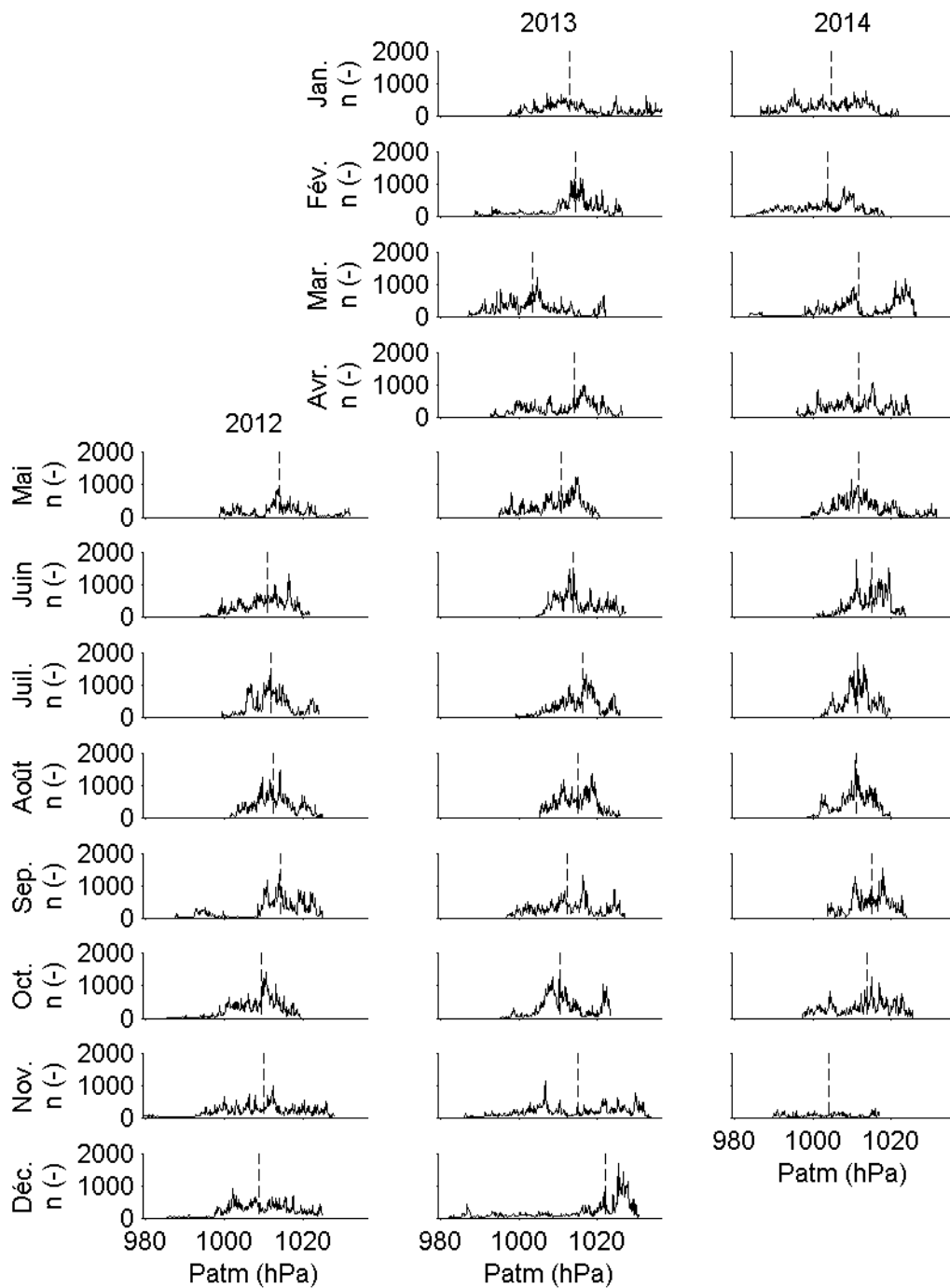


FIGURE D.3 : Courbes de distribution mensuelles de la pression atmosphérique (Patm) enregistrée par la station du lac de Créteil

	2014		
	min	med	max
Janvier	986.5	1004.6	1021.9
Février	983.0	1003.6	1018.0
Mars	983.6	1011.8	1026.4
Avril	995.9	1011.7	1024.9
Mai	997.1	1011.7	1031.5
Juin	1000.9	1014.9	1023.6
Juillet	1002.0	1011.5	1019.7
Août	998.4	1011.1	1019.8
Septembre	1003.7	1014.9	1023.9
Octobre	997.2	1013.8	1025.4
Novembre	989.8	1003.9	1017.0
Décembre			

TABLE D.3 : Pression atmosphérique mensuelle minimale, médiane et maximale en hPa enregistrée par la station du lac de Créteil en 2014

printemps 2013 était plus froid que printemps 2014.

Les courbes de distribution mensuelles de l'humidité relative (Φ) sont aussi présentées sur la figure D.5. Les lignes tiretées verticales représentent les valeurs médianes mensuelles qui sont présentées dans le tableau D.5 avec les valeurs minimales et maximales mensuelles. Les courbes de distribution sont nettement plus étendues et aplaties du mois de février au mois de septembre par rapport aux mois d'octobre à janvier où les valeurs de Φ sont plus souvent plus élevées et variables.

Les cumuls de hauteur et de durée mensuels ainsi que les intensités maximales mensuelles sont enfin présentés tableau D.6.

	2012			2013			2014		
	min	med	max	min	med	max	min	med	max
Janvier				-4.0	5.2	13.6	0.6	7.2	14.0
Février				-3.1	2.9	12.0	1.7	7.7	14.7
Mars				-4.7	5.0	16.1	0.9	9.5	20.7
Avril				0.3	10.2	24.9	5.7	13.1	23.1
Mai	6.8	16.2	27.2	4.3	12.6	21.6	6.9	14.3	24.8
Juin	9.8	16.7	31.4	8.8	17.1	28.5	9.9	18.3	27.4
Juillet	11.0	18.6	31.1	13.4	22.6	33.1	13.1	20.5	34.2
Août	12.6	20.7	37.0	12.8	20.3	34.0	10.1	18.2	27.4
Septembre	7.0	16.0	30.0	9.5	16.8	31.8	10.5	18.5	25.9
Octobre	3.1	13.9	24.0	5.3	15.0	23.7	8.4	14.7	24.0
Novembre	2.1	7.9	15.1	2.0	7.5	17.3	5.1	11.3	20.2
Décembre	-2.6	7.2	14.3	-2.0	6.7	13.9			

TABLE D.4 : Température de l'air mensuelle minimale, médiane et maximale en °C enregistrée par la station du lac de Créteil en 2012, 2013 et 2014

	2012			2013			2014		
	min	med	max	min	med	max	min	med	max
Janvier				47.4	83.6	93.8	49.3	79.1	92.9
Février				42.1	76.5	95.1	43.8	72.9	92.2
Mars				37.1	67.6	94.5	23.0	63.6	90.6
Avril				24.8	59.8	89.3	19.6	62.2	90.9
Mai	28.1	61.7	94.3	35.6	69.9	94.4	26.9	66.3	89.7
Juin	37.8	71.7	96.3	27.6	67.0	92.4	29.2	59.3	89.7
Juillet	23.6	63.9	94.3	29.1	59.9	89.6	24.7	67.2	91.9
Août	21.5	57.7	91.7	24.8	58.6	90.4	32.0	68.6	91.4
Septembre	16.9	68.1	92.7	24.7	71.8	93.0	30.1	66.7	91.7
Octobre	42.9	81.7	95.9	40.7	78.1	93.5	37.6	78.0	92.0
Novembre	48.1	84.5	95.3	45.8	77.3	92.5	50.8	77.3	89.2
Décembre	44.4	80.2	94.7	46.8	78.7	91.4			

TABLE D.5 : Humidité relative mensuelle minimale, médiane et maximale en % enregistrée par la station du lac de Créteil en 2012, 2013 et 2014

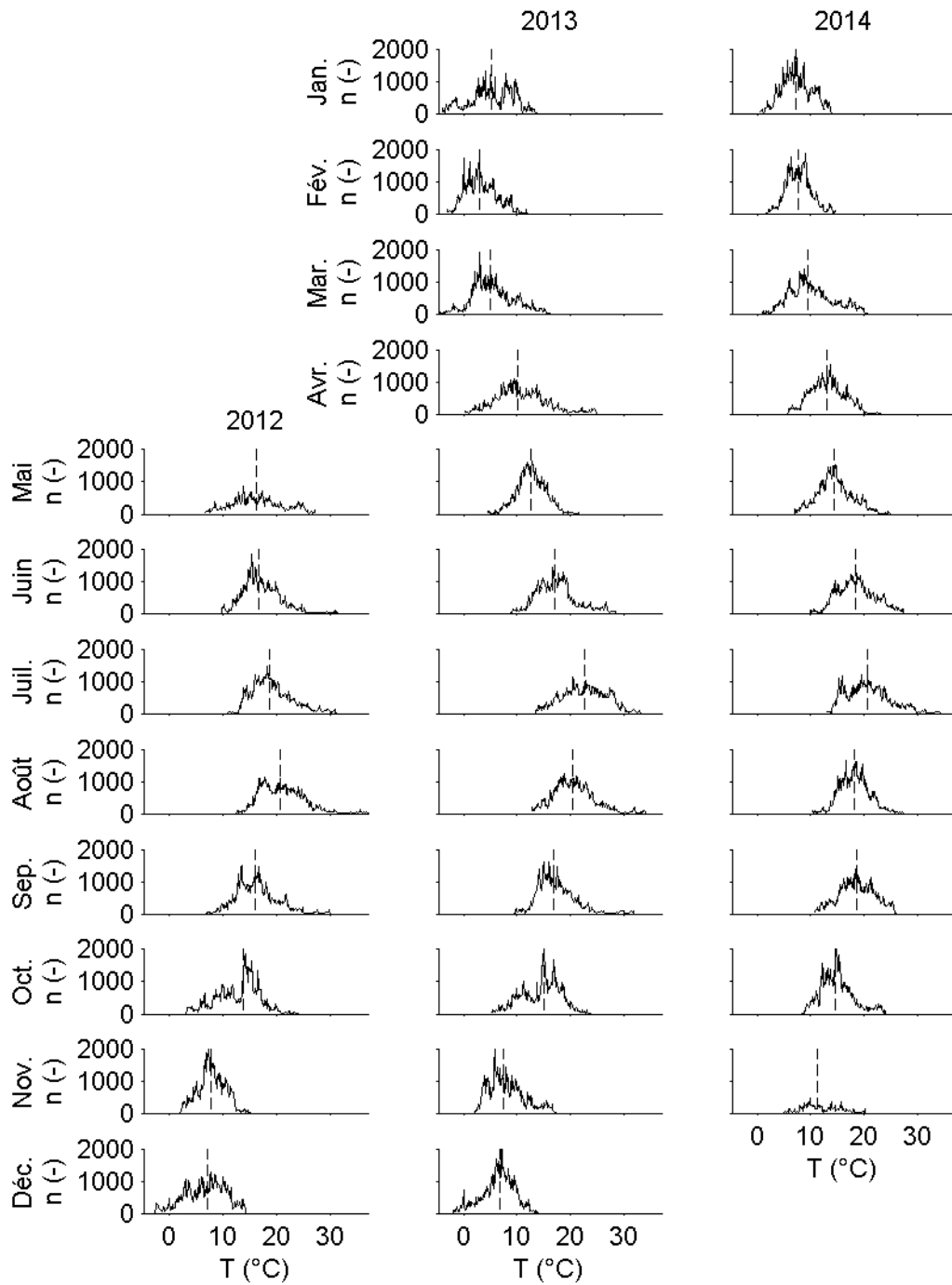


FIGURE D.4 : Courbes de distribution mensuelles de la température de l'air (T_a) enregistrée par la station du lac de Créteil

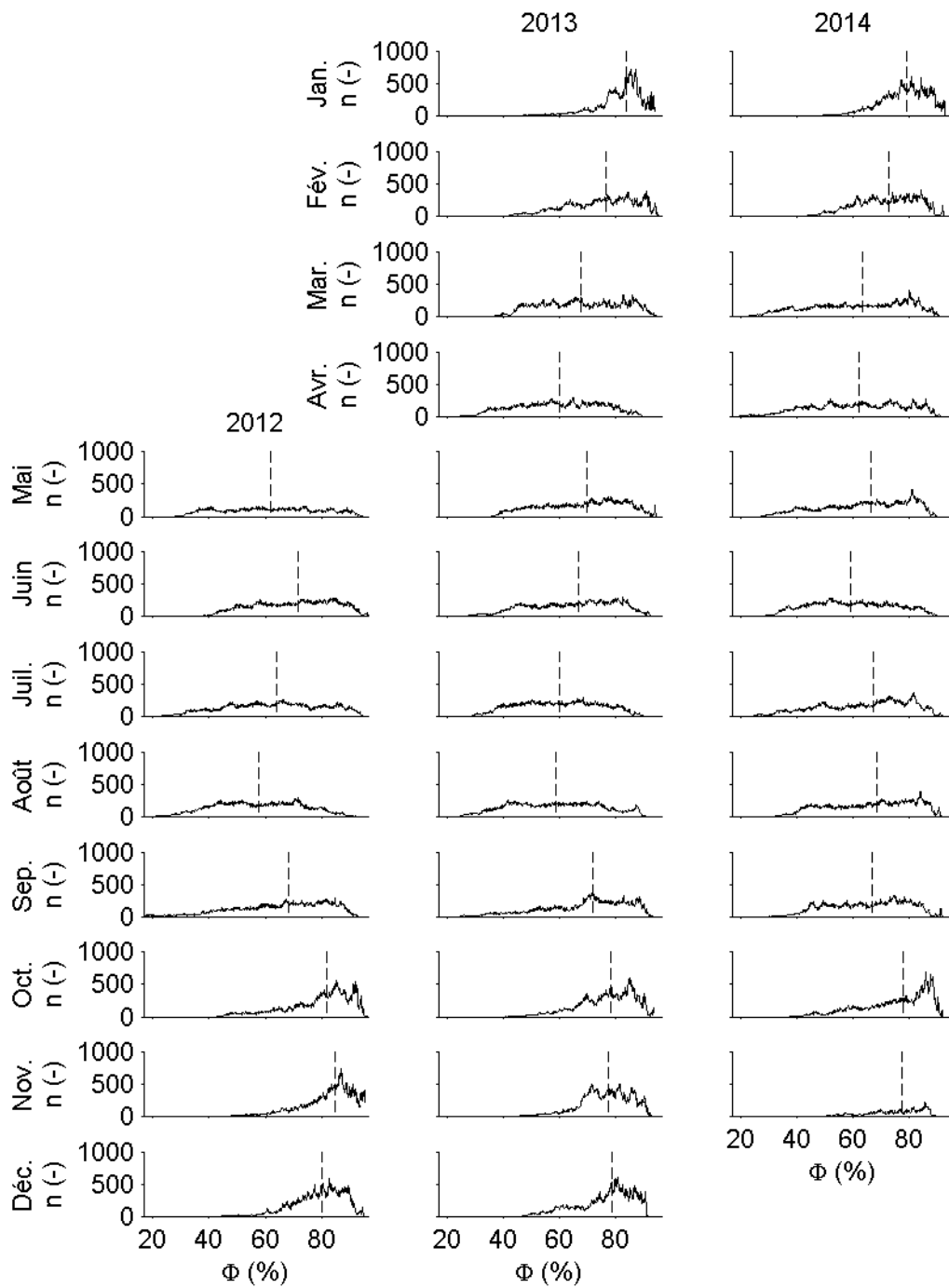


FIGURE D.5 : Courbes de distribution mensuelles de l'humidité relative (Φ) enregistrée par la station du lac de Créteil

	P (mm)	PD	PI _{max} (mm/h)
Mai 2012	95.63	0 j 17 h 44 min 30s	98.2
Juin 2012	57.55	1 j 08h 35 min 50s	93.2
Juillet 2012	51.72	1 j 02 h 11 min 40 s	113.8
Août 2012	4.93	0 j 05 h 49 min 00 s	40.2
Septembre 2012	29.16	0 j 19 h 07 min 00 s	67.1
Octobre 2012	50.64	1 j 13 h 46 min 50 s	61.8
Novembre 2012	20.93	0 j 19 h 59 min 30 s	57.9
Décembre 2012	31.90	1 j 18 h 15 min 30 s	84.3
Janvier 2013	8.59	0 j 18 h 12 min 00 s	8.7
Février 2013	19.69	1 j 00 h 58 min 50 s	18.9
Mars 2013	26.34	0 j 23 h 54 min 30 s	68.2
Avril 2013	18.17	0 j 17 h 51 min 50 s	52.2
Mai 2013	53.68	2 j 01 h 08 min 40 s	63.0
Juin 2013	69.90	1 j 01 h 24 min 50 s	88.2
Juillet 2013	30.57	0 j 07 h 12 min 40 s	75.3
Août 2013	29.40	0 j 22 h 47 min 40 s	43.4
Septembre 2013	34.05	0 j 15 h 53 min 10 s	87.4
Octobre 2013	32.32	0 j 20 h 28 min 20 s	52.3
Novembre 2013	43.97	1 j 12 h 39 min 20 s	32.6
Décembre 2013	25.66	1 j 08 h 37 min 40 s	73.5
Janvier 2014	14.19	1 j 12 h 13 min 00 s	21.7
Février 2014	37.71	1 j 15 h 23 min 10 s	42.6
Mars 2014	6.45	0 j 06 h 40 min 10 s	15.8
Avril 2014	27.43	0 j 17 h 54 min 50 s	85.1
Mai 2014	51.05	1 j 10 h 03 min 50 s	32.4
Juin 2014	59.90	0 j 23 h 37 min 50 s	101.0
Juillet 2014	82.77	1 j 18 h 50 min 10 s	111.3
Août 2014	53.03	1 j 03 h 59 min 10 s	93.7
Septembre 2014	6.46	0 j 04 h 44 min 40 s	45.5
Octobre 2014	26.23	0 j 23 h 59 min 30 s	28.1
Novembre 2014	9.86	0 j 10 h 24 min 40 s	38.4

TABLE D.6 : Cumuls mensuels de la hauteur de précipitation (P), de la durée de précipitation (PD), de l'intensité de précipitation maximale (PI_{max}) enregistrés par la station du lac de Créteil en 2012, 2013 et 2014

Annexe E

Collaborations scientifiques

Durant ma thèse, j'ai participé à plusieurs collaborations scientifiques dans le cadre de différents projets de recherche.

De 2011 à 2015, j'ai pris part à plusieurs activités au sein du projet PULSE (Peri-Urban Lakes, Society and Environment), financé par le programme Changements environnementaux planétaires et sociétés (CEPS) de l'Agence nationale de la recherche (ANR). Ce projet, dont le LEESU (Laboratoire eau environnement et systèmes urbains) était l'un des partenaires, était coordonné par le laboratoire iEES Paris (Institut d'écologie et des sciences de l'environnement de Paris, G. Lacroix). Outre les activités strictement liées à ma thèse telles que l'acquisition de données dans le lac de Créteil et la mise en œuvre du modèle hydrodynamique tridimensionnel de ce lac, présenté dans le chapitre 4 de cette thèse (Soulignac et al., 2017b), j'ai également contribué à l'étude de la variabilité spatio-temporelle de la structure des communautés bactériennes dans 49 lacs d'Ile-de-France et à la modélisation tridimensionnelle de l'impact des apports d'un déversoir d'orage sur la dynamique spatio-temporelle de la contamination en *Escherichia coli* dans le lac de Créteil.

J'ai collaboré également, entre 2013 et 2017, à un projet de recherche en partenariat entre le LEESU et le CARTELE (Centre alpin de recherche sur les réseaux trophiques des écosystèmes limniques), sur la modélisation unidimensionnelle verticale du phytoplancton dans le lac du Bourget.

En 2016, j'ai aussi travaillé en collaboration avec le pôle Hydroécologie des plans d'eau d'Aix-en-Provence pour estimer la variabilité de l'évaluation de l'état écologique des plans d'eau français dans le cadre de la directive européenne sur l'eau (DCE)

J'ai participé à une analyse comparative multi-lac du modèle unidimensionnel vertical General Lake Model (GLM) conduite par l'Université de l'Australie de l'Ouest (University of Western Australia, Louise Bruce).

Enfin, je participe depuis 2016 à un projet mené par le LEESU, partenaire du projet ANR OSS-Cyano sur la modélisation tridimensionnelle des cyanobactéries dans le petit lac urbain de de Champs-sur-Marne.

Variabilité spatio-temporelle de la structure des communautés bactériennes dans 49 lacs d'Ile-de-France

Dans le cadre du projet PULSE, les variabilités spatio-temporelles de la structure des communautés bactériennes ont été étudiées dans 49 lacs d'Ile-de-France. Les résultats ont été publiés dans un article intitulé "Neutral community model explains the bacterial community assembly in freshwater lakes" et paru en 2015 dans le journal FEMS Microbiology Ecology (Roguet et al., 2015).

J'ai participé aux campagnes de mesure sur 49 plans d'eau en juillet 2012 et en juillet 2013. J'ai également participé aux campagnes mensuelles sur le lac de Créteil entre décembre 2011 et décembre 2013 (25 sorties terrains). Plus précisément, j'étais en charge de réaliser les profils de température. J'ai aussi réalisé un travail d'analyse des données qui a consisté à discriminer les sites et les jours stratifiés et non stratifiés dans le but de faire le lien avec de potentielles hétérogénéités spatio-temporelles dans la structure des communautés bactériennes.

Les résultats sur le lac de Créteil ont montré qu'il n'y avait pas d'hétérogénéités horizontales significatives le long du transect, qu'il n'y avait pas d'impact évident du déversoir d'orage sur la structure des communautés bactériennes et qu'il n'y avait pas non plus de variabilité verticale au point central le plus profond. Cependant, les variabilités temporelles à l'échelle mensuelle observées sur la structure des communautés bactériennes ont pu être expliquées par les variations de température.

Modélisation tridimensionnelle des apports en *Escherichia coli* par un déversoir d'orage dans le lac de Créteil

L'objectif de cette étude, également dans le cadre du projet PULSE, était de simuler l'impact du déversoir d'orage qui draine un bassin versant très urbanisé de 100 ha se rejetant dans le lac de Créteil, sur l'évolution spatio-temporelle des concentrations en *Escherichia coli*. Les simulations numériques reproduisent bien les différences de concentrations mesurées en trois points du lac. Les résultats du modèle montrent aussi qu'il y a une zone du lac qui est plus exposée à l'impact du déversoir d'orage, avec des concentrations en *E. coli* élevées sur la période étudiée de juin à décembre 2014.

Pour la réalisation de cette étude, j'ai participé aux campagnes de mesure par temps de pluie pour collecter les échantillons d'eau nécessaires aux différentes analyses, notamment à la mesure des concentrations en *E. coli*. J'ai réalisé les simulations numériques du déplacement du panache d'*E. coli* dans le lac. J'ai présenté les résultats de cette étude sous forme d'une communication orale à la conférence "Symposium for European Freshwater Science" en 2015 à Genève dans la session "Modelling in freshwater ecosystems".

Modélisation unidimensionnelle verticale du phytoplancton dans le lac du Bourget

Le projet PHYCL, mené en partenariat entre CARRTEL et le LEESU, avait pour objectif de simuler la succession des espèces phytoplanctoniques majoritairement présentes dans le lac du Bourget en portant une attention particulière à la cyanobactérie *Planktotrix Rubescens*. Par rapport à d'autres études de modélisation de la dynamique du phytoplancton, le modèle mis au point est basé sur la modélisation des traits caractéristiques des différents groupes phytoplanctoniques. Le modèle présente de bonnes performances pour reproduire les mesures de température et de concentration en phosphore minéral dissous, et des performances intermédiaires pour reproduire l'abondance en phytoplancton. Le modèle a été utilisé pour tenter d'apporter une explication à la disparition de *P. Rubescens* en 2010 et d'identifier les facteurs déterminants.

Les résultats des simulations numériques montrent que le niveau d'abondance de cette espèce avant le démarrage de la stratification thermique est déterminant dans son abondance et sa capacité à se développer pendant la période de croissance. J'ai participé à la construction du modèle unidimensionnel vertical, General Ocean Turbulence Model (GOTM), qui a été couplé au modèle biogéochimique. Plus spécifiquement, j'ai travaillé sur l'atténuation de la lumière dans la colonne d'eau à partir de données *in situ* pour reproduire la thermique du lac. Les résultats ont été publiés dans un article intitulé "Modelling the plankton groups of the deep, peri-alpine Lake Bourget" et publié dans le journal "Ecological Modelling" (Kerimoglu et al., 2017).

Variabilité de l'évaluation de l'état écologique des plans d'eau français dans le cadre de la DCE

Dans cette collaboration, j'ai analysé la base de données des lacs suivis dans le cadre de la DCE. Certains plans d'eau ont été échantillonnés plusieurs fois dans les fenêtres temporelles recommandées par la DCE comme les retenues de Villesrest et de Naussac, plusieurs lacs ont aussi été suivis en différents points comme la retenue de Bimont et d'autres plans d'eau ont été échantillonnés plus d'une année sur un plan de gestion de six ans. J'ai donc pu estimer trois types de variabilité de l'évaluation de l'état écologique des plans d'eau français conformément au protocole DCE.

Par exemple, 10 plans d'eau sur 35, soit environ 30%, présentent une variabilité de l'état écologique basé sur la concentration en chlorophylle-a (Chla) liée au choix des dates des campagnes de mesure. Sur le plan de gestion 2010-2015, 41 lacs sur 73, soit environ 50%, présentent une variabilité interannuelle sur la base de la variable Chla. Les résultats de cette étude, regroupés dans Souignac et al. (2017a), montrent que notre évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau peut être biaisée par le choix i) des dates des prélèvements, ii) de la station d'échantillonnage et iii) de l'année.

Analyse comparative multi-lac du modèle unidimensionnel vertical General Lake Model (GLM)

Dans ce projet conduit par l'Université de l'Australie de l'Ouest, chaque contributeur est responsable d'un site d'étude, dans mon cas le Léman. J'ai rassemblé et validé les données de forçage (météorologiques et hydrologiques) nécessaires à la réalisation des simulations numériques du Léman ainsi que les profils de température au point central (SHL2) nécessaires à l'évaluation des performances du modèle. Dans un deuxième temps, j'ai validé les résultats des simulations numériques du Léman. Ce travail a fait l'objet d'un article intitulé "A multi-lake comparative analysis of the General Lake Model (GLM) : Stress-testing across a global observatory network" qui est accepté dans la revue "Environmental Modeling and Software".

Modélisation tridimensionnelle des cyanobactéries dans le lac de Champs-sur-Marne

L'un des objectifs du projet OSS-Cyano est de fournir un modèle tridimensionnel hydrodynamique et écologique capable de prédire le développement à court-terme de l'abondance en cyanobactéries dans le lac de Champs-sur-Marne. L'accent a été mis sur le développement des cyanobactéries particulièrement problématique pendant l'été. Le modèle hydrodynamique reproduit très bien le caractère polymictique du lac, avec l'alternance entre des épisodes de stratification thermique et des mélanges complets. La biomasse phytoplanctonique est aussi bien reproduite par le modèle écologique et le développement des cyanobactéries est aussi plutôt bien simulé par le modèle.

Dès le début de ce projet, j'ai participé à la mise en place du modèle hydrodynamique en apportant mon expertise sur le module Delft3D-FLOW qui a été utilisé. J'ai aussi ensuite apporté mon aide sur le module écologique Delft3D-ECO pour intégrer les processus biogéochimiques au modèle. Les résultats de ce travail ont été présentés dans une communication orale pendant le congrès SimHydro en juin 2017 et ont fait l'objet d'un article intitulé "Modelling short-term cyanobacterial dynamics in a small urban lake using a coupled hydrodynamic-ecological three-dimensional model" qui est en révision dans la revue "La Houille blanche".



RESEARCH ARTICLE

Neutral community model explains the bacterial community assembly in freshwater lakes

Adélaïde Roguet^{1,*}, Grégory S. Laigle¹, Claire Thierial¹, Adèle Bressy¹, Frédéric Soullignac¹, Arnaud Catherine², Gérard Lacroix^{3,4}, Ludwig Jardillier⁵, Céline Bonhomme¹, Thomas Z. Lerch⁶ and Françoise S. Lucas¹

¹Laboratoire Eau Environnement et Systèmes Urbains (UMR MA 102), Université Paris-Est, AgroParisTech, Faculté des Sciences et Technologie, 61 avenue du Général de Gaulle, FR 94000 Créteil, France, ²Unité Molécules de Communication et Adaptation des Micro-organismes (UMR 7245), Sorbonne Université, Muséum National d'Histoire Naturelle, Case 39, 57 rue Cuvier, FR 75005 Paris, France, ³Institute of Ecology and Environmental Sciences of Paris (UMR 7618 [UPMC, UPEC, Paris Diderot, CNRS, IRD, INRA]), Université Pierre et Marie Curie, Bâtiment A, 7 quai St Bernard, FR 75005 Paris, France, ⁴CEREEP–Ecotron Ile De France (UMS 3194 [CNRS, ENS]), Ecole Normale Supérieure, 78 rue du Château, 77140 St-Pierre-lès-Nemours, France, ⁵Écologie Systématique Évolution, Univ. Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 91400, Orsay, France and ⁶Institute of Ecology and Environmental Sciences of Paris (UMR 7618 [UPMC, UPEC, Paris Diderot, CNRS, IRD, INRA]), Université Paris-Est Créteil, Faculté des Sciences et Technologie, 61 avenue du Général de Gaulle, FR 94000 Créteil, France

*Corresponding author: Laboratoire Eau Environnement et Systèmes Urbains (UMR MA 102), Université Paris-Est, AgroParisTech, Faculté des Sciences et Technologie, 61 avenue du Général de Gaulle, FR 94000 Créteil, France. Tel: +33145171630; E-mail: adelaide.roguet@gmail.com

One sentence summary: At both regional and local scales, the neutral community model appears to be relevant in explaining the bacterial assemblage structure in shallow freshwater lakes located in the Paris area.

Editor: Tillmann Lueders

ABSTRACT

Over the past decade, neutral theory has gained attention and recognition for its capacity to explain bacterial community structure (BCS) in addition to deterministic processes. However, no clear consensus has been drawn so far on their relative importance. In a metacommunity analysis, we explored at the regional and local scale the effects of these processes on the bacterial community assembly within the water column of 49 freshwater lakes. The BCS was assessed using terminal restriction fragment length polymorphism (T-RFLP) of the 16S rRNA genes. At the regional scales, results indicated that the neutral community model well predicted the spatial community structure ($R^2_{\text{mean}} = 76\%$) compared with the deterministic factors – which explained only a small fraction of the BCS total variance (less than 14%). This suggests that the bacterial compartment was notably driven by stochastic processes, through loss and gain of taxa. At the local scale, the bacterial community appeared to be spatially structured by stochastic processes ($R^2_{\text{mean}} = 65\%$) and temporally governed by the water temperature, a deterministic factor, even if some bacterial taxa were driven by neutral dynamics. Therefore, at both regional and local scales the neutral community model appeared to be relevant in explaining the bacterial assemblage structure.

Keywords: bacterioplankton; community structure; deterministic factors; neutral community model; lake; T-RFLP

INTRODUCTION

One of the key issues in microbial ecology is to identify and quantify ecological processes that drive bacterial community assembly in aquatic environments. Freshwater bacterial communities appear to be shaped by environmental conditions or dispersal-related processes (e.g. Martiny *et al.* 2006; Lindström and Langenheder 2012). Taxa selection by local environmental conditions was suggested to be the main mechanism controlling aquatic bacterial biogeography (e.g. Beisner *et al.* 2006; Langenheder and Ragnarsson 2007; van der Gucht *et al.* 2007). Environmental factors, such as water temperature, osmotic conditions or nutrient availability, are known to shape the bacterial community at the regional and local scale (e.g. Muylaert *et al.* 2002; Yannarell and Triplett 2004, 2005; Kent *et al.* 2007; Lindström, Kamst-Van Agterveld and Zwart 2005; Shade *et al.* 2007; Jones, Newton and McMahon 2009). Inversely, dispersal-related mechanisms were less often identified as having an influence on aquatic bacterial metacommunities (e.g. Logue and Lindström 2010; Östman *et al.* 2010; Soininen *et al.* 2011), which is likely due to an underestimation or a difficulty in taking into account these processes (Lindström and Langenheder 2012). Dispersal-related mechanisms are represented by (i) dispersal limitation, i.e. the extent to which taxa reach another location (Martiny *et al.* 2006), (ii) the mass effect that corresponds to a massive supply of an exogenous taxa that disturbs the composition of a local community (Hubbell 2001; Leibold *et al.* 2004) and (iii) the neutral model that describes the stochastic balance between the immigration, speciation, emigration and extinction of organisms (Hubbell 2001; Leibold *et al.* 2004).

To date, only a few studies using statistical approaches, such as variation partitioning analysis (Borcard, Legendre and Drapau 1992), have conjointly quantified the relative importance of local environmental factors and processes involved in the spatial dispersion of the bacterial taxa (e.g. Langenheder and Ragnarsson 2007; van der Gucht *et al.* 2007). The neutral assembly theory has seldom been included in these studies (e.g. Drakare and Liess 2010; Langenheder and Székely 2011), although it can correctly explain on its own the bacterial community structure (BCS) in diverse aquatic environments at the regional and local scales (e.g. Sloan *et al.* 2006; Woodcock *et al.* 2007; Ofiteiru *et al.* 2010).

In this study, we investigated the spatial distribution of freshwater bacterioplankton in a set of 49 shallow and artificial lakes located in the same hydrographical basin around Paris (France) for three consecutive years in summer. These ecosystems constitute a useful model to determine the relative importance of local environmental factors and spatial and neutral processes since they display large environmental gradients and strong variations in variables that could impact the distribution of bacteria (e.g. river or watershed connections) (Catherine *et al.* 2008, 2010). Our study had three specific aims. First, we sought to determine to what extent local environmental characteristics and spatial factors shaped the regional distribution of the bacterial community. Then, in an attempt to confirm or refute the role of environmental and spatial factors in explaining the observed BCS, we evaluated whether stochastic dynamics could accurately predict the metacommunity structure. Finally, because the different processes could also shape the BCS at the local scale, the importance of environmental, spatial and neutral processes was evaluated in a single lake by monthly monitoring over 2 years. Bacterioplankton community structure was assessed using terminal restriction fragment length polymor-

phism (T-RFLP) targeting a fragment of the 16S rRNA gene that allows screening of a large set of samples.

MATERIALS AND METHODS

Study area and sampling

This study was conducted in the Paris area (Fig. 1), which is the most populated area in France (with 18% of the metropolitan French population) and covers about 12 000 km² (INSEE 2013). This region displays a large gradient of land use. In spite of large industrial towns and residential suburbs, half of the Paris area territory is used for agricultural purposes, while 26% is still covered by forests (INSEE 2012). Among the 248 water bodies larger than 5 ha referenced in the hydrological database Carthage 3.0® (IGN, Paris, France), 49 lakes (Fig. 1 and Supplementary Table S1) were selected using a random and stratified sampling strategy (Catherine *et al.* 2008). Briefly, the 49 lakes were chosen to represent an unbiased set of water bodies that reflects the whole range of environmental conditions (e.g. land use, hydrology, altitude and surface) found within the Paris area. All the 49 lakes have an artificial anthropogenic origin and can be considered as shallow according to the definition of Scheffer (2004). The lakes were sampled yearly in late July from 2011 to 2013. Each sampling campaign was conducted in less than 15 days to reduce the variability caused by short-term changes in meteorological conditions and nutrient inputs.

For each lake, three equidistant sampling stations were selected. At each station, water samples were collected at three discrete depths (depending on the depth of the water column) using a Niskin bottle (General Oceanics Inc., Miami (FL), USA). All samples were then pooled to obtain an integrated sample. Immediately after sampling, water was filtered through a 0.22 µm pore-size Sterivex GP filter (Millipore, Billerica (MA), USA) after prefiltration through 50 µm pore-size nylon mesh. Sterivex filters were kept at 4°C during transport and then stored at -20°C.

Among the 49 lakes, Créteil Lake (Figs 1 and 2) was monitored monthly at three different stations from December 2011 to December 2013 (25 sampling dates) in order to identify spatial and temporal variability in the BCS. This is a mesotrophic lake (Table 1) covering 40 ha in an urbanized area (Val-de-Marne, France). It is a former sandpit mainly supplied by alluvial groundwater. A storm sewer outlet drains an impermeable surface of 100 ha and releases its effluent into the lake. The water residence time of this lake is greater than 180 days.

A horizontal and a vertical transect were studied (Fig. 2). Sub-surface samples were obtained at three stations along the inlet-outlet axis of the lake (Storm outlet (S1), center of the lake (C1), and lake outflow (O1)). At the central station, the vertical axis of the lake was sampled at three depths (C1, C2 and C3). In addition, for all sampling dates, a pooled sample (M) was obtained as previously described to estimate the BCS variation in the integrated sample obtained in summer during the 49 lake campaigns. The average point M was the mix of the three stations at the three depths (S1, S2, S3, C1, C2, C3, O1, O2 and O3). All samples were stored at 4°C in the dark until preparation (3–4h after collection). For each sample, 1 L of lake water was filtered through a Sterivex GP filter cartridge as previously described and then stored at -20°C prior to analysis.

DNA extraction

For each sample, the membrane inside the Sterivex units was extracted under sterile conditions and cut into small pieces of

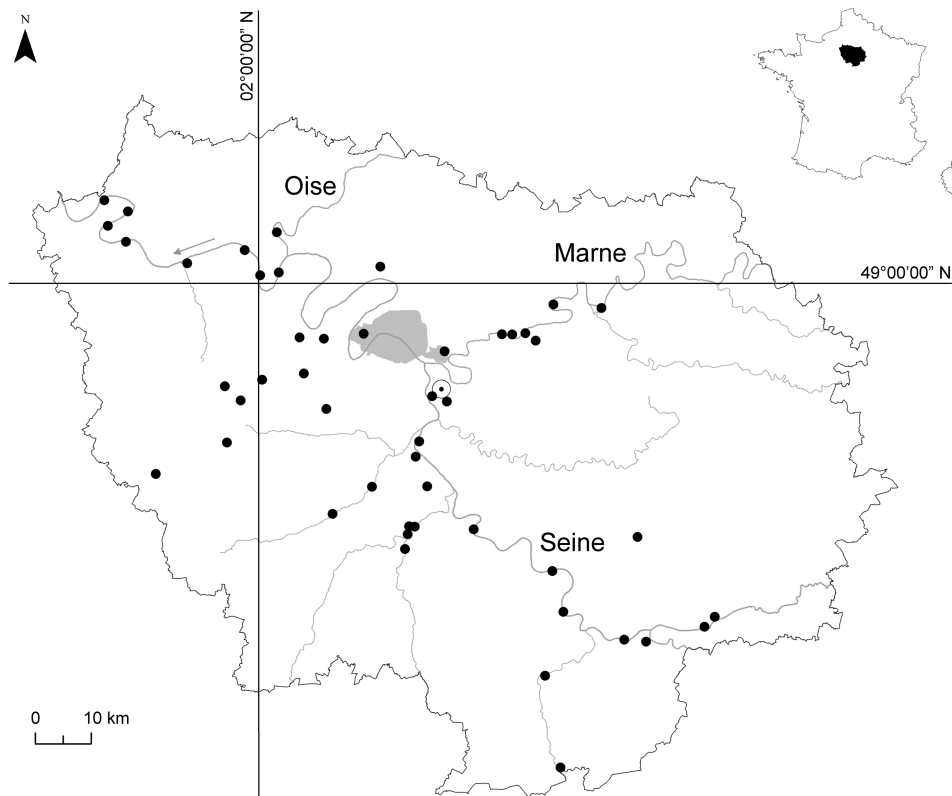


Figure 1. Position of the 49 lakes in the Paris area (France). Créteil Lake is indicated by an open circle.

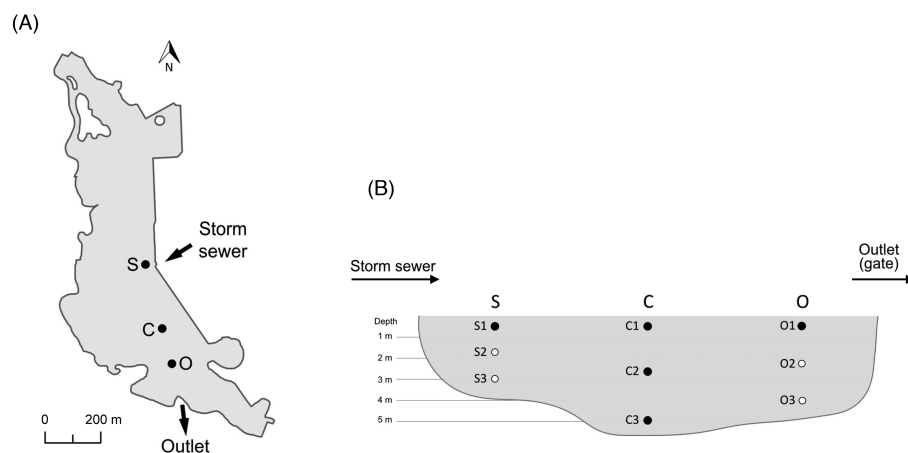


Figure 2. Sampling strategies in the Créteil Lake. (A) Location of the three stations. (B) Representation of the two transects: the horizontal transect (S1, C1 and O1) and the vertical transect (C1, C2 and C3).

approximately 1 mm^2 . All membrane pieces were pooled in a sterile tube and DNA was extracted using the FastDNA[®] SPIN Kit (QBiogene, Carlsbad (CA), USA) according to the manufacturer's instructions. Two modifications of this protocol were applied: bacterial cells were lysed in a FastPrep bead beater three times for 30 s at 4.0 m s^{-1} and an additional wash was performed on the SPIN filters.

T-RFLP analysis

A 1326 bp fragment of the 16S rRNA gene was amplified by PCR using the primer set 63F (5'-CAGGCCTAACACATGCAAGTC-3';

labeled with 6-carboxyfluorescein) and 1392R (5'-ACG GGCGGTGTGTACAAG-3') targeting the bacterial domain (Osborn, Moore and Timmis 2000). Each $20 \mu\text{L}$ reaction contained 20 ng of template DNA, $0.2 \mu\text{M}$ of each primer (Microsynth, Balgach, Switzerland), $120 \mu\text{M}$ of each deoxynucleoside triphosphates (Promega, Madison (WI), USA), 1 mM of MgCl_2 , 0.1 mg mL^{-1} of bovine serum albumin (BSA), $1\times$ GoTaq[®] Colorless buffer and 0.5 U of GoTaq DNA polymerase (Promega, Madison (WI), USA). Reactions were carried out in a T1 thermocycler (Biometra, Göttingen, Germany) with the following cycle: initial denaturation at 94°C for 2 min, 20 cycles of denaturation at 94°C for 1 min, annealing at 55°C for 1 min, extension at

Table 1. Characteristics of Créteil Lake. Values are the means (standard deviations) of data obtained from December 2011 to December 2013.

Parameter	Values
Location	48°46.50'N 2°27.10'E
Surface area (km ²)	0.40
Mean depth (m)	4.5
Max depth (m)	6.0
Trophic status	Mesotrophic
Total phosphorous ($\mu\text{g P L}^{-1}$)	64.7 (41.8)
Chlorophyll <i>a</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	6.3 (4.3)
Secchi depth (m)	2.4 (0.9)
DOC (mg C L ⁻¹)	6.1 (0.6)
POC (mg C L ⁻¹)	0.8 (0.3)
Total suspended solids (mg L ⁻¹)	4.1 (1.5)
pH	7.8 (0.5)
Conductivity ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	1509 (63)

DOC, dissolved organic carbon; POC, particulate organic carbon.

72°C for 2 min, and a final extension at 72°C for 10 min. The amplification and the size of the amplicons were checked on a 1% agarose gel. Amplicons were digested using the restriction enzyme AluI (Promega, Madison (WI), USA) (Osborn, Moore and Timmis 2000) with 10 U for 3 h at 37°C. Restriction digests were desalted by ethanol precipitation in the presence of glycogen and subsequently resuspended in deionized formamide and size standard GeneScan 500 LIZ (Life Technologies, Carlsbad (CA), USA).

The terminal restriction fragments (T-RFs) were separated using the automated sequencer ABI Prism 3130 (Life Technologies, Carlsbad (CA), USA) at the IMRB facility (Institut Mondor de Recherche Biomédicale at University Paris-Est Créteil). The resolution was of ~1 bp for fragments up to 500 bp. Raw data files containing peak information were tabulated in the Peak Scanner™ software v 1.0 (Life Technologies, Carlsbad (CA), USA). Only peaks between 60 and 500 bp were selected. T-RFLP data were then processed and analysed with the on-line tool T-REX (Culman *et al.* 2009). Data were subjected to quality control procedures: noise filtering (peak area, standard deviation multiplier = 2) and T-RF alignment (clustering threshold = 0.5). T-RFs detected in only one sample were not taken into account. Relative abundances were calculated using peak areas.

Bacterial enumeration

Bacterial counts (heterotrophic bacteria and cyanobacteria) from the Créteil Lake samples were assessed by flow cytometry using a Becton Dickinson FACScan (BD Biosciences, Oxford, UK) instrument equipped with a 15 mW 488 nm laser. Pigmented microorganisms were identified based on the autofluorescence of the chlorophyll *a* thanks to the orange fluorescence (FL2, 585/42 bandpass filter) vs red fluorescence (FL3, 650 nm longpass filter). Cells containing chlorophyll *a* were distinguished using side scatter (SSC) vs FL3 and distinct size classes were clustered to discriminate cyanobacteria from small and large picoeukaryotes. A subsample of each sample was stained with the nucleic acid stain SYBr Green I (Marie *et al.* 1997) in order to visualize populations of heterotrophic organisms using SSC vs green fluorescence (530/30 bandpass filter). Chlorophyll *a*-containing organisms were gated off plots of SSC vs FL1, having been identified in plots of FL3 vs FL1. Populations were enumerated using a syringe-pump calibrated to 0.5 and 1 μm microspheres

(Polysciences, Eppelheim, Germany) according to Zubkov and Burkill (2006).

Environmental and meteorological parameters

For the 49 lakes, the total nitrogen and phosphorus concentrations were assayed by colorimetry using a Cary 50 Scan spectrophotometer (Varian Inc., Palo Alto (CA), USA) respectively according to Rogora *et al.* (2006) and the French standard (AFNOR NF T 90–023).

Secchi depth and vertical profiles of physicochemical parameters were determined for each lake at the three stations (49 lakes and Créteil Lake). Chlorophyll *a* (Chl *a*) concentration was determined using a FluoroProbe *in situ* fluorometer (BBE-Moldaenke GmbH, Kiel, Germany). Conductivity, temperature, pH and oxygen profiles were measured using a submersible CTD profiler SBE 19 Seacat (Sea-Bird Electronics Inc., Bellevue (WA), USA).

Concentrations of total suspended solids (TSS) were quantified after filtration of 1 L of lake water on a precombusted tarred Whatman GF/F filter. Dissolved organic carbon (DOC) concentrations were measured using a TOC-VCSN carbon analyzer (Shimadzu, Columbia (MD), USA).

Meteorological data (temperature and precipitation) were also collected during the Créteil Lake campaigns using a weather real-time transmitter WXT520 (Vaisala Inc., Boulder (CO), USA) placed on a sensing platform LakeESP (PME Inc., Vista (CA), USA).

Watershed land use assessment

Upstream watersheds were delineated for each of the 49 lakes based on the digital elevation model (DEM) BD ALTI® 15 m (IGN, Paris, France) using ArcGIS 10.0 (ESRI Inc., Redland (CA), USA). Then, they were adjusted to take into account physical barriers that potentially modify the water flow (e.g. roads or underground drainages). Land use of the adjusted watershed was classified into four categories (i.e. natural, agricultural, open peri-urban and dense urbanized areas) using the MOS® GIS 2012 database (IAURIF, Paris, France).

Data analysis

Drivers of bacterioplankton spatial distribution in the Paris area

Based on the 49 lakes dataset, we first checked if the intra-annual variability of the BCS among lakes differed significantly from inter-annual variability within each lake using the Mann-Whitney test based on the Bray–Curtis dissimilarity index. The beta diversity index or the dissimilarity between lakes was calculated for each sampling year based on the Sørensen index. Beta diversity was then partitioned into two components following the framework proposed by Baselga (2010) to quantify the fraction of dissimilarity explained by the T-RF replacement (turnover, based on Simpson's dissimilarity index) and from the random variations of the T-RF richness (nestedness) (Azeria *et al.* 2011). These parameters were estimated using the *beta.pair* function from the 'betapart' package (Baselga *et al.* 2013).

Then, the relative importance of environmental and spatial factors was assessed by decomposing the total bacterial community variation (Peres-Neto *et al.* 2006) using a variance partitioning analysis (VPA). Among all the environmental parameters measured, only six non-collinear variables were retained for the statistical analysis, i.e. water temperature, conductivity, pH, DOC concentration, trophic status and dominant land use index of the watershed. Trophic status (TS) was determined for each lake according to OECD (1982). Dominant land use index

was included to assess the putative role of land use on the bacterial community. It was assessed as the land use (among the four categories) with the highest percentage of occupation. Spatial factors comprised two components, (i) variables reflecting the dispersal of bacterial taxa, i.e. with the presence of storm sewer outlet into the lake and the type of link to the hydrographic network, and (ii) variables integrating the community structuring at the regional scale, evaluated using the eigenvectors derived from the principal components of neighbor matrices of spatial coordinates (PCNM) (Borcard and Legendre 2002; Legendre and Gauthier 2014). The type of linkage to the hydrographic network was decomposed into three categories (which roughly characterized the lake water retention time): (i) isolated lakes, which were mainly filled by alluvial water; (ii) lakes crossed by rivers and located in the riverbeds; and (iii) connected lakes, which were linked to a river but only by a single connection (e.g. small bond, pipe) and thus received water from both groundwater and river. VPA estimated the proportion of BCS variation (adjusted R-squared (R^2_{adj})) that can be attributed to local environmental characteristics [E] and spatial [S] components, environmental conditions without spatial component [E|S], spatial without environmental component [S|E], variation explained by the interaction between both components [E∩S] and the unexplained variation ($1 - [E + S]$). The significance of the partial contribution of both components was also evaluated with a Monte Carlo permutation test (999 permutations under the reduced model). Analyses were conducted using the *varpart* function from the 'vegan' package (Oksanen et al. 2015). Prior to VPA, forward selections were performed for both components according to Borcard, Gillet and Legendre (2011) and Legendre and Gauthier (2014).

To assess the neutral assembly of the bacterial communities, we used the method developed by Sloan et al. (2006) to fit the regional relative abundance of the T-RFs and their observed detection frequency. Contrary to Hubbell's discrete model (Hubbell 2001), this continuous model is particularly suited for bacterial communities (i.e. with large population size) detected by fingerprinting methods (Sloan et al. 2006). The parameter $N_T m$ depicts the relationship between detection probability and regional relative abundance, with N_T corresponding to the size of the meta-community and m to the immigration rate (the probability that a dead individual is replaced by an immigrant). By considering the metacommunity size to be roughly equal among regions, $N_T m$ estimates the dispersal connectivity between each lake community. This parameter was estimated using the best fit between detection frequency of T-RFs and their regional relative abundance, by minimizing the sum of squares of errors. The detection limit was fixed to 0.005, which corresponds approximately to the threshold of the T-RFLP method (i.e. electrophoregram peaks with more than 0.5% of the total peak area of the sample). The goodness of fit was evaluated using the determination coefficient R^2 .

Spatio-temporal variability of BCS in Créteil Lake

The beta diversity as well as the turnover and the nestedness index were calculated over the 2 years of survey, considering consecutive pairwise months. Impacts of the environmental factors on the three indexes were investigated using a linear model. Data from Créteil Lake were used to test for significant variability in BCS along the horizontal and vertical transects. The presence of a space-time interaction was first evaluated using a two-way ANOVA crossed design as described by Legendre, de Cáceres and Borcard (2010). Included in the 'STI' package (Legendre, Borcard and de Cáceres 2012), this method is particularly recommended for data without replication. As no space-time in-

teraction was identified (data not shown), the same model without interaction was then implemented (STI Model 2, STI2) to test the significance of spatial and temporal variability along the two transects. Moreover, the environmental factors (water temperature, cumulative precipitation on 1, 5 and 15 days, pH, saturated oxygen, TSS, Chl *a*, DOC and total phosphorous concentrations) shaping the BCS over the 2-year survey were then investigated on Hellinger-transformed data using redundancy analysis (RDA), considering the sampling date as covariable. The neutral community model was performed as previously described to evaluate the importance of stochastic dynamics on the spatial distribution (between S1, C1, C2, C3 and R1) of the bacterial assemblage for each of the 25 campaigns. The parameter N_T was estimated from the bacterial counts. Moreover, on the average sample *M*, we used the model developed by Ofiteru et al. (2010) to evaluate to what extent the neutral model could explain the temporal variations of the relative abundance for each T-RF.

All statistical analyses were conducted using the statistical environment R version 3.1.1 (R Development Core Team 2014).

RESULTS

Spatial distribution of the BCS at the regional scale

A total of 295 T-RFs were detected by T-RFLP analysis. Overall, 43% of T-RFs were removed after quality control. The 167 remaining T-RFs were used for the statistical analyses with a median of 33 T-RFs per lake. The majority (69%) of the T-RFs were found every summer in at least one lake, while 24% of the T-RFs were detected twice and 7% once. Furthermore, if only two T-RFs were present in all the 49 lakes, none was restricted to a single lake.

Per lake, the BCS dissimilarity was on average 54% between the years 2011 and 2012, and 53% between 2012 and 2013. These variations were significantly smaller than the beta diversity, i.e. the inter-lake variability considering the same year of sampling (Mann-Whitney test, $P < 0.001$). Indeed, the beta diversity displayed 63, 59 and 54% of dissimilarity for 2011, 2012 and 2013, respectively. Overall, by partitioning the beta diversity for the three years of campaigns, we observed that the variations between lakes were dominated by T-RF replacements that explained respectively 76, 70 and 67% of the beta diversity, whereas the random shift of T-RFs richness explained only 24, 30 and 33% of the beta diversity.

Whatever the year of sampling, environmental conditions and spatial factors explained only a small portion of the BCS variations, as evaluated by the variance partitioning analysis (VPA) (Table 2). On average over the 3 years of monitoring, the environmental variables alone (mainly the trophic status) and the spatial processes alone (i.e. the type of connection to the hydrological network and the spatial structuring of the bacterial community characterized by PCNM variables) and their interaction explained respectively 3, 4 and 3% of the BCS variations. Consequently, a large amount of the variance (on average 90%) remained unexplained by these variables (Table 2).

The neutral model explained a large fraction of the relationship between the occurrence frequency of T-RFs and their relative abundance variations (Fig. 3), with 82, 75 and 70% of explained variance for 2011, 2012 and 2013 databases. However, assuming a similar N_T in each case, large variations of the immigration rate m were observed over the 3 years of sampling. Indeed, the value of $N_T m$ increased from 13 in 2011 to 79 in 2013. Furthermore, since all the relationships seemed strongly constrained by two T-RFs (which were present during the three

Table 2. Variation partitioning analysis of the bacterial community structure for the three years of sampling.

Year of sampling	Relative variance explained (adjusted R-squared)						Variables selected	
	Env. factors [E]	Spatial factors [S]	Env. factors alone [E S]	Spatial factors alone [S E]	Interaction[E∩S]	Residuals	Env. factors	Spatial factors
2011	0.05	0.06	0.03*	0.04*	0.02	0.91	TS, pH	Hydro, PCNM (no. 6)
2012	0.08	0.11	0.03*	0.06*	0.05	0.86	TS, DOC	Hydro, PCNM (no. 2, 4, 7, 9)
2013	0.06	0.03	0.04*	0.01 ^{NS}	0.02	0.93	TS	Hydro, PCNM (no. 2, 7, 9)
Mean (SD)	0.06 (0.02)	0.06 (0.04)	0.03 (0.01)	0.04 (0.03)	0.03 (0.02)	0.90 (0.04)		

Symbols associated with adjusted R^2 correspond to the significance (* $P < 0.05$; NS, non significant) of the partial contribution of factors tested alone in the presence of the other. Abbreviations: Env, environmental; TS, trophic status; DOC, dissolved organic carbon concentration; Hydro, type of linkage to the hydrographical network; PCNM (principal components of neighbor matrices), reflect the community structuring at the spatial scale using PCNM variable; SD, standard deviation.

campaigns), simulations without these points were performed again. The same values of N_{Tm} but a decrease of about 3% of total explained variance were obtained (data not shown), suggesting that these two T-RFs did not bias the immigration rate estimates.

Spatial and temporal monitoring in Créteil Lake

In Créteil Lake, the 2-year monitoring of the bacterial community by T-RFLP allowed the detection of 311 T-RFs. As for the 49 lakes, about 47% of the T-RFs were removed after quality control. A total of 166 T-RFs were used for the statistical analysis with a median value of T-RFs per month close to the one obtained per lake for the 49 lakes (i.e. 37 T-RFs).

There was no significant heterogeneity in the BCS along the horizontal transect over the 2 years of survey (STI2, $R^2 = 0.01$, $F = 0.296$, $P = 0.998$). This result suggested that there was no obvious impact of the storm sewer effluent on the BCS at the surface water, as found in the analysis of the 49 lakes. Similarly, no vertical difference in the BCS was observed at the central point (STI2, $R^2 = 0.01$, $F = 0.742$, $P = 0.713$), even when the lake was stratified (8 out of the 25 campaigns, data not shown). Since no spatial variability was encountered, we then focused on the pooled samples (M) to analyse the temporal variation in the BCS.

Redundancy analysis of T-RFLP profiles revealed ($R^2_{adj} = 14\%$) that the temporal variations in BCS were significantly explained by water temperature ($P = 0.001$). Moreover, quite important dissimilarities in BCS were observed from month to month, with values ranging from 23 to 77% (Fig. 4). No clear temporal pattern in the beta diversity fluctuations could be reported (Fig. 4). However, when decomposing the beta diversity into its turnover and nestedness components, we observed distinct temporal variations (Fig. 4) strongly linked to variations in water temperature (linear models: $R^2 = 0.46$, $F = 20.220$, $P < 0.001$ for turnover and $R^2 = 0.38$, $F = 5.825$, $P = 0.004$ for nestedness). Indeed, a positive relationship between the temperature and the turnover was observed (Supplementary Fig. S1a), indicating that T-RF replacement was higher in summer. In contrast, the negative relationship between temperature and nestedness (Supplementary Fig. S1b) suggested that the composition of T-RFs was strongly influenced by richness variations in winter.

At the local scale, the neutral community model significantly explained the relationship between the T-RFs' occurrence frequency and their relative abundance variations in 22 out of the 25 campaigns (Supplementary Fig. S2). Over the 22 campaigns, the neutral model explained on average 65% of the total vari-

ance with values ranging from 33 to 91%. Contrary to the temporal BCS variations, neither the total variance explained by the neutral model ($r_{\text{Pearson}} = -0.34$, $P = 0.116$), nor the immigration probability appeared to be related to the water temperature ($r_{\text{Pearson}} = -0.25$, $P = 0.267$; Supplementary Fig. S2). Regarding the temporal dynamics of the T-RFs' abundance on the average sample M, the neutral time-series model proposed by Ofiteiru et al. (2010) could explain the relative abundance variations of only one T-RF ($R^2_{adj} = 76\%$, $P < 0.001$). The lack of relevance of this model to our data may come from the presence of numerous zeros in the dataset corresponding to the T-RFs that were not detected during campaigns. Indeed, the single T-RF that fitted the neutral model was the only one detected several times in the 2 years. Besides, when performing the neutral time-series model on the average relative abundance of the five Créteil Lake points (S1, C1, C2, C3 and R1), four out of the nine T-RFs detected over all the 25 campaigns had a relative abundance variability significantly explained by the neutral model with an average R^2_{adj} of 34% (data not shown).

DISCUSSION

The main goal of this study was to investigate not only the relative influence of deterministic processes (i.e. environmental conditions and spatial factors) but also the influence of neutral processes on the bacterioplankton metacommunity within a large set of shallow lakes. One of the original aspects of this study lies in the 2-year monthly monitoring of the Créteil Lake combined with the three repeated summer samplings of 49 contrasted lakes to take into account inter-annual variability. Indeed, metacommunity surveys in continental aquatic systems integrating more than a single sampling campaign are rare (e.g. van der Gucht et al. 2007; Logares et al. 2013). Our results suggested that stochastic processes were relevant at both regional and local scales to explain the bacterioplankton metacommunity assembly.

Fingerprinting methodology considerations

Factors and processes influencing BCS were explored using a fingerprinting method that may create a bias by underestimating the contribution of rare members from the sampled bacterial community (Pedrós-Alió 2006). Thus, if non-detected taxa are generalists, spatial and temporal BCS variation would be buffered. Inversely, differences would be enhanced if non-detected taxa happened to be specialists of local environmental conditions (Székely and Langenheder 2014). Although

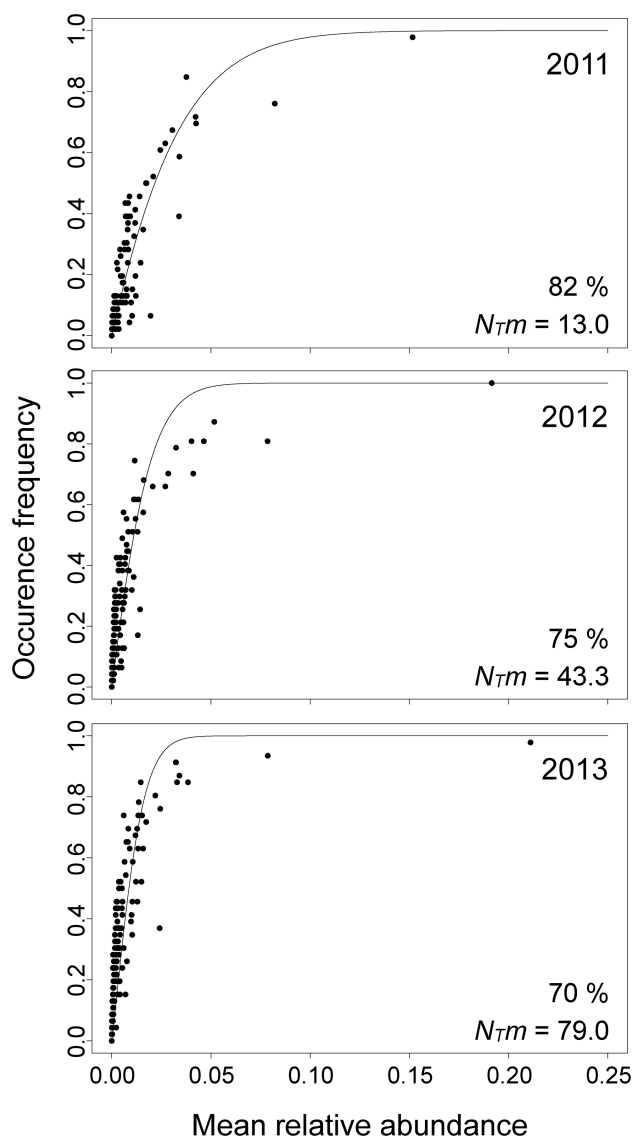


Figure 3. Relationship between the detection frequency of T-RFs and their mean relative abundance from the three years of monitoring. Each point represents a different T-RF. The lines show the best fit to the neutral model with random immigration from a common source pool as described by Sloan et al. (2006). N_Tm values represent the meta-community size multiplied by the immigration rate. The percentages represent the R^2 value of the fit.

high-throughput sequencing yields a greater coverage of the bacterial diversity and may avoid this potential bias, comparable patterns in terms of diversity and structure were obtained on the same samples with fingerprinting methods including the T-RFLP (e.g. Castro-Carrera et al. 2014; Elsayed et al. 2014; van Dorst et al. 2014; Thomson et al. 2015) whatever the primer set used. Thus it seems reasonable to validate our conclusions regarding the relative impact on BCS of environmental conditions, spatial factors and stochastic processes.

Minor influence of deterministic processes on the BCS at the regional scale

Our results indicate that environmental conditions and spatial factors play a minor role in shaping the BCS at the regional

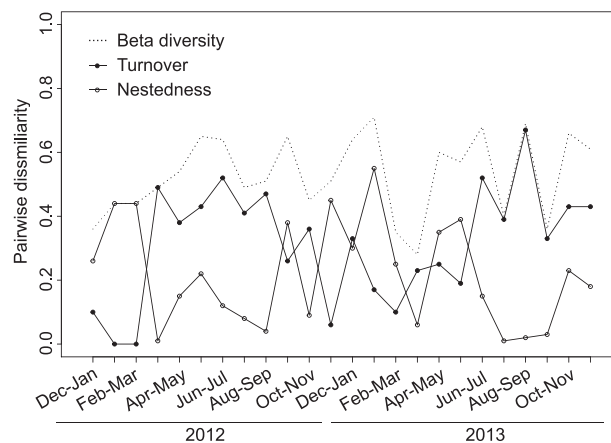


Figure 4. Temporal variations of the bacterial community beta diversity, turnover and nestedness determined by comparing pairwise successive sampling campaign ($n = 24$).

scale, as suggested by the low amount of total variance explained by these two factors. Several reasons could lead to this result. First, according to Lindström and Langenheder (2012), the large proportion of the BCS variance that remains unexplained (90%) could be explained by the absence of relevant variables taken into account in the statistical models. For example, van der Gucht et al. (2007) showed in the de Maten reserve, a well studied system of connected ponds, that 89% of the total BCS variance was explained by environmental and spatial factors. Local factors used in the de Maten analysis included classical physicochemical parameters (e.g. conductivity, pH), but also biological variables (i.e. phytoplankton and zooplankton biomass) that could directly structure the BCS owing to top-down control. Second, since all lakes are different regarding the local parameters, it is possible that overall the statistical analysis does not detect any tendency. Third, the small influence of deterministic factors on the bacterial community assembly could also originate from the dominance of generalist taxa in these ecosystems. However, the relatively high beta diversity tends to invalidate this hypothesis. Finally, Gilbert and Bennett (2010) demonstrated that variance-partitioning analysis tends to underestimate the relative importance of the deterministic factors.

Although only a small amount of total variance was explained by these factors, several variables were identified as having a significant effect on the BCS. Among the environmental factors, the trophic status was the only variable systematically considered significant over the 3 years of sampling. This parameter has already been characterized in the literature to shape the BCS (Lindström 2000; Yannarell et al. 2003; Yannarell and Triplett 2004). Among the spatial factors, a relative similar fraction of total BCS variations was weakly explained by the potential ability of bacteria to disperse (characterized by the type of linkage to the hydrographical network) and the spatial structure of the bacterial community at the regional scale (characterized by the PCNMs variables) (Supplementary Table S2). Furthermore, in this analysis, no significant direct influence of storm sewer discharges into the lakes was identified. Similarly, no influence of the dominant watershed land use (i.e. natural, agricultural, open or dense urban area) was detected, though previous literature suggested an impact of land use on BCS in rock biofilms or on bacterial population (Scopel, Harris and McLellan 2006; McLellan et al. 2007; Lear and Lewis 2009).

Bacterial assembly shape by neutral processes at the regional scale

The neutral community model was very powerful in explaining the T-RF proportion observed in our panel of contrasted lakes (mean $R^2 = 76\%$). This result suggested that the bacterial community was shaped by a stochastic balance between loss and gain of taxa (Hubbell 2001; Sloan et al. 2006). Although numerous microcosm or environmental experiments found evidence that bacterial assembly was jointly shaped by local factors and neutral processes (Ayarza and Erijman 2011; Langenheder and Székely 2011; Lee et al. 2013; Pholchan et al. 2013), our results are in an agreement with the study performed by Drakare and Liess (2010) on 13 Swedish lakes. Indeed, these authors also reported the predominance of neutral processes compared with local factors. Our results could be explained by the strong adaptability and plasticity of the bacterial compartment to environmental perturbations and gradients, reducing the apparent sensitivity to local factors (Östman et al. 2010). Although our data well fitted the neutral community model, it is difficult to infer the absence of the influence of deterministic factors on BCS (Chisholm and Pacala 2010), especially as the fraction of variance unexplained by the VPA could not be attributed to stochastic processes (Velend et al. 2014). Moreover, as discussed in Anderson et al. (2011), the neutral and the deterministic mechanisms might coincidentally mirror the same patterns. Therefore, isolating the importance of both components separately could be perilous without experimental approaches.

Regarding the immigration rate, large inter-annual discrepancies were observed with an increase from 2011 to 2013. According to the neutral theory (Hubbell 2001), this is consistent with the decrease in the beta diversity over the 3 years of sampling. The inter-annual variation of the immigration rate could also result from meteorological conditions that may have led to higher bacterial dispersion in 2013 (e.g. strong wind). However, these variations could also result from a difference in the meta-community size and not from the immigration rate.

Furthermore in this study, we didn't identify any other important mechanism apart from the neutral processes that could influence the assembly of communities. Indeed, we were unable to clearly identify a mass effect in lakes linked to rivers as observed by Lindström et al. (2006) and Nelson, Sadro and Melack (2009). According to the literature, this absence of effect could be due to the trophic status of the 49 lakes (mainly ranging from eutrophic to hypereutrophic levels). Indeed, a mass effect appears to be more effective in oligotrophic lakes (van der Gucht et al. 2007), whereas more productive lakes seem to be dominated by stochastic processes compared with deterministic processes (Chase 2010).

This survey showed the importance of the neutral dynamics on the bacterioplankton metacommunity assembly at the regional scale. However, this sole approach did not allow identification of spatial and temporal mechanisms that govern the BCS at the scale of a single ecosystem though these processes could have a direct influence on the dynamics at the regional scale. These issues were explored at the local scale within the Créteil Lake.

Influence of deterministic and neutral processes at the local scale

In Créteil Lake, we expected a spatial structure to exist as from the storm sewer outlet to the lake outlet as it may represent an important source of exogenous taxa (Sercu et al. 2009). In ad-

dition, lakes that have a long water retention time (>180 days for Créteil Lake) are characterized by significant dissimilarities in BCS between the lake water column and the inlet (Lindström et al. 2006; Nelson, Sadro and Melack 2009). However, our 2-year monthly survey did not reveal any impact of the storm sewer effluent on the dominant bacterial taxa in the surface waters, even after strong rainfall events. The lack of intra-lake horizontal heterogeneity may originate from the moderate size of Créteil Lake and thus the small distance between the three sampling points. Indeed, important in-lake BCS spatial variation has generally been described in larger lakes (e.g. Yannarell and Triplett 2004; de Wever et al. 2005; Jones et al. 2012) contrary to smaller lakes (Jones et al. 2012). In Créteil Lake, this result only applies to three surface locations and cannot be generalized to the whole lake or other compartments such as the sediments. In addition, the T-RFLP technique only assesses dominant taxa (Bent, Pierson and Forney 2007) and we cannot exclude an impact of storm sewer outlet on less abundant taxa such as pathogens or fecal indicators. Regarding the vertical profile, no BCS stratification was observed at the central station, even when the water column was stratified for several days (from 3 to 30 days of stratification). These two results showed a relative spatial homogeneity of the dominant bacterioplankton community on the different sampled points that could result from neutral processes. Overall, the neutral community model explained a large proportion of the bacterial assemblage variance per campaign ($R^2_{\text{mean}} = 65\%$). However, no distinct seasonal pattern of neutral model parameters (R^2 and N_{Tm}) was observed over the 2 years of survey, suggesting that the influence of stochastic processes was rather constant through the year.

Furthermore, the BCS within Créteil Lake displayed a marked temporal variation all along the sampling campaigns, essentially driven by the water temperature. Such importance of this deterministic parameter has already been reported in the literature in a wide range of aquatic habitats (e.g. Muylaert et al. 2002; Stepanauskas et al. 2003; Jardillier et al. 2004). Moreover, this temporal analysis revealed that the taxa replacement was the main process shaping BCS in summer while random variation in T-RF richness occurred in winter. This pattern could result from the consequence of a trade-off between competitive abilities and resistance to predators over low and high productivity levels (Leibold 1999; Horner-Devine et al. 2003) or simply be due to purely random input of bacterial taxa, for example owing to the sediment resuspension or the sewer outlet input during rainy periods after a long period of dry weather. In addition to the importance of the water temperature on the BCS, some T-RFs displayed neutral time-series dynamics that explained up to 80% of their relative abundance variability. However, with our results, it is difficult to generalize the importance over time of the neutral processes on BCS since a large fraction of the T-RFs were not observed to be shaped by stochastic processes, indicating that bacterial groups were not all governed by the same processes (e.g. Barberán and Casamayor 2010; Székely and Langenheder 2014), probably due to specific ecological traits (Philippot et al. 2010).

This study showed that the bacterial assembly in the 49 lakes located in the Paris area appeared to be strongly governed by stochastic processes. Coupled to this approach, the finer monitoring performed on Créteil Lake revealed that neutral dynamics spatially structured the bacterial community. BCS was temporally governed by a deterministic factor, i.e. the water temperature, and also by stochastic processes for some T-RFs.

Further studies on artificial shallow lakes, performed on a balanced group in terms of trophic status and type of linkage to the hydrographical network, should be carried out in order to

develop a more robust overview of the mechanisms shaping the bacterial community.

SUPPLEMENTARY DATA

Supplementary data are available at FEMSEC online.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Pierre Legendre for his helpful advices in the statistical analysis, Sophie Penisson for her support in decrypting the Sloan's neutral model equation and the two anonymous reviewers whose comments improved the manuscript. We warmly thank Ross Holland from Aqua Cytometry (UK) for his precious contribution in the bacterial count. We are grateful to the stakeholders and owners for their authorization to collect samples in each lake. We also thank the leisure base of Créteil Lake for lending us their boats over the 2 years of sampling. Finally we warmly thank all the colleagues who helped in sampling and quantifying the ecological parameters in the 49 lakes and Créteil Lake during these 3 years.

FUNDING

This work was supported by the French National Research Agency through the PULSE (Peri-Urban Lakes, Society and Environment) research project (ANR-10-CEPL-010).

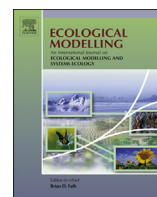
Conflict of interest. None declared.

REFERENCES

- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, et al. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecol Lett* 2011;**14**:19–28.
- Ayarza JM, Erijman L. Balance of neutral and deterministic components in the dynamics of activated sludge floc assembly. *Microb Ecol* 2011;**61**:486–95.
- Azeria ET, Ibarzabal J, Boucher J, et al. Towards a better understanding of beta diversity: deconstructing composition patterns of saproxylic beetles breeding in recently burnt boreal forest. In: Pavlinov I, et al. (ed.). *Research in Biodiversity – Models and Applications*. Rijeka: InTech, 2011, Ch 5.
- Barberán A, Casamayor EO. Global phylogenetic community structure and β -diversity patterns in surface bacterioplankton metacommunities. *Aquat Microb Ecol* 2010;**59**:1–10.
- Baselga A, Orme D, Villeger S, et al. Package 'betapart': Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components, version 1.3, 2013.
- Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob Ecol and Biogeogr* 2010;**19**:134–43.
- Beisner BE, Peres-Neto PR, Lindström ES, et al. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 2006;**87**:2985–91.
- Bent SJ, Pierson JD, Forney LJ. Measuring species richness based on microbial community fingerprints: the emperor has no clothes. *Appl Environ Microbiol* 2007;**73**:2399–401.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P. *Numerical Ecology with R*. New York: Springer, 2011.
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 1992;**73**:1045–55.
- Borcard D, Legendre P. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecol Modell* 2002;**153**:51–68.
- Castro-Carrera T, Toral PG, McEwan NR, et al. Rumen bacterial community evaluated by 454 pyrosequencing and terminal restriction fragment length polymorphism analyses in dairy sheep fed marine algae. *J Dairy Sci* 2014;**97**:1661–9.
- Catherine A, Mouillot D, Escoffier N, et al. Cost effective prediction of the eutrophication status of lakes and reservoirs. *Freshw Biol* 2010;**55**:2425–35.
- Catherine A, Troussellier M, Bernard C, et al. Design and application of a stratified sampling strategy to study the regional distribution of cyanobacteria (Ile-de-France, France). *Water Res* 2008;**42**:4989–5001.
- Chase JM. 2010. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science* 2010;**328**:1388–91.
- Chisholm RA, Pacala SW. Niche and neutral models predict asymptotically equivalent species abundance distributions in high-diversity ecological communities. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2010;**107**:15821–5.
- Culman SW, Bukowski R, Gauch HG, et al. T-REX: software for the processing and analysis of T-RFLP data. *BMC Bioinformatics* 2009;**10**:171.
- de Wever A, Muylaert K, van der Gucht K, et al. Bacterial community composition in Lake Tanganyika: vertical and horizontal heterogeneity. *Appl Environ Microbiol* 2005;**71**:5029–37.
- Drakare S, Liess A. Local factors control the community composition of cyanobacteria in lakes while heterotrophic bacteria follow a neutral model. *Freshw Biol* 2010;**55**:2447–57.
- Elsayed OF, Maillard E, Vuilleumier S, et al. Bacterial communities in batch and continuous-flow wetlands treating the herbicide S-metolachlor. *Sci Total Environ* 2014;**499**:327–35.
- Gilbert B, Bennett JR. Partitioning variation in ecological communities: do the numbers add up? *J Appl Ecol* 2010;**47**:1071–82.
- Horner-Devine MC, Leibold MA, Smith VH, et al. Bacterial diversity patterns along a gradient of primary productivity. *Ecol Lett* 2003;**6**:613–22.
- Hubbell SP. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- INSEE. *Occupation Physique du Territoire en 2012*, Paris: Institut National de la Statistique et des Études Économiques, 2012.
- INSEE. *La France en Bref – France in figures*. Paris: Institut National de la Statistique et des Études Économiques, 2013.
- Jardillier L, Basset M, Domaizon I, et al. Bottom-up and top-down control of bacterial community composition in the euphotic zone of a reservoir. *Aquat Microb Ecol* 2004;**35**:259–73.
- Jones SE, Cadkin TA, Newton RJ, et al. Spatial and temporal scales of aquatic bacterial beta diversity. *Front Microbiol* 2012;**3**:1–10.
- Jones SE, Newton RJ, McMahon KD. Evidence for structuring of bacterial community composition by organic carbon source in temperate lakes. *Appl Environ Microbiol* 2009;**75**:2463–72.
- Kent AD, Yannarell AC, Rusak JA, et al. Synchrony in aquatic microbial community dynamics. *ISME J* 2007;**1**:38–47.
- Langenheder S, Ragnarsson H. The role of environmental and spatial factors for the composition of aquatic bacterial communities. *Ecology* 2007;**88**:2154–61.
- Langenheder S, Székely AJ. Species sorting and neutral processes are both important during the initial assembly of bacterial communities. *ISME J* 2011;**5**:1086–94.
- Lear G, Lewis GD. Impact of catchment land use on bacterial communities within stream biofilms. *Ecol Indic* 2009;**9**:848–55.

- Lee JE, Buckley HL, Etienne RS, et al. Both species and neutral processes drive assembly of bacterial communities in aquatic microcosms. *FEMS Microbiol Ecol* 2013;**86**:288–302.
- Legendre P, Borcard D, de Cáceres M. Package 'STI'. *Space-time ANOVA Models Without Replications, version 1.0.2*, 2012.
- Legendre P, de Cáceres M, Borcard D. Community surveys through space and time: testing the space–time interaction in the absence of replication. *Ecology* 2010;**91**:262–72.
- Legendre P, Gauthier O. Statistical methods for temporal and space–time analysis of community composition data. *Proc R Soc B* 2014;**281**:20132728.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 2004;**7**:601–13.
- Leibold MA. Biodiversity and nutrient enrichment in pond plankton communities. *Evol Ecol Res* 1999;**1**:73–95.
- Lindström ES, Forslund M, Algesten G, et al. External control of bacterial community structure in lakes. *Limnol Oceanogr* 2006;**51**:339–42.
- Lindström ES, Kamst-Van Agterveld MP, Zwart G. Distribution of typical freshwater bacterial groups is associated with pH, temperature, and lake water retention time. *Appl Environ Microbiol* 2005;**71**:8201–6.
- Lindström ES, Langenheder S. Local and regional factors influencing bacterial community assembly. *Environ Microbiol Rep* 2012;**4**:1–9.
- Lindström ES. Bacterioplankton community composition in five lakes differing in trophic status and humic content. *Microb Ecol* 2000;**40**:104–13.
- Logares R, Lindström ES, Langenheder S, et al. Biogeography of bacterial communities exposed to progressive long-term environmental change. *ISME J* 2013;**7**:937–48.
- Logue JB, Lindström ES. Species sorting affects bacterioplankton community composition as determined by 16S rDNA and 16S rRNA fingerprints. *ISME J* 2010;**4**:729–38.
- Marie D, Partensky F, Jacquet D, et al. Enumeration and cell cycle analysis of natural populations of marine picoplankton by flow cytometry using the nucleic acid stain SYBR Green I. *Appl Environ Microbiol* 1997;**63**:186–93.
- Martiny JBH, Bohannan BJM, Brown JH, et al. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nat Rev Microbiol* 2006;**4**:102–12.
- McLellan SL, Hollis EJ, Depas MM, et al. Distribution and fate of *Escherichia coli* in lake Michigan following contamination with urban stormwater and combined sewer overflows. *J Great Lakes Res* 2007;**33**:566–80.
- Muyllaert K, van der Gucht K, Vloemans N, et al. Relationship between bacterial community composition and bottom-up versus top-down variables in four eutrophic shallow lakes. *Appl Environ Microbiol* 2002;**68**:4740–50.
- Nelson CE, Sadro S, Melack JM. Contrasting the influences of stream inputs and landscape position on bacterioplankton community structure and dissolved organic matter composition in high-elevation lake chains. *Limnol Oceanogr* 2009;**54**:1292–1305.
- OECD. *Eutrophication of Waters: Monitoring, Assessment and Control*. Paris: Organization for Economic Cooperation and Development, 1982.
- Oñiteru ID, Lunn M, Curtis TP, et al. Combined niche and neutral effects in a microbial wastewater treatment community. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2010;**107**:15345–50.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, et al. Package 'vegan'. *Community Ecology Package, version 2.2-1*, 2015.
- Osborn AM, Moore ER, Timmis KN. An evaluation of terminal-restriction fragment length polymorphism (T-RFLP) analysis for the study of microbial community structure and dynamics. *Environ Microbiol* 2000;**2**:39–50.
- Östman Ö, Drakare S, Kritzberg ES, et al. Regional invariance among microbial communities. *Ecol Lett* 2010;**13**:118–27.
- Pedros-Alió C. Marine microbial diversity: can it be determined? *Trends Microbiol* 2006;**14**:257–63.
- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, et al. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 2006;**87**:2614–25.
- Philippot L, Andersson SGE, Battin TJ, et al. The ecological coherence of high bacterial taxonomic ranks. *Nat Rev Microbiol* 2010;**8**:523–9.
- Pholchan MK, Baptista JDC, Davenport RJ, et al. Microbial community assembly, theory and rare functions. *Front Microbiol* 2013;**4**:1013
- R Development Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2014.
- Rogora M, Minella M, Orrù A, et al. A comparison between high-temperature catalytic oxidation and persulphate oxidation for the determination of total nitrogen in freshwater. *Int J Environ Anal Chem* 2006;**86**:1065–78.
- Scheffer M *Ecology of Shallow Lakes*. Berlin: Springer, 2004.
- Scopel CO, Harris J, McLellan SL. Influence of nearshore water dynamics and pollution sources on beach monitoring outcomes at two adjacent Lake Michigan beaches. *J Great Lakes Res* 2006;**32**:543–52.
- Sercu B, Werfhorst LC, van der Murray J, et al. Storm drains are sources of human fecal pollution during dry weather in three urban southern California watersheds. *Environ Sci Technol* 2009;**43**:293–8.
- Shade A, Kent AD, Jones SE, et al. Interannual dynamics and phenology of bacterial communities in a eutrophic lake. *Limnol Oceanogr* 2007;**52**:487–94.
- Sloan WT, Lunn M, Woodcock S, et al. Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure. *Environ Microbiol* 2006;**8**:732–40.
- Soininen J, Korhonen JJ, Karhu J, et al. Disentangling the spatial patterns in community composition of prokaryotic and eukaryotic lake plankton. *Limnol Oceanogr* 2011;**56**:508–20.
- Stepanauskas R, Moran MA, Bergamaschi BA, et al. Covariance of bacterioplankton composition and environmental variables in a temperate delta system. *Aquat Microb Ecol* 2003;**31**:85–98.
- Székely AJ, Langenheder S. The importance of species sorting differs between habitat generalists and specialists in bacterial communities. *FEMS Microbiol Ecol* 2014;**87**:102–12.
- Thomson BC, Tisserant E, Plassart P, et al. Soil conditions and land use intensification effects on soil microbial communities across a range of European field sites. *Soil Biol Biochem* 2015;**88**:403–13.
- van der Gucht K, Cottenie K, Muyllaert K, et al. The power of species sorting: local factors drive bacterial community composition over a wide range of spatial scales. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2007;**104**:20404–9.
- van Dorst J, Bissett A, Palmer AS, et al. Community fingerprinting in a sequencing world. *FEMS Microbiol Ecol* 2014;**89**:316–30.
- Vellend M, Srivastava DS, Anderson KM, et al. Assessing the relative importance of stochasticity in ecological communities. *Oikos* 2014;**123**:1420–30.

- Woodcock S, van der Gast CJ, Bell T, et al. Neutral assembly of bacterial communities. *FEMS Microbiol Ecol* 2007;**62**:171–80.
- Yannarell AC, Kent AD, Lauster GH, et al. Temporal patterns in bacterial communities in three temperate lakes of different trophic status. *Microb Ecol* 2003;**46**:391–405.
- Yannarell AC, Triplett EW. Geographic and environmental sources of variation in lake bacterial community composition geographic and environmental sources of variation in lake bacterial community composition. *Appl Environ Microbiol* 2005;**71**:227–39.
- Yannarell AC, Triplett EW. Within- and between-lake variability in the composition of bacterioplankton communities: investigations using multiple spatial scales. *Appl Environ Microbiol* 2004;**70**:214–23.
- Zubkov MV, Burkill PH. Syringe pumped high speed flow cytometry of oceanic phytoplankton. *Cytometry A* 2006;**69**:1010–19.



Modelling the plankton groups of the deep, peri-alpine Lake Bourget



Onur Kerimoglu^{a,b,*}, Stéphan Jacquet^b, Brigitte Vinçon-Leite^c, Bruno J. Lemaire^c,
Frédéric Rimet^b, Frédéric Soullignac^c, Dominique Trévisan^b, Orlane Anneville^b

^a Helmholtz-Zentrum Geesthacht, Max-Planck-str. 1, 21502 Geesthacht, Germany

^b Hydrobiological Station, INRA, UMR CARTELE, BP 511, Thonon Cedex, France

^c Laboratoire Eau Environnement Systèmes Urbains, Ecole des Ponts ParisTech, UPEC, AgroParisTech, UPE, Marne-la-Vallée, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 15 August 2016

Received in revised form 6 June 2017

Accepted 7 June 2017

Keywords:

Coupled physical-biological model

Re-oligotrophication

Cyanobacteria

Mixotrophy

Allometry

Priority effect

Bistability

ABSTRACT

Predicting phytoplankton succession and variability in natural systems remains to be a grand challenge in aquatic ecosystems research. In this study, we identified six major plankton groups in Lake Bourget (France), based on cell size, taxonomic properties, food-web interactions and occurrence patterns: cyanobacterium *Planktothrix rubescens*, small and large phytoplankton, mixotrophs, herbivorous and carnivorous zooplankton. We then developed a deterministic dynamic model that describes the dynamics of these groups in terms of carbon and phosphorus fluxes, as well as of particulate organic phosphorus and dissolved inorganic phosphorus. The modular and generic model scheme, implemented as a set of modules under Framework for Aquatic Biogeochemical Models (FABM) enables run-time coupling of the plankton module an arbitrary number of times, each time with a prescribed position across the autotrophy/heterotrophy continuum. Parameters of the plankton groups were mainly determined conjointly by the taxonomic and allometric relationships, based on the species composition and average cellular volume of each group. The biogeochemical model was coupled to the one-dimensional General Ocean Turbulence Model (GOTM) and forced with local meteorological conditions. The coupled model system shows very high skill in predicting the spatiotemporal distributions of water temperature and dissolved inorganic phosphorus for five simulated years within the period 2004 to 2010, and intermediate skill in predicting the plankton succession. We performed a scenario analysis to gain insight into the factors driving the sudden disappearance of *P. rubescens* in 2010. Our results provide evidence for the hypothesis that the abundance of this species before the onset of stratification is critical for its success later in the growing season, pointing thereby to a priority effect.

© 2017 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Mechanistic ecosystem models are not only ideal media for synthesizing data and theory and thereby improving our understanding of the functioning of ecosystems, but they are also useful tools for supporting decision-making processes. Implementation of ecosystem models in aquatic systems has been increasingly appearing in the form of coupled hydrodynamic-biogeochemical models, reflecting the increasing recognition that biogeochemistry is often strongly driven by hydrodynamics, as well as the advances in computing power (Robson, 2014).

While coupled hydrodynamic-biogeochemical models can often provide reliable estimates of physical parameters such as temperature and salinity, prediction of chemical and biological parameters,

and especially occurrence of certain plankton species or functional groups are more difficult to predict (Shimoda and Arhonditsis, 2016). Problems start there already at the very preliminary stage of conceptual model building: what constitutes a functional group? From a global perspective, Hood et al. (2006) defined a functional group as an entity that plays a particular role in a certain biogeochemical pathway, such as nitrogen fixation or silification. However, shifts in the community structure under focus might be driven by competition for the shared resources or trophic interactions, intensity of which may change across seasonal to interdecadal scales, e.g., with thermal stratification dynamics and changes in nutrient loading (Sommer et al., 2012; Kerimoglu et al., 2013). In such cases, traits relating to growth rate, grazer defense, resource utilization, temperature response and motility (Litchman et al., 2010) should (also) be considered for identifying the functional groups, for which, ample examples indeed exist (Jöhnk et al., 2008; Mieleitner and Reichert, 2008; Carraro et al., 2012).

* Corresponding author.

E-mail address: kerimoglu.o@gmail.com (O. Kerimoglu).

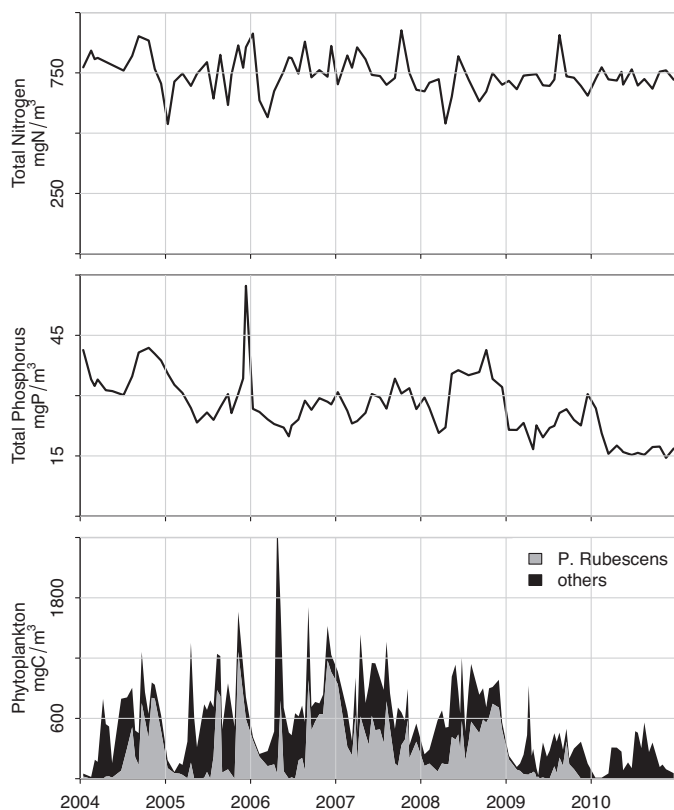


Fig. 1. Observed concentrations of total phosphorus and total nitrogen (0–140 m average), and total phytoplankton and contribution by *P. rubescens* in Lake Bourget (0–20 m average) for the period 2004–2010.

The system under investigation here, Lake Bourget, France, has been recovering from eutrophication since the 1980s (Vinçon-Leite et al., 1995; Jacquet et al., 2014a). Starting from 1996, the toxic cyanobacterium, *Planktothrix rubescens* became a dominant species in the lake (Vinçon-Leite et al., 2002; Jacquet et al., 2005, see also Fig. 1). *P. rubescens* is a wide-spread cyanobacterial species especially prevalent in peri-alpine lakes (e.g., Ernst et al., 2009; Salmaso et al., 2012; Dokulil and Teubner, 2012; Posch et al., 2012), but also observed elsewhere (e.g., Konopka, 1982; Halstvedt et al., 2007; Naselli-Flores et al., 2007; Padisák et al., 2010). Being a potentially microcystin producing species (Briand et al., 2005), its occurrence in lakes and reservoirs has been of major concern for livestock and human health (Naselli-Flores et al., 2007; Ernst et al., 2009). In 2010, *P. rubescens* suddenly disappeared (Jacquet et al., 2014b) from Lake Bourget, whereas the mixotrophic and small phytoplankton species became relatively more abundant, latter being typical for oligotrophic systems (Anneville et al., 2004; Chen and Liu, 2010; Mitra et al., 2014). Accordingly, mixotrophy and traits associated with cell size should be taken into account for understanding the mechanisms driving the changes in phytoplankton community composition, and in particular, the disappearance of *P. rubescens* in Lake Bourget.

Since long, phytoplankton cell size has been recognized to be an important aspect in determining the ecophysiology of phytoplankton (e.g., Finkel et al., 2010; Litchman et al., 2010, and references therein), and cell size has been increasingly used as a 'master trait' (Litchman et al., 2010) in theoretical modelling studies (e.g., Grover, 1991; Armstrong, 1994; Litchman et al., 2009; Kerimoglu et al., 2012, submitted), although the integration of size concept in realistic ecosystem models attempting to reproduce mesocosm or field observations at relevant ecological time scales has been gaining momentum only recently (but see, e.g., Ward et al., 2012;

Wirtz, 2013; Terseleer et al., 2014). Following many decades of dichotomous classification of planktonic organisms as 'autotrophs' and 'heterotrophs' (Flynn et al., 2012), importance of mixotrophy in ecosystem functioning has been increasingly recognized (Mitra et al., 2014, and references therein). Mixotrophy has been addressed mainly by theoretical work so far (e.g., Thingstad et al., 1997; Flynn and Mitra, 2009; Crane and Grover, 2010; Berge et al., 2017). The recent work of Ward and Follows (2016) constitutes the first example where mixotrophy is resolved in a global ocean model.

Environmental control of the occurrence of *P. rubescens* blooms is still under debate. Analysis of the long-term changes in individual lakes and inter-comparison between lakes suggest that phosphorus (and nitrogen, see Posch et al., 2012) availability is the primary determinant (Dokulil and Teubner, 2012; Jacquet et al., 2014b; Anneville et al., 2015). *P. rubescens* is characterized by their slow growth rates (Bright and Walsby, 2000) and tolerance to low light conditions (Walsby and Schanz, 2002). As a result of the latter, it often develops thin and intense layers within the metalimnion during the growing season (e.g., Jacquet et al., 2014b), where they are the first to harvest the nutrients leaking from the nutrient-rich layers beneath the thermocline. On the other hand, occurrence of *P. rubescens* displays extreme interannual variability in deep lakes, which is suggested to be driven by meteorological conditions (Vinçon-Leite et al., 2002; Salmaso, 2010; Jacquet et al., 2014b; Anneville et al., 2015): after warm winters, *P. rubescens* have been observed to be at relatively high abundances, which is usually followed by their sustained dominance throughout the growing season (Salmaso, 2010; Posch et al., 2012).

In this study, we had the following objectives: (1) developing a plankton model that resolves mixotrophy and relies on allometric relationships for the parameterization of plankton groups; (2) implementing the plankton model in a 1-D coupled hydrodynamical-biogeochemical modeling framework for the simulation of the surface layer dynamics of Lake Bourget; (3) quantifying the performance of the model with respect to both the bulk characteristics of the system and plankton groups; (4) gaining insight into the reasons for the relative importance of low phosphorus concentrations and low starting inoculum at the beginning of the growth season for the disappearance of *P. rubescens* in Lake Bourget.

2. Study site and data

The study site is Lake Bourget, a peri-alpine (45°44'N, 5°52'E, 231 m altitude) lake with a maximum depth of 145 m and a surface area of approximately 45 km². It has a north-south aligned, elongated basin with a length of 18 km and a maximal width of 3 km at the surface. Within the study period (2004–2010), average total phosphorus and nitrogen concentration ranged between approximately 15–45 mg/m³ and 550–800 mg/m³, respectively (Fig. 1), classifying it as a mesotrophic system. Further details about the lake can be found in Vinçon-Leite et al. (1995) and Jacquet et al. (2014b).

Meteorological data required to force the hydrodynamical model (see Section 4.3) were taken from the Météo-France station at Vouglans, located at the southern tip of Lake Bourget. In-situ data used in this study were sampled at the deepest location of Lake Bourget. Sampling was performed usually biweekly during the growth season and monthly during winter. Water temperature was measured at high vertical resolution with a conductivity-temperature-depth probe, and interpolated on a regular grid of 1-m intervals. Nutrient data were collected at several irregular depths (2, 10, 15, 20, 30, 50, 80, 110, 130, 140 m), and interpolated also to a regular 1-m grid. For the phytoplankton species counts, an

Table 1

Properties of algal/mixotroph groups, averaged for the period 2004–2010. % Contr.: percentage contribution to the total biovolume of phytoplankton and mixotrophs; V: biovolume-weighted average volume of the group.

Class	% Contr.	V [μm^3]
Small	22.9	236.9
Large	15.5	13717.1
<i>P. rubescens</i>	40.1	84.8
Mixotrophs	21.3	12978.8

integrating sampler was used for the 2.5 times Secchi depth in 2005 (typically between 10 and 20 m) and for the top 20 m after 2005. For the zooplankton species counts, depth-averaged samples were taken with 0–50 m hauls. Further details on the regular sampling programme of Lake Bourget can be found in [Jacquet et al. \(2014a\)](#). Conversion of the phytoplankton species counts to carbon biomass was based on biovolume of each species ([Druart and Rimet, 2008](#)), and assuming $0.2 \text{ pgC}/\mu\text{m}^3$. Zooplankton counts were first converted into wet weight, 10% of which was assumed to be dry weight ([Dumont et al., 1975](#)), from which the carbon biomasses were calculated assuming that carbon constitutes 48% of dry weight ([Andersen and Hessen, 1991](#)).

3. Identification of functional groups

3.1. Algae and mixotrophs

We defined 3 functional algal groups and a mixotroph group. The first group consists of only *P. rubescens* (abbreviated A_{PR} hereafter), reflecting the unique eco-physiological properties of this species, and its abundance in Lake Bourget ([Table 1](#)). Second is the ‘small algae’ group (A_S), consisting of all species with cell volume up to $10^3 \mu\text{m}^3$, and not being mixotrophs (see below), comprising cyanobacteria (except *P. rubescens*), diatoms, chlorophyta and chrysophyta ([Table A2](#)). Third is the ‘large algae’ group (A_L), those with cell volume larger than $10^3 \mu\text{m}^3$, and not being mixotrophs. Finally, the ‘mixotroph’ group (M), consists of species with cell volume $\geq 10^2 \mu\text{m}^3$ and belonging to Chrysophyta, Dinophyta and Cryptophyta.

In [Table 1](#), 2004–2010 average biovolume fraction and biovolume-weighted cell volume of each algal and mixotroph group are provided.

3.2. Zooplankton

We considered two zooplankton groups: herbivores (Z_H), dominated by *Daphnia* sp., *Diaphanosoma* and *Eudiaptamus* species ([Table A1](#)) and are considered to feed on phytoplankton and detritus (see the model description, Section 4.1); and carnivores (Z_C), dominated by cyclopoid copepodites of stages C5 and C6, and are considered to feed on herbivorous zooplankton, mixotrophs and large algae.

4. The model

As a spatially explicit model, temporal and spatial changes in the volumetric concentration of a biological state variable, c_i with units mmol/m^3 , are described by a system of partial differential equations of the generic form:

$$\frac{\partial c_i}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial z} \left(\omega_i(t, z)c_i(t, z) - K_z(t, z) \frac{\partial c_i(t, z)}{\partial z} \right) = s(c_i(t, z)) \quad (1)$$

where w_i the vertical motion, K_z the eddy diffusivity and $s(c_i)$ the net source term (production-destruction) resulting from biological interactions.

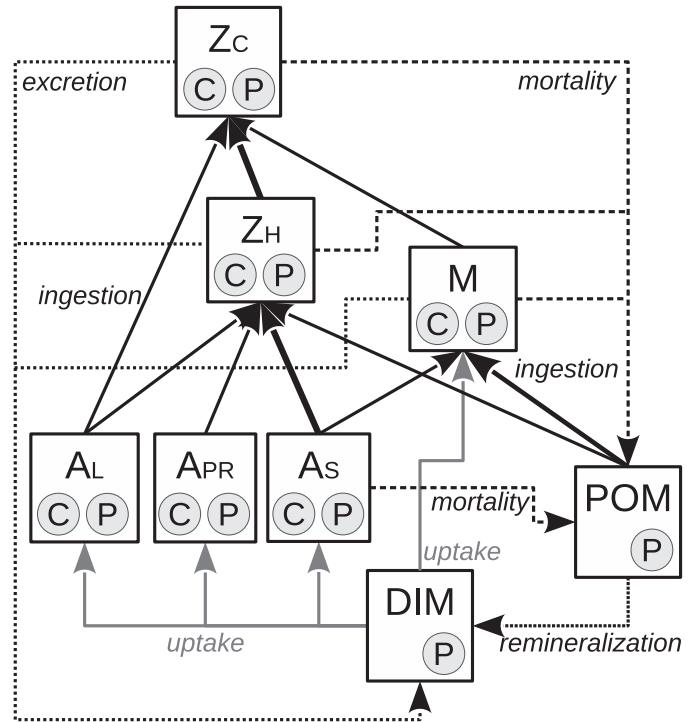


Fig. 2. Model structure. DIM: dissolved inorganic matter (here phosphorus only, so referred to as DIP hereafter), POM: particulate organic matter (here phosphorus only, so referred to as POP hereafter), A_{PR} : *P. rubescens*, A_L : large algae, A_S : small algae, M : mixotrophs, Z_H : herbivorous zooplankton, Z_C : carnivorous zooplankton. Thick arrows indicate strong feeding preference. C and P in circles indicate carbon and phosphorus.

Structure of the biological model is depicted in [Fig. 2](#). As phosphorus is recognized to be the primary determinant of phytoplankton dynamics in Lake Bourget ([Jacquet et al., 2005, 2014b](#)), only phosphorus limitation was considered in this study. The model describes the interactions and phosphorus fluxes in the lower trophic food-web, by resolving particulate and dissolved inorganic phosphorus pools and 6 plankton groups (Section 3), in terms of carbon and phosphorus content. Detailed description of the biological model, i.e., the source terms in Eq. (1) are provided in Section 4.1.

The biological model is coupled to the 1-D water column model General Ocean Turbulence Model (GOTM) via the Framework for Aquatic Biogeochemical Models (FABM), providing the ambient water temperature and photosynthetically active radiance (see Section 4.1), as well as performing the numerical integration, including the transport terms in Eq. (1). Further information about the physical model and coupling are provided in Sections 4.3–4.4.

4.1. Biological model

In this study, instead of describing autotrophs, heterotrophs and mixotrophs separately, we describe a generic plankton unit that can be anything between a pure autotroph or a pure heterotroph, inspired by the ‘mixotroph species’ in [Crane and Grover \(2010\)](#). A central parameter in this unified representation is the fraction of photosynthetic autotrophy, ζ , set to $\zeta = 1.0$ for 3 autotroph groups ($X_i = \{A_{PR}, A_L, A_S\}$), $\zeta = 0.5$ for the mixotrophs ($X_i = \{M\}$) and $\zeta = 0.0$ for the zooplankton ($X_i = \{Z_H, Z_C\}$) ([Table 3](#), see section 3 for the identification of functional groups).

The complete set of equations describing the dynamics of carbon (X^C) and phosphorus (X^P) bound to plankton, for $X_i = \{A_{PR}, A_L,$

Table 2
Definition and units of state variables, processes and intermediate quantities.

Symbol	Unit	Definition
X^C	mmolC m ⁻³	C bound to plankton
X^P	mmolP m ⁻³	P bound to plankton
POP	mmolP m ⁻³	Particulate organic phosphorus
DIP	mmolP m ⁻³	Dissolved inorganic phosphorus
Q	molP molC ⁻¹	Phosphorus quota
$\mu^{C(P)}$	d ⁻¹	C (P) limited growth rate
P	d ⁻¹	Photosynthesis rate
G_{jk}	d ⁻¹	Ingestion rate of prey k by predator j
U	molP molC ⁻¹ d ⁻¹	Nutrient uptake rate
L	d ⁻¹	Mortality rate

A_S, M, Z_H, Z_C , particulate organic phosphorus (POP) and dissolved inorganic phosphorus (DIP) is given in Eqs. (2a)–(2d).

$$s(X_i^C) = \min(\mu^P, \mu^C)X_i^C - (e_i + L_i)X_i^C - \sum_j (1 - \zeta_j)(G_{j,k=i}X_j^C) \quad (2a)$$

$$s(X_i^P) = \epsilon_i^P \left(\zeta_i U_i + (1 - \zeta_i) \sum_k G_{j=i,k} Q_k \right) X_i^C - (e_i + L_i)X_i^P - \sum_j (1 - \zeta_j) G_{j,k=i} Q_k X_i^C \quad (2b)$$

$$s(POP) = \sum_i L_i X_i^P - \sum_j (1 - \zeta_j) G_{j,k=POP} X_j^C - rPOP \quad (2c)$$

$$s(DIP) = \sum_i (1 - \zeta_i)(1 - \epsilon_i^P) X_i^C \sum_k G_{j=i,k} Q_k - \sum_i \epsilon_i^P \zeta_i U_i X_i^C + \sum_i e_i X_i^P + rPOP \quad (2d)$$

Definition and units of state variables, major processes, intermediate quantities and parameters are provided in Tables 2–5. Additional terms are introduced upon their appearance when necessary. In Eqs. (2a–2d) and below, index i stands for each of the 6 plankton groups considered here (Fig. 2), and indices j and k stand respectively for the predator and prey items.

In Eq. (2a), the first term describes biomass gain, as a minimum function of carbon and phosphorus limited growth. Nutrient limited growth, μ^P is represented with the Droop equation (Droop, 1968) for autotrophs and mixotrophs, i.e., for the non-homeostatic case:

if $Q_{min} < Q_{max}$:

$$\mu^P = \mu_{\infty} f_Q = \mu_{\infty} \left(1 - \frac{Q_{min}}{Q} \right) \quad (3)$$

where f_Q describes quota-dependent nutrient limitation of biomass growth. For pure heterotrophs ($\zeta = 0$, Table 3), which are assumed to be homeostatic ($Q_{max} = Q_{min}$, Table 3), nutrient limitation is assumed to be absent, i.e. only the carbon limited growth is taken into account ($\mu^P = \infty$).

Carbon limited growth rate is calculated as the sum of specific carbon fixation rate through photosynthesis and carbon assimilation rate through heterotrophy:

$$\mu^C = \zeta_i P_i + (1 - \zeta_i) \epsilon_i^C \sum_k G_{j=i,k} \quad (4)$$

Photosynthetic carbon fixation rate is calculated as a function employed by Schwaderer et al. (2011) that accounts for inhibition at high irradiances:

$$P = \mu_{max} f_I = \frac{\mu_{max} I_{PAR}}{I^2 \frac{\mu_{max}}{\alpha I_{opt}^2} + I(1 - 2 \frac{\mu_{max}}{\alpha I_{opt}}) + \frac{\mu_{max}}{\alpha}} \quad (5)$$

where $\mu_{max} = \mu_P(Q_{max})$ (Eq. (3)), f_I describe light limitation and I_{PAR} stands for photosynthetically active radiation.

Heterotrophic carbon assimilation rate in Eq. (4) is given by the product of total ingestion rate and carbon assimilation efficiency, ϵ^C (Table 3 and section 4.2.2). Ingestion rate of the each prey item is described by:

$$G_{j=i,k} = G_{i,max} \frac{p_{j=i,k} X_k^C}{K_{G,i} + \sum_k p_{j=i,k} X_k^C} \quad (6)$$

where $p_{j,k}$ is the preference of zooplankton j for the food item k (Table 5), and $X_{k=POP}^C = POC$ was calculated as $POC = POP/Q_{POM}$, assuming Redfield ratio for Q_{POM} (Table 4). Copepods are known to switch between filtering and raptorial feeding behaviors based on the food availability (Kjørboe, 2011), which is here accounted by adjusting the feeding preferences of Z_C based on relative abundance, as in (Fasham et al., 1990):

$$p'_{j,k} = \frac{p_{j,k} X_k^C}{\sum_k p_{j,k} X_k^C} \quad (7)$$

where $p'_{j,k}$ replaces $p_{j,k}$ in Eq. (6).

Analogous to Eq. (2a), the first term in Eq. (2b) describes the cumulative phosphorus binding rate through uptake of dissolved nutrients and nutrient assimilation rate of the ingested food. Uptake rate of dissolved nutrients is represented according to the Michaelis-Menten kinetics:

$$U = U_{max} f_N = U_{max} \frac{DIP}{DIP + K_U} \quad (8)$$

where f_N describes nutrient limitation of nutrient uptake rate. Regulation of nutrient assimilation differs between homeostatic and non-homeostatic organisms in our model: In the non-homeostatic case, (i.e., $Q_{min} < Q_{max}$) as in phytoplankton and mixotrophs, nutrient uptake rate is adjusted by ϵ^P , as a linear function of nutrient quota as described in Eq. (9):

if $Q_{min} < Q_{max}$:

$$\epsilon^P = \frac{Q_{max} - Q}{Q_{max} - Q_{min}} \quad (9)$$

which stems from the Droop model describing down regulation of nutrient uptake (Morel, 1987, with the lower boundary of U_{max} being 0), and generalized by Crane and Grover (2010) to apply also for assimilation of ingested nutrients (Eq. (2b)). The final, quota-adjusted nutrient uptake rate appears as a sink term in Eq. (2d), summed across all plankton (multiplied by their autotrophic fractions).

In the case of homeostatic regulation of carbon and phosphorus assimilation (i.e., $Q_{min} = Q_{max}$), the guiding assumption is that stoichiometry of elemental gains should be equal to the stoichiometry of the organism (Eq. (10)). There are then two possibilities: If the carbon gain would exceed phosphorus gain with the default assimilation efficiencies, carbon assimilation efficiency is re-adjusted (Eq. (11)). This implies decreasing specific growth rate with decreasing Q_k (of prey) when $Q_k < Q_j$ for a fixed prey concentration, which is in line with observations (Hessen et al., 2013). On the other hand, if phosphorus gain exceeds carbon gain, P-assimilation efficiency is re-adjusted (Eq. (12)), similar to Grover (2002).

if $Q_{min} = Q_{max} = Q$:

$$\frac{\epsilon_i^P \sum_k G_{j=i,k} Q_k}{\epsilon_i^C \sum_k G_{j=i,k}} = Q_i \quad (10)$$

if $Q_i \epsilon_i^C \sum_k G_{j=i,k} > \epsilon_i^P \sum_k G_{j=i,k} Q_k$:

$$\epsilon_i^C = \frac{\epsilon_i^P \sum_k G_{j=i,k} Q_k}{Q_i \sum_k G_{j=i,k}} \quad (11)$$

Table 3

Model parameters specific to plankton groups. Horizontal lines separate the parameters relevant for all plankton, only autotrophs and only heterotrophs.

Symbol	Unit	Definition	A _S	A _L	A _{PR}	M	Z _H	Z _C
ζ	–	Fraction of autotrophy	1	1	1	0.5	0	0
w	m d ⁻¹	Sinking velocity	0	-0.1	0	0	0	0
l^q	d ⁻¹ m ³ mmolC ⁻³	Quadratic mort. rate	0.001	0.001	0.001	0.01	0.02	0.04
l	d ⁻¹	Linear mortality rate	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
e	d ⁻¹	Excretion rate	0	0	0	0.01	0.02	0.02
Q_{max}	molP molC ⁻¹	Upper bound of P quota	0.0145	0.04	0.0145	0.0082	0.0117	0.005
Q_{min}	molP molC ⁻¹	Subsistence quota	0.00145	0.004	0.00145	0.0045	0.0117	0.005
μ_∞	d ⁻¹	μ at $Q \rightarrow \infty$	1.2	1	0.39	1.22	–	–
α	d ⁻¹ W ⁻¹ m ²	Slope of the P-I curve	0.1	0.2	0.4	0.05	–	–
I_{opt}	W m ⁻²	Optimal I	40	30	10	40	–	–
K_U	mmolP m ⁻³	Half sat. DIP for U	0.2	0.4	1	1	–	–
U_{max}	molP molC ⁻¹ d ⁻¹	Max. uptake rate	0.139	0.038	0.146	0.065	–	–
G_{max}	d ⁻¹	Max. grazing rate	–	–	–	2.79	1.66	1.15
K_G	mmolC m ⁻³	Half. sat. X^C for G	–	–	–	20	20	20
ϵ^C	–	Carbon assim. eff.	–	–	–	0.42	0.3	0.3

Table 4

Model parameters that are not specific to plankton groups.

Symbol	Unit	Definition	Value
r	d ⁻¹	Remineralization rate	0.15
$k_{c,phy}$	m ² mmolC ⁻¹	Specific light ext. coef.	0.03
$k_{c,det}$	m ² mmolC ⁻¹	Specific light ext. coef.	0.02
w_{POP}	m d ⁻¹	Sinking rate	-1.0
Q_{POM}	molP molC ⁻¹	P:C ratio of POM	1/116
T_{ref}	°C	Reference temperature	20
$Q10_B$	–	Q10 for bacteria	1.5
$Q10_A$	–	Q10 for autotrophs	1.5
$Q10_H$	–	Q10 for heterotrophs	2

Table 5

Model parameters: grazing preferences $p_{j,k}$ of predator j (rows) for prey k (columns). – stands for $p_{j,k} = 0$. ' for Z_C indicates that preferences are dynamically adjusted (see Eq. (7)).

	POM	A _S	A _{PR}	A _L	M	Z _H
M	0.6	0.4	–	–	–	–
Z _H	0.2	0.5	0.1	0.2	–	–
Z _C	–	–	–	0.2	0.2	0.6

else :
$$\epsilon_i^C = \frac{Q_i \epsilon_i^C \sum_k G_{j=i,k} Q_k}{\sum_k G_{j=i,k} Q_k} \quad (12)$$

In both homeostatic/non-homeostatic cases, the un-assimilated portion of the ingested or taken-up phosphorus $((1 - \epsilon_i^C) \sum_k G_{j=i,k} Q_k)$ is added back to the DIP pool (Eq. (2d)).

Last two terms in Eqs. (2a–2b) correspond to excretion, mortality and losses caused by predation by other plankton groups. Excretion is assumed to be associated with heterotrophy (0 for purely autotroph plankton), occurs at a fixed specific rate (Table 3) and is recycled back as DIP (Eq. (2d)). Planktonic losses due to mortality is recycled as POP, and is the sum of a constant rate and a specific rate that linearly scales with X^C , accounting for losses to parasites and unresolved higher predators (Steele and Henderson, 1992):

$$L_i = l_i + l_i^q X_i^C \quad (13)$$

Gas vesicles of *P. rubescens* are known to collapse at high pressures (70–90 m in the strains found in Lake Zurich Walsby et al., 1998). In reality, this only affects their buoyancy, and consecutively leads to an increased sedimentation of *P. rubescens*, but as we do not explicitly account for buoyancy in this study, we mimic this effect by parameterizing the mortality rate of A_{PR} as a sigmoidal function of depth, that has the inflection point at $z = 40$ m, converging to $l'_{i=PR}$

(=0.02 d⁻¹, as all other plankton, see Table 3) at the surface, and $5 * l'_{i=PR}$ (=0.1 d⁻¹) towards 80 m:

$$l_{i=PR} = l'_{i=PR} \left(1 + 4 \frac{1}{1 + e^{0.1(40-z)}} \right) \quad (14)$$

Ingestion appears as a sink term for POP (Eq. (2c)), which is assumed to be a food source for mixotrophs (Table 5). Last terms in (2c)-(2d) describe remineralization of organic phosphorus O^P into dissolved inorganic form DIP at a fixed rate r .

Finally, temperature dependence of all reaction rates was included in the model through the Q10 rule:

$$rate(T) = rate(T = T_{ref}) f_T \quad (15)$$

$$f_T(Q10) = Q10^{(T-T_{ref})/T_{ref}} \quad (16)$$

where T is the ambient water temperature in °C, which is provided by the physical model. For remineralization (r), Eq. (15) directly applies, where f_T in Eq. (16) is computed with the $Q10_B$ for bacteria (Table 4), whereas for plankton, f_T in Eq. (15) is replaced by a response function f'_T obtained by weighing the autotrophic and heterotrophic response functions with the corresponding autotrophy (ζ) and heterotrophy ($1-\zeta$) fractions:

$$f'_T = \zeta f_T(Q10_A) + (1 - \zeta) f_T(Q10_H) \quad (17)$$

where $Q10_A$ and $Q10_B$ are the Q10 values for autotrophs and heterotrophs (Table 4).

4.2. Parameterization

4.2.1. Algae and mixotrophs

Parameterization of processes for the algal and mixotrophic groups was based on recent trait-based studies, which consider size as a fundamental trait, but recognize also the taxa-specific differences.

- These parameters were estimated allometrically using the biovolume-weighted average cell volume calculated for each group (Table 6). For A_L , which is mainly composed of diatoms (Table A2), we used the scaling coefficients specifically for freshwater diatoms found by Litchman et al. (2009). For the other groups, we use the coefficients given by Edwards et al. (2012). Cell-specific values were converted to C-specific values by allometrically scaling the carbon contents using the coefficients provided by Menden-Deuer and Lessard (2000). Crane and Grover (2010) suggested Q_{min} of mixotrophs should be 20% higher due to costs of maintaining the organismal apparatus required for herbivory. Here we generalize this by assuming $Q_{min}^{real} = Q_{min} + (Q_{max} - Q_{min})(1 - \zeta)$ (after estimating Q_{max} from Q_{min} , see below), such that at $\zeta = 0$, $Q_{min}^{real} = Q_{max}$, i.e., pure herbivores are homeostatic.
- Compared to other parameters, significant allometric relationships for phosphorus- Q_{max} are scarce. Data set collected by Litchman et al. (2009) for marine diatoms suggests scaling coefficients for phosphorus- Q_{max} to be almost identical to that of Q_{min} , i.e., Q_{max} being proportional to Q_{min} with a proportionality constant of $Q_{max}/Q_{min} = 10^{-9.32+10.6} = 19.05$. Considering typical values used in literature (e.g., Gal et al., 2009), we assumed a more modest storage capacity of $Q_{max}/Q_{min} = 10$.
- Given the average volumes and the taxa of the species involved in these groups (3), first the μ_{max} values were visually determined from Edwards et al. (2012), Fig. 3C, to be $10^{0.1}(=1.1)$, $10^{-0.1}(=0.9)$ and $10^{-0.25}(=0.55)$ respectively for A_S , A_I , and M (for the reference temperature: 20° C). Maximum growth rates for A_{pr} was determined to be 0.35, considering relatively low growth rates (Bright and Walsby, 2000). Then, μ_{∞} values were calculated using these μ_{max} , allometrically calculated Q_{min} and Q_{max} , and the property $\mu_{max} = \mu_{\infty}(1 - Q_{min}/Q_{max})$.
- We could not find any significant allometric relationship for K_U (regarding phosphorus uptake), therefore we adjusted these parameters taking into consideration the taxonomical averages reported by Edwards et al. (2012), Fig. 4E.
- There does not seem to exist a significant allometric relationship for the parameters regarding light utilization, therefore corresponding parameters were determined based on taxonomic statistics provided by Schwaderer et al. (2011), Fig. 1.

4.2.2. Zooplankton

- Average biovolume-weighted cell volume of the mixotrophs, M, is $1.3 \times 10^3 \mu\text{m}^3$ (Table 1). Considering the species composition of zooplankton groups (Table A1) and body volume for individual species (e.g., Hansen et al., 1997), we estimate the average volume of Z_H and Z_C respectively to be 10^7 and $10^8 \mu\text{m}^3$. We then allometrically scale G_{max} of mixotrophs and zooplankton, respectively using the coefficients for flagellates and for all herbivore groups provided by Hansen et al. (1997), as listed with converted units in Table 6.
- Hansen et al. (1997) did not find systematic relationships between K_C and body size or taxonomic group and report an average of $240 \text{ mgC m}^{-3} = 20 \text{ mmolC m}^{-3}$ which we take for all heterotrophs (M, Z_H , Z_C).
- was set for each heterotroph from the relationship $\epsilon^C = \text{GGE}/\text{NGE}$ (Straile, 1997), where GGE refers to gross growth

efficiency and NGE refers to net growth efficiency. GGE's were taken from Straile (1997) to be 0.40, 0.3 and 0.3 respectively for M, Z_H and Z_C ; and NGE (growth/(growth+metabolic losses)) was estimated to be $\text{NGE} = G_{max}/(G_{max} + m + e)$.

- Preferences $p_{j,k}$ were set (Table 5) based on knowledge about the feeding interactions in general and in Lake Bourget when available.
- Unlike the autotrophs, zooplankton are homeostatic (Hessen et al., 2013). The plankton model described above acts homeostatically when $Q_{min} = Q_{max}$, values of which, for herbivores and carnivores are respectively based on *D. longispina* and as an approximate average of *Heterocope* and *Acanthodiptomus* (Andersen and Hessen, 1991).

4.2.3. Other parameters

- Particulate matter in the water column increases the absorption of light. Different phytoplankton species and detritus have been observed to have different specific-light extinction coefficients. Oubelkheir et al. (2005) suggests $0.02 \text{ m}^2 \text{ mmolC}^{-1}$ for non-algal particles, i.e., POC here (which was estimated from POP assuming the Redfield ratio). The same study provides a range from 0.012 to $0.045 \text{ m}^2 \text{ mmolC}^{-1}$ for various phytoplankton species, but for the sake of simplicity, we assume here a value of $0.03 \text{ m}^2 \text{ mmolC}^{-1}$ for all phytoplankton species.
- In order to account for the temperature dependence of reaction rates, Q10-rule was employed in this study, for which, the coefficients were taken from Eppley (1972) for autotrophs and Hansen et al. (1997) for heterotrophs (Table 4). For bacteria, Q10 coefficient (used only for remineralization of organic matter r) was assumed to be identical to that of autotrophs. Especially phytoplankton is known to be inhibited at high temperatures (Butterwick et al., 2005), but we had to ignore temperature inhibition in this study, as we are lacking the data required to parameterize such functions (e.g., Jöhnk et al., 2008).

Remaining parameters were either set to values commonly used in similar modelling studies (r, e, m) or manually adjusted based on the qualitative knowledge ($w, p_{j,k}, m^q$).

4.3. Physical model

GOTM is a 1-D hydrodynamic model of a water column based on the Reynolds-averaged Navier-Stokes equations and a repository of turbulence closure models. Details about GOTM can be found in Burchard et al. (2006). For the application of GOTM to Lake Bourget, eddy diffusivity was calculated using $k-\epsilon$ closure using default model parameters. Air-water fluxes were calculated according to the bulk formula of Kondo (1975) and back-radiation was calculated according to Biggami et al. (1995). All the required atmospheric forcing data were provided in hourly resolution. Short wave radiation was calculated by GOTM as a function of cloud cover, solar altitude and albedo correction (Payne, 1972) as described by Rosati and Miyakoda (1988).

In GOTM, the only source term for heat arises from the attenuation of the shortwave radiation I across the water column, described as the sum of photosynthetically non-active and active radiation:

$$I(z) = I_0 a e^{-\frac{z}{\eta_1}} + I_0 (1 - a) e^{-\frac{z}{\eta_2} - \int_z^0 \sum_i k_{c,i} c_i(z') dz'} \quad (18)$$

where I_0 is the short wave radiation at the surface, a is the weighting parameter for the differential attenuation of the red and blue-green wavelength components of the light spectrum, η_1 and η_2 are the corresponding absorption length scales, and c_i (as in Eq. (1)) and $k_{c,i}$ are, respectively the concentration and the specific extinction coefficient of item i , constituting the feedback of the coupled bio-

Table 6

Allometric scaling coefficients for U_{max} , Q_{min} , G_{max} (of form $10^a V^b$) and Q^C (of form aV^b). U_{max} and Q_{min} from §: Edwards et al. (2012) β: Litchman et al. (2009); Q^C from Menden-Deuer and Lessard (2000), where †: protists < 3000 μm^3 ; ‡: diatoms > 3000 μm^3 ; †: dinoflagellates; G_{max} from Hansen et al. (1997) for the original units of $\mu\text{molC}/\text{m}^3/\text{d}$, where ø: all flagellates, đ: all groups.

X_i	U_{max}		Q_{min}		Q^C		G_{max}	
	a	b	a	b	$\log_{10} a$	b	a	b
A_S	-8.4	0.81 §	-10.5	0.86 §	-0.583	.860 †	-	-
A_{PR}	-8.4	0.81 β	-10.5	0.86 β	-0.583	.860 †	-	-
A_L	-7.65	0.45 §	-10.9	1.0 §	-0.933	.881 ‡	-	-
M	-8.4	0.81 §	-10.5	0.86 §	-0.353	.864 †	0.3	-0.3 ø
Z_H, Z_C	-	-	-	-	-	-	-0.04	-0.16 đ

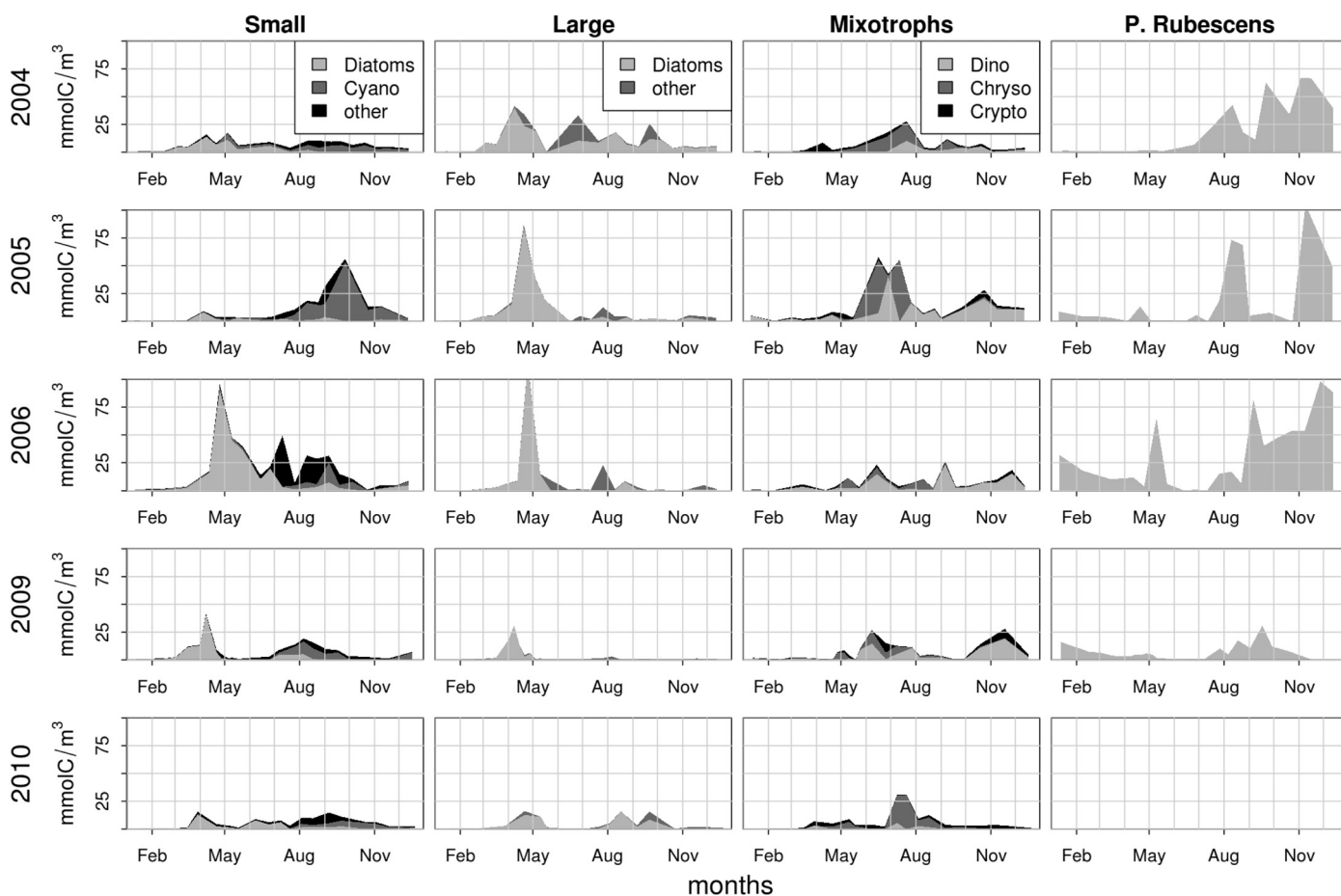


Fig. 3. Measured contribution of major taxonomic classes to each phytoplankton group throughout the simulated years.

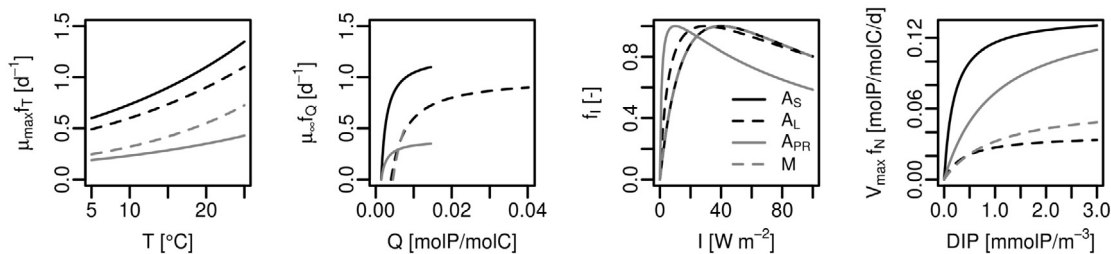


Fig. 4. Limitation functions and their effects on autotrophic functions for each plankton group with the parameter values listed in Tables 3–Table 4. f_T , f_Q , f_I and f_N stand for temperature limitation (Eq. (16)), nutrient limitation of biomass growth (Eq. (3)), light limitation of photosynthesis (Eq. (5)) and nutrient limitation of uptake (Eq. (8)), respectively.

logical model to the physical model. The second term in Eq. (18) corresponds to I_{PAR} (in Eq. (5)). To account for the background turbidity due to suspended material not explicitly accounted for by

the model, Jerlov-IA optical class was assumed, corresponding to $a = 0.62$, $\eta_1 = 0.6$ and $\eta_2 = 20$ (Paulson and Simpson, 1977).

4.4. Model coupling and operation

The biological model was developed within the Framework of Aquatic Biogeochemical Models (FABM Bruggeman and Bolding, 2014). FABM acts as an interface between the biogeochemical model and physical model, GOTM which acts as the host of the biological model, by performing the numerical integration of the advection-diffusion-reaction equations (Eq. (1)). According to the on-line coupling scheme employed; state variables of the biogeochemical model are advected based on the settling rates (ω in Eq. (1)) specified by the biogeochemical model and vertical diffusion rates as a function of eddy diffusivity (K_z in Eq. (1)) and vertical gradients (Eq. (1)); ambient water temperature (T) and (I_{PAR}) estimated by GOTM is provided to the biological model; and in return, absorption of heat (Eq. (18)) is influenced by the concentration of the biological state variables. Through the GOTM-FABM coupler interface (a Fortran namelist file), discretization scheme for advection was chosen as the ULTIMATE QUICKEST algorithm and the source-sink dynamics was chosen to be discretized by the 4th order Runge-Kutta scheme. Simulations were ran with an integration time step of 300 seconds and a vertical resolution of 1 m. Changing the vertical resolution to 0.5 m and time step to 100 seconds was observed to make no difference.

A number of processes that are required for an accurate simulation of the winter mixing are not resolved by the coupled physical-biological model system. These include the variation of the mass and energy content of each vertical layer with depth (i.e., lake hypsography), benthic-pelagic exchange at the lake bottom, various overwintering strategies of plankton, and the pressure sensitivity of the gas vesicles of *P. rubescens*, which determine their ability to regulate their buoyancy later in the season (which itself is also not resolved anyway). Therefore, simulations were started each year shortly before the onset of stratification, precisely on a date when field data that can be used as initial conditions exist. For the initial conditions for temperature, vertically resolved profiles were used. For the initial phytoplankton and zooplankton concentrations, i.e., $X_{i,0}^C$, for which only integrated data respectively from top 20 m and 50 m are available, we assumed that the measured concentrations were homogeneous throughout the water column. For the initial concentration of dissolved nutrients, i.e., DIP_0 , no difference was observed between using vertical profiles and homogeneous distribution (obtained by averaging the vertical profile), so we assumed homogeneous distributions, which facilitated testing the model sensitivity to phosphorus availability in the system. The concentration of initial particulate organic phosphorus, POP_0 was calculated as $POP_0 = TP - DIP_0 - \sum_i X_{i,0}^P$, where TP stands for measured total phosphorus and $X_{i,0}^P = X_{i,0}^C * Q_{max,i}$ implying that the plankton were at their maximum quota, as a result of being exposed to high nutrient concentrations throughout the winter. For all the biological variables, no-flux boundary condition was assumed both for the surface and bottom of the water column.

4.5. Skill assessment metrics

For evaluating the success of the physical model, we used Taylor & Target diagrams (Jolliff et al., 2009). In Target diagrams, standard deviation normalized model bias (B^*), and standard deviation normalized unbiased (calculated from the anomalies around the means) root mean square deviation (RMSD), multiplied by the sign of the difference between the standard deviation of model and observation are mapped on Cartesian coordinates. In Taylor diagrams, correlation coefficients between the observations and simulations, and the standard deviation of the model, normalized to that of the observations (equal at 1) are mapped as, respectively, the angle and radius on polar coordinates.

5. Results

Temporal occurrence and taxonomic composition of each phytoplankton group for the simulated years are shown in Fig. 3. Occurrence of the small algae, A_S do not seem to follow a systematic pattern: while in 2006 and 2009, this group, represented mainly by small diatoms, was the major contributor of the spring blooms, in 2005, mainly consisting of cyanobacteria, they were responsible for an intense autumn bloom and finally in 2004 and 2010 this group made up a relatively low and stable background algal biomass throughout the year. A_L were in most years responsible for the spring blooms with a major contribution by diatoms, but in 2004, they were abundant also throughout the summer and autumn. Majority of mixotrophs, M , appeared in summer, without any obvious systematic pattern with regard to their taxonomic constituents.

Phytoplankton growth and limitation functions with the parameters specified for each group listed in Table 3 are shown in Fig. 4, facilitating a comparison between the groups and understanding the succession patterns shown in Fig. 3. A_S is characterized by highest growth rate and nutrient uptake rates, partially explaining its abundance in spring and autumn. A_L also has relatively high growth rates, but it has significantly slower nutrient uptake rates, explaining its absence in summer. A_{PR} is characterized by the lowest growth rates, explaining its delayed growth in the season in most years, and lowest light requirements and greatest high-irradiance intolerance explaining its growth in deeper layers (Jacquet et al., 2014b). M grow almost as slow as the A_{PR} , and is poor in both light and nutrient acquisition.

Seasonal and spatial distributions of the state variables estimated by the model are in general reasonable, as exemplified for the year 2004 in Fig. 5. As the surface waters warm and thermal stratification develops at around mid-March, the mixed layer becomes confined to the surface layers. This relieves phytoplankton from light limitation, leading to blooms of rapid growing A_S and A_L , and consumption of DIP within the mixed layer. Phytoplankton growth fuels mixotrophs and herbivorous zooplankton, leading to POP production and consequently further growth of mixotrophs. Increasing abundances of herbivorous zooplankton and mixotrophs result in a summer-bloom of carnivorous zooplankton, suppressing, in turn, herbivory and hence, preventing the collapse of A_S . Autumn is dominated by *P. rubescens*, which has been growing since mid-summer and at increasingly deeper layers, reaching to about 15–20 meters towards the end of autumn. The season ends with stratification gradually weakening and mixed-layer extending back to deeper layers.

Comparison of measured and model-estimated concentrations of individual plankton groups, and of water temperature, dissolved inorganic phosphorus, total phytoplankton ($\sum_i A_i$), mixotrophs, total zooplankton ($\sum_i Z_i$), and total phosphorus ($=DIP + POP + \sum_i A_i + M + \sum_i Z_i$); all averaged across the top 20 meters of the water column are provided in Figs. 6 and Fig. 7. The visual comparisons for the same set of variables are complemented by Taylor-Target diagrams (Fig. 8). For the case of water temperature, DIP and TP, for which, depth-resolved data are available, Taylor-Target diagrams made with point-wise comparisons for 0–80 m are given in Fig. 9.

The match between the measured and simulated water temperatures is outstanding. For DIP in the top 20 meters, the spring draw-down, and late-spring replenishment in some years was reproduced, although the latter was underestimated in 2010. The gradual withdrawal of TP throughout the season is also well reproduced. Slightly higher model estimations at the beginning of the simulations reflect uncertainties regarding the phosphorus content of the cells, which we assumed to be at Q_{max} , and the value of Q_{max} especially for *P. rubescens*, which is usually the most abun-

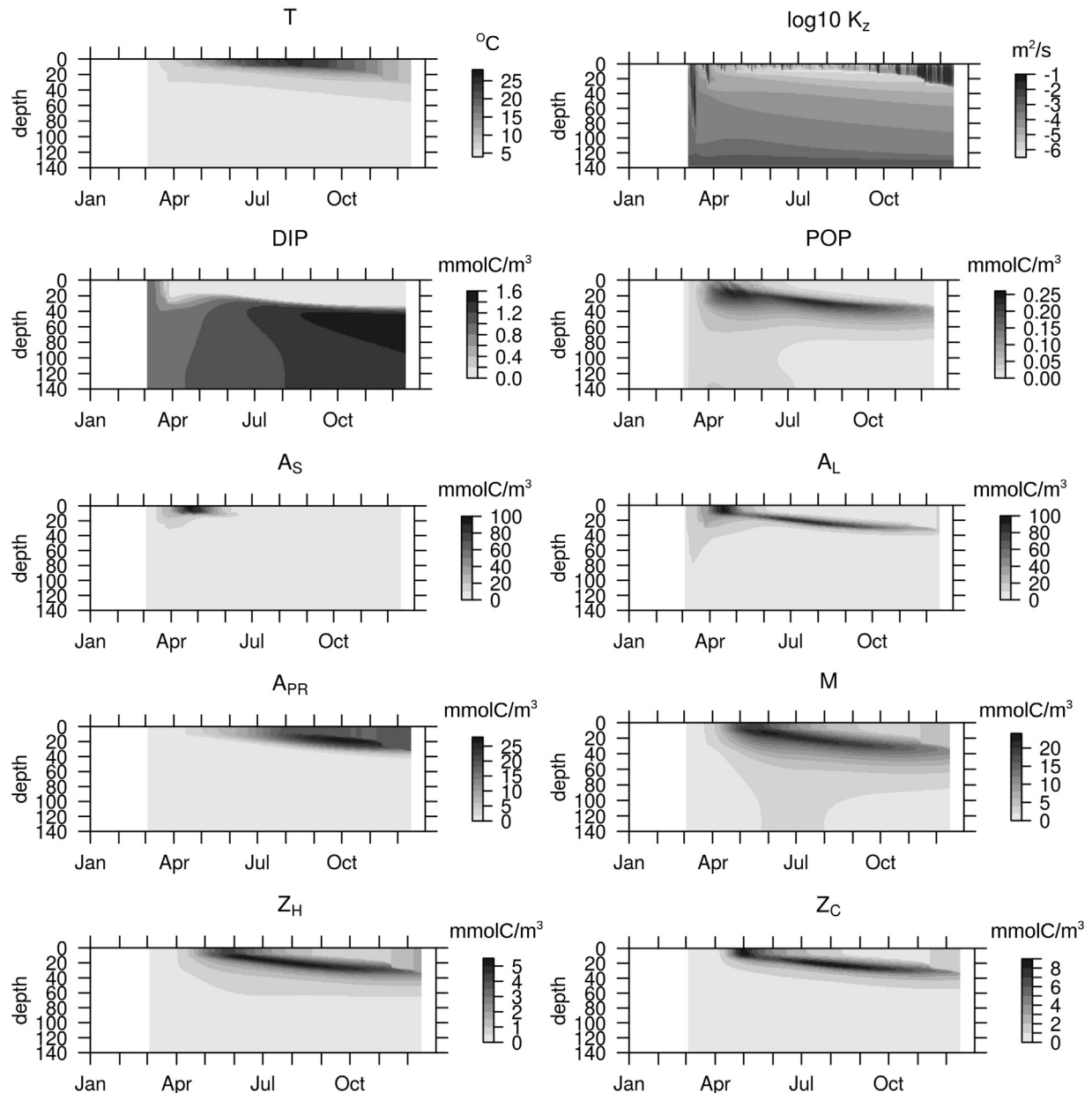


Fig. 5. Spatio-temporal distribution of simulated major variables in 2004.

dant species in the system by the end of winter. Skill metrics for both DIP and TP calculated for the upper 20 m are good (Fig. 8), characterized by near-zero model bias and correlation coefficients at around 0.8.

Model estimates of the lumped plankton groups, namely the phytoplankton, mixotrophs and zooplankton are slightly better than those of individual groups, indicated by lower normalized bias, and modeled variability closer to the observations (Fig. 8). Annual average abundance of all groups are reasonably predicted by the model, indicated by low model bias (Fig. 8). The model also provides a decent estimate of seasonal succession, although some events are reproduced with delays, resulting in phase errors, hence relatively low correlation coefficients and large unbiased RMSD. This is especially true for A_S . An ubiquitous difference between the measured and simulated plankton abundances is the frequency of temporal fluctuations: the simulated trajectories are substantially smoother than the observations, such as those for *P. rubescens*. Inter-annual variability is present in model estimations for some variables, but

for some others, like the mixotrophs and the Z_H , the model seems to be repeating an identical seasonal cycle each year. Seasonal amplitudes of Z_H , M and A_{PR} were underestimated, whereas that of A_S was overestimated, leading to lower standard deviations in comparison to the observations.

Vertical distribution of particularly water temperature, but also the DIP and to a lesser extent, TP are realistically represented, as indicated by the relatively high skill scores attained by the point-wise comparisons (Fig. 9). Depth of the mixed layer, and its seasonal changes throughout the year are accurately represented by the model (Fig. 10). Although the very high nutrient concentrations within the last 10 meters of the water column are not captured (not shown), and the nutrient concentrations at the surface are slightly underestimated, the general features, like the depth of the nutrient-depleted layer and the difference between the DIP concentrations at deeper layers in 2004 and 2010 are reproduced reasonably well (Fig. 10). Relatively low skill score attained by TP seem to be caused

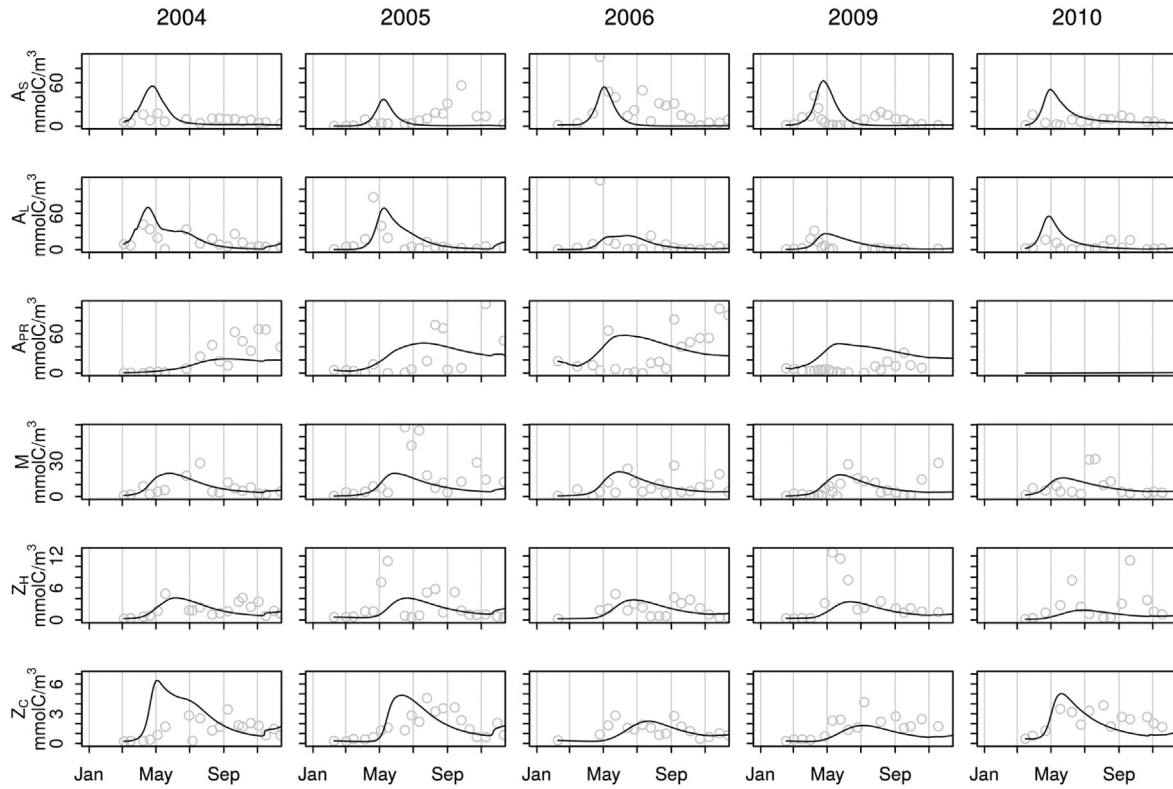


Fig. 6. 0–20 m averaged concentration of simulated (lines) and measured (circles) concentration of plankton groups.

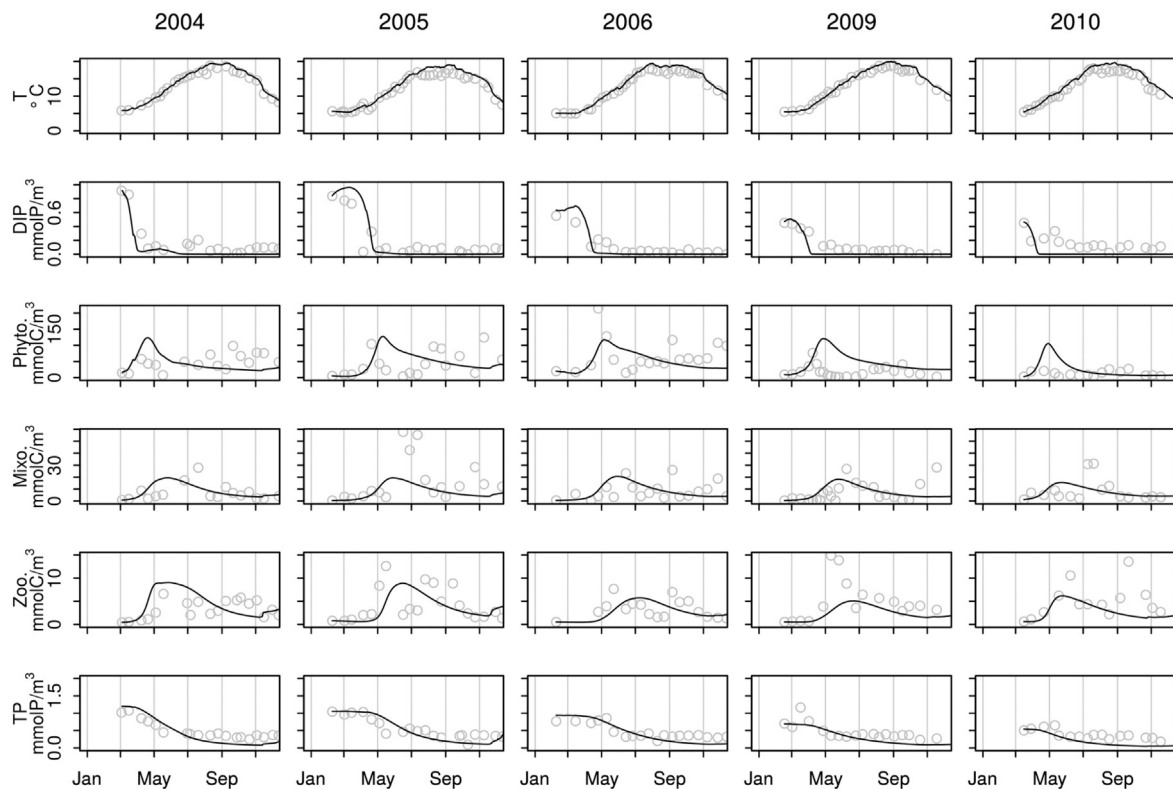


Fig. 7. 0–20 m averaged concentration of simulated (lines) and measured (circles) concentration of biological variables.

by an unrealistic accumulation of organic material near the thermocline (Fig. 10), which is mainly driven by A_{PR} , A_L and M (Fig. 5).

In Jacquet et al. (2014b), it was hypothesized that, among others, two important factors for the disappearance of *P. rubescens* in Lake Bourget in 2010 was decreasing winter-phosphorus con-

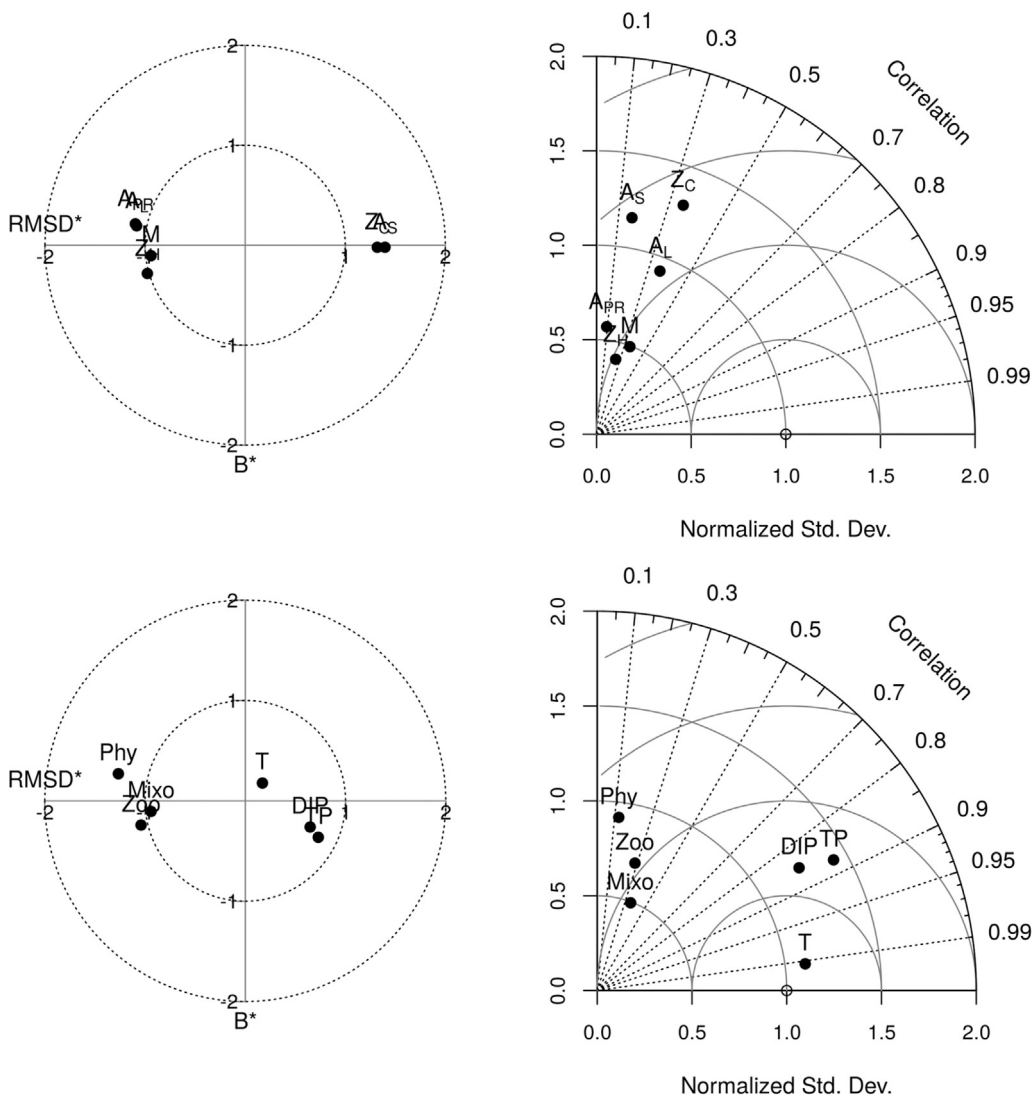


Fig. 8. Target-Taylor diagrams for 0–20 m average concentration of (top) individual plankton groups and (bottom) dissolved phosphorus and total phosphorus, total phytoplankton, total mixotrophs and total zooplankton carbon biomass.

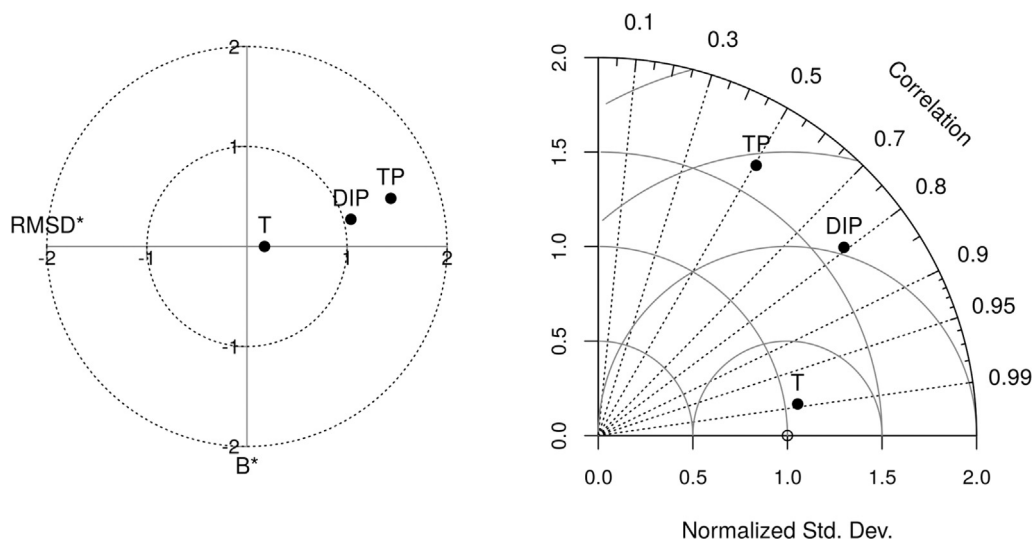


Fig. 9. Target-Taylor diagrams for temperature, dissolved phosphorus and total phosphorus within the upper 80 m, depth-resolution retained, unlike in Fig. 8gr9

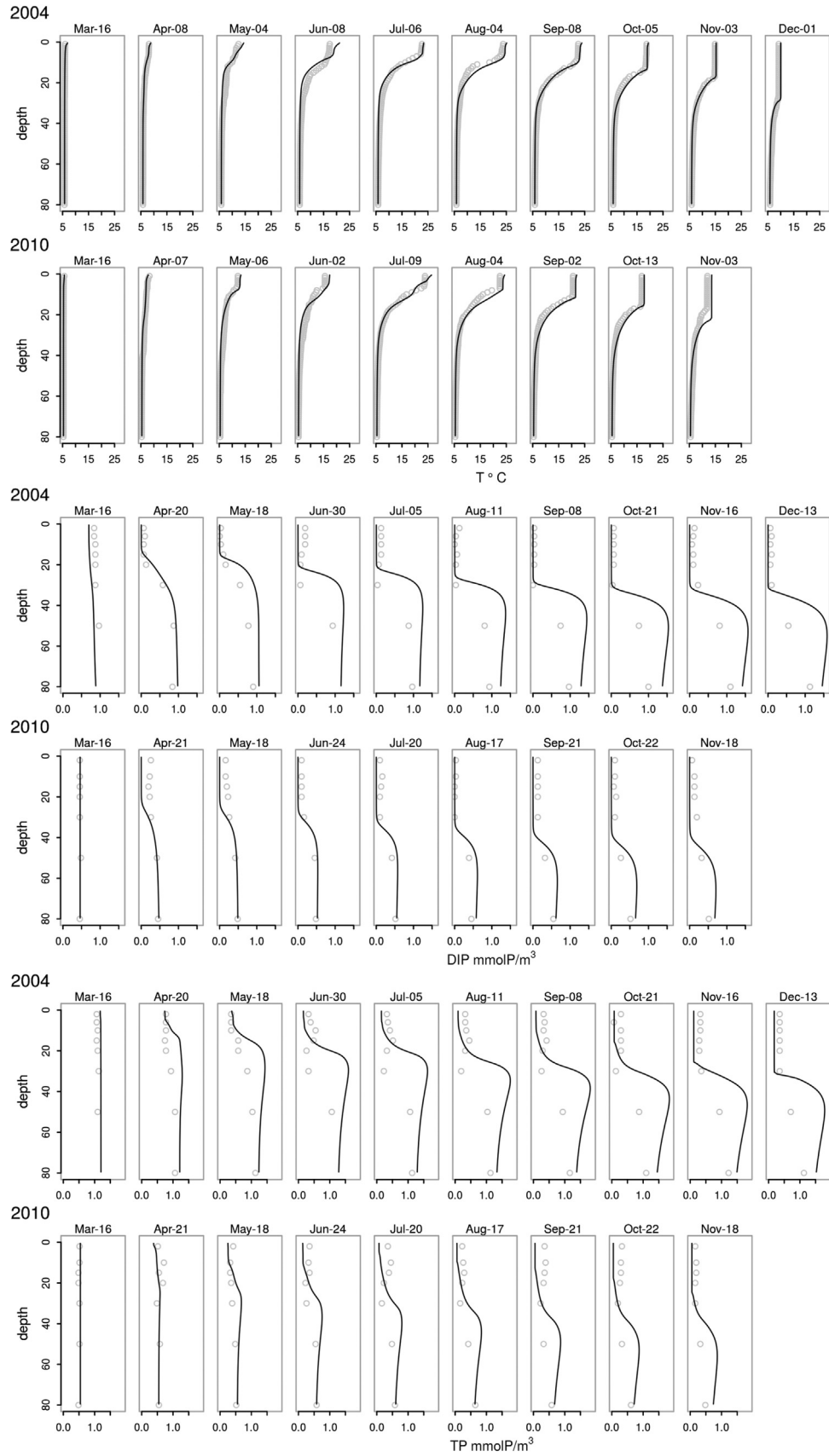


Fig. 10. Simulated (lines) and measured (circles) Temperature, DIP and TP profiles from 2004 and 2010 within the upper 80 m. Only the first measurements in each month are shown. Profiles from identical months in different years are aligned.

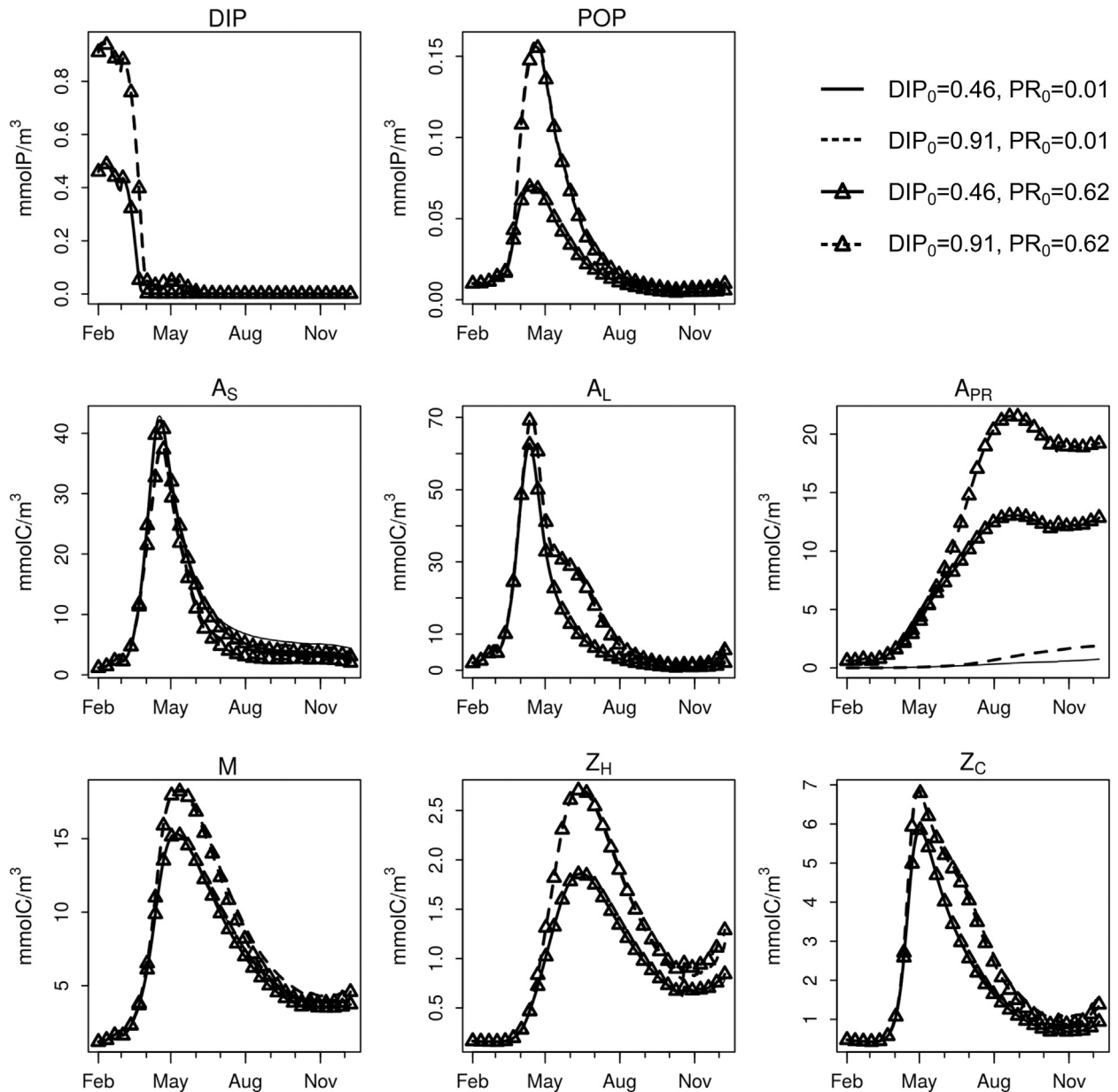


Fig. 11. Surface (0–20 m) average water column average state variables with initial DIP concentration of $DIP_0 = 0.46 \text{ mmolP m}^{-3}$ as in 2010 (solid lines), $DIP_0 = 0.91 \text{ mmolP m}^{-3}$ as in 2004 (dashed lines), in combination with initial *P. rubescens* concentration of $PR_0 = 0.01 \text{ mmolC m}^{-3}$ as (was assumed) in 2010 (no marker) and $PR_0 = 0.62 \text{ mmolC m}^{-3}$ as in 2004 (triangles). Initial conditions for all other variables and meteorological forcing was as in 2010.

centrations and too small winter inoculum. Despite the fact that no *P. rubescens* was detected in the phytoplankton assemblages throughout the year 2010, the model was initiated with a winter inoculum of $10^{-2} \text{ mmolC m}^{-3}$, which is close to the minimum observed concentration in 2004. Starting from this small inoculum, *P. rubescens* biomass did not grow substantially (Fig. 6). In order to gain some insight into the reasons that eliminated *P. rubescens* from the system, a scenario analysis was performed, where the initial, winter concentrations of *P. rubescens* and DIP were replaced with the values observed in 2004 (Fig. 11). Higher initial DIP (0.91 instead of 0.46 mmol/m^3) resulted in slightly higher *P. rubescens* concentrations, although the difference was not appreciable. On the other hand, higher winter inoculum (0.62 instead of 0.01 mmol/m^3) resulted in larger than 10 mmol/m^3 of *P. rubescens* during autumn. Setting both the DIP and A_{PR} concentrations to 2004 values resulted in dynamics very similar to those obtained in 2004, suggesting that other differences between these two years, e.g., with respect to the

meteorological conditions and initial concentration of other plankton groups, were not critical in determining *P. rubescens* dynamics.

6. Discussion

In this study, we described a novel biogeochemical model coupled to a 1-D hydrodynamical model, and its application to Lake Bourget. We demonstrate that the model is able to provide a reasonable representation of the seasonal phosphorus cycle and to some extent, the succession of the plankton groups in this ecosystem. Our scenario analysis suggests that the winter concentration of *P. rubescens* has a determining role for its dynamics in the following growth season.

The model is implemented as three FABM (Bruggeman and Bolding, 2014) modules, which can be coupled at run-time (i.e., without the need for changing and re-compiling the model code): a nutrient module, a detritus module, and a plankton module that can

be placed anywhere along the autotrophy-heterotrophy continuum (Flynn et al., 2012) with the 'autotrophy fraction' parameter ζ , enabled by a generalized formal description of autotrophic and heterotrophic processes (Section 4.1). In the present implementation, the plankton module is coupled six times to describe interactions of three purely autotrophic, two purely heterotrophic and a mixotrophic plankton groups. Realistic representation of spatio-temporal distribution of inorganic and particulate phosphorus, as well as the plankton groups constitute a proof of the concept. These generic modules thus enable description of various food web configurations in run-time and therefore can facilitate site-specific configurations in future studies.

Incorporation of mixotrophy is another novel aspect of the current study, given that mixotrophy has been, with exceptions (e.g., Ward and Follows, 2016), neglected in ecosystem scale model applications. Here, the description of mixotrophy is quite simplistic, relying on the assumption that there exists a linear trade-off between autotrophic and heterotrophic abilities (Crane and Grover, 2010), and the assumption that the parameters of heterotrophic and autotrophic traits reflect the conditions that enforced pure heterotrophy or autotrophy in the meta-analysis data that formed the basis for parameterization in this study. It should be further noted that, in reality, a major carbon and nutrient source for mixotrophs is often bacteria (Mitra et al., 2014), which is not explicitly modelled in this study, but is implicitly represented by the POM pool, P content of which is known, but C content is assumed to be proportional to P by the Redfield ratio. Further resolution of the microbial loop and the organic matter pools in Lake Bourget would be out of the scope of the current study, but constitutes a potential future goal, as with ongoing oligotrophication, relative importance of mixotrophs in the system can be anticipated to increase (Kamjunke et al., 2007; Mitra et al., 2014).

In this study, mixotrophs and herbivorous and carnivorous zooplankton were assigned as individual functional groups based on their position in the food web. *P. rubescens* was assigned as a separate algal group because of its distinctive eco-physiology characterized by low-light tolerance (Walsby and Schanz, 2002), slow growth (Bright and Walsby, 2000), and grazing defense (Kurmayer and Jüttner, 1999) as well as the fact that it represented about half of the phytoplankton assemblage in some years. Previous modelling studies focusing on similarly *P. rubescens*-infested lakes unequivocally assigned *P. rubescens* an own group (Omlin et al., 2001; Copetti et al., 2006; Mieleitner and Reichert, 2008; Carraro et al., 2012). Remaining phytoplankton were separated by size, forming 'small' and 'large' algal groups, given the importance of size in determining light and light utilization traits, among others (Finkel et al., 2010). There exist modelling studies where taxonomic classes were parameterized directly as functional groups (e.g., Jöhnk et al., 2008; Carraro et al., 2012), but categorization based on size, thereby combining different taxonomic classes within a given functional group like in this study is not uncommon (e.g., Mieleitner and Reichert, 2008; Gal et al., 2009; Rinke et al., 2010).

Parameterization of the plankton groups was largely based on allometric relationships and taxonomic properties, inspired by recent meta-analyses (Litchman et al., 2009; Schwaderer et al., 2011; Edwards et al., 2012). This approach was to some extent necessary, due to the lack of information on physiological parameters of the specific plankton species or groups observed in Lake Bourget. On the other hand, we believe that this approach should produce a more consistent and transferable (i.e., applicable to other systems) parameter set than that could be obtained by a pure calibration exercise, which is problematic due to poor parameter identifiability of plankton functional group models (Anderson, 2005; Mieleitner and Reichert, 2008). In this study, parameter tuning was restricted to parameters like zooplankton preferences, sinking rates (of A_L and detritus) and remineralization rates. Setting zooplankton feeding

preferences is a common problem in ecosystem models, as model results are sensitive to different parameterizations (Gentleman et al., 2003), and as the experimental data so far are based on specific prey-predator pairs that are hardly generalizable. For the parameterization of sinking and remineralization rates, we acknowledge potential biases in the form of an underestimation of sinking rates and an overestimation of remineralization rates to compensate the lack of river nutrient fluxes.

Based on the classical variable internal stores model schemes, the storage capacity, Q_{max}/Q_{min} has been shown to have a critical importance in the presence of temporal (Grover, 1991) and/or spatial (Kerimoglu et al., 2012) heterogeneity. Different allometric scalings observed in Q_{max} and Q_{min} for nitrogen, contrasting with similar coefficients in those for phosphorus have been suggested to explain marine diatoms being larger than freshwater diatoms (Litchman et al., 2009). On the other hand, it is questionable whether Q_{max} should be considered as a fixed physiological parameter, as the observed maximum nutrient contents in phytoplankton cells might as well be reflecting the acclimative down-regulation of the uptake rate, which depends on the specific settings, like limitation by other nutrients, supply rates and light limitation, as shown by optimality based model schemes (Pahlow et al., 2013; Wirtz and Kerimoglu, 2016). This might be the reason for lack of robust patterns in distributions of Q_{max} across cell size or taxa, hence, its exclusion from analyses aiming to identify allometric and taxonomic variations in physiological traits (e.g., Litchman et al., 2007; Edwards et al., 2012). In this study, acknowledging the poor understanding of the issue, we assumed a fixed proportionality between Q_{max} and Q_{min} , in order to avoid introducing a potentially strong but unjustified trait that can effect the competitive outcomes.

Overall, the model performance is good, given the limitations of the idealized 1-D approach. Model estimates for water temperature are almost excellent (Figs. 7–10). Average surface concentrations of DIP and TP can be considered to be very good ($r > 0.85$, Fig. 8). The measured DIP concentrations during summer tend to be somewhat higher than the simulations, which might be, to some extent, due to the river fluxes that not represented by the model, however, considering the long water residence time of the lake (about 10 years) there is probably some other mechanism involved. Vertical profiles of DIP, and to a lesser extent, TP within the upper 80 m are quite realistically reproduced by the model. Annual average concentration of plankton groups are well reproduced, indicated by low bias, but the seasonal dynamics is poorly represented, resulting in phase errors, and low correlation coefficients (Fig. 6). Interannual variability of the data is also more pronounced than that of the simulations. Especially *P. rubescens* follows contrasting patterns in different years: in the form of smooth patterns in 2004 and 2009, and very rapid changes in the years 2005 and 2006, which are likely to be related with some vertical or lateral transport mechanism like those induced by internal waves or upwelling events that occur frequently in Lake Bourget (Cuypers et al., 2011), given their low growth rates (Bright and Walsby, 2000) and limited losses imposed by zooplankton (Kurmayer and Jüttner, 1999). On the other hand, their growth at 10–20 m depth (Fig. 5) notably coincides well with the observations in Lake Bourget (Jacquet et al., 2005, 2014b; Le Vu et al., 2011). In reality, this phenomena is usually attributed to buoyancy regulation (Walsby et al., 2004), whereas in this study, no active mobility mechanism has been considered and their sub-surface growth largely reflects the parameterized low-light tolerance and high-light inhibition of the species (Walsby and Schanz, 2002). The depth-dependent mortality we assumed for *P. rubescens* (Eq. (14)) does not play a significant role in the occurrence of such thin layers, whereas it certainly pulls the depth of maximum concentration a few meters upwards. Our preliminary work (not shown) suggest that the thin-layers can be represented by specifying an optimum growth temperature or irra-

diance, however, using a process-based buoyancy regulation model (e.g., Kromkamp and Walsby, 1990) would be more useful for gaining a better understanding of the relevance of the formation of thin layers. Finally, high frequency fluctuations in other variables are not captured, which might be related with extreme river discharge events (Vinçon-Leite et al., 1995) in the system. A 3-D modelling study revealed that in a relatively smaller (surface area: 5 km²) Lake Pusiano, a major flood event caused a significant variation in the horizontal distribution of *P. rubescens* (Carraro et al., 2012). Given that the two major tributaries of Lake Bourget are in the South (Bryhn et al., 2010), and the outflows are in the North, such can be expected in Lake Bourget as well to some extent, but the effects are presumably smaller due to the much smaller quantity of fluxes in relation to the water volume in Lake Bourget in comparison to Lake Pusiano, which has a water residence time of about 1 year (Carraro et al., 2012), i.e., one tenth that of Lake Bourget.

Occurrence of *P. rubescens* is usually attributed to the nutrient availability, when long-term dynamics (Dokulil and Teubner, 2012; Posch et al., 2012) and lakes at different trophic states are considered (Salmaso et al., 2012; Anneville et al., 2015). Within our study period, winter DIP fell from 0.9 to 0.46 mmolP/m³ (corresponding to 27.9 to 14.3 mgP/m³) between 2004 and 2010 (Fig. 1), which does not encompass a large range relative to the above examples. Indeed, our scenario analysis where we used the winter DIP concentration of 2004 for simulating 2010 did not result in a significant difference from the reference simulation of 2010 (Fig. 11). In contrary, when the winter concentration of *P. rubescens* in 2004 was used for simulating 2010, a large *P. rubescens* bloom was formed, unlike the reference simulation of 2010 (Fig. 11). These results suggest that the initial abundances by the end of the winter are highly important for the dynamics of *P. rubescens* within the growth season, which is in line with the findings of Jacquet et al. (2014b), who showed a significant relationship between the winter-spring, spring-summer and summer-autumn biomasses. Qualitatively the same results were obtained when the scenario analysis was repeated with an altered model parameterization (not shown), where, *P. rubescens* was described as a species with slightly stronger resource competition traits (50% lower K_U and 25% higher μ_∞ , given the uncertainties of the allometric scaling of these parameters), and slightly weaker defense against predation (mixotrophs feeding on them with $p_{M,k} = 0.5, 0.4$ and 0.1 for $k = \text{POM}, A_S$ and A_{PR} , given the lacking evidence for the feeding interactions between *P. rubescens* and mixotrophic species in Lake Bourget).

The sensitivity of growing season *P. rubescens* abundance to the initial population size after winter does not simply result from a delayed geometric growth: when the scenario analysis is repeated with a structurally different model where *P. rubescens* is the only autotroph, i.e., not having any competitors, even the scenario with low initial inoculum and phosphorus concentrations results in a substantial bloom with concentrations reaching up to 50 mmolC m⁻³ (Appendix A.2), which is close to the concentrations observed in the years with intense *P. rubescens* occurrences. These findings therefore suggest that the disappearance of *P. rubescens* from Lake Bourget was actually due to competitive exclusion, facilitated by the phenomena called the priority effect (Hodge et al., 1996), in which, the species with higher initial concentrations out-compete their competitors with lower initial concentrations by making the abiotic environment inhabitable by the others. The priority effect has been previously reported from field measurements (Tapolczai et al., 2014) and mesocosm experiments (Sommer and Lewandowska, 2011). Vertical distributions obtained under different scenarios (not shown) suggest that the priority effect is manifested as a bistability of both phytoplankton composition and vertical distribution of phytoplankton biomass (as in Ryabov et al., 2010). When *P. rubescens* start the season from relatively higher concentrations, they end up being the dominant species starting

from summer by forming a dense layer at the metalimnion and thereby prevent the growth of mainly the small species through intensifying the nutrient limitation in the upper layers. To the contrary, when they start from low concentrations, small phytoplankton persist in the surface layers throughout the summer, making it thereby difficult for *P. rubescens* to grow through intensifying light limitation. The self-stabilizing nature of these two alternative states may partially explain the inter-annual variability of the *P. rubescens* abundances commonly observed in various deep lakes (Vinçon-Leite et al., 2002; Salmaso, 2010; Jacquet et al., 2014b; Anneville et al., 2015).

It should be noted that, although the additional *P. rubescens* growth caused by higher initial phosphorus was relatively small, the higher *P. rubescens* concentration by the beginning of winter might be of substantial importance for the dynamics that follow later in the next season, as scenarios with higher initial *P. rubescens* concentrations suggest (Fig. 11). Moreover, the range of phosphorus concentrations in this scenario analysis is relatively small relative to the historical observations in Lake Bourget itself and in other lakes, so it does not imply that phosphorus availability is unimportant for the occurrence of this *P. rubescens*. In contrary, we believe that the long-term decrease of phosphorus in Lake Bourget was a prerequisite for the final disappearance of *P. rubescens* as suggested by (Jacquet et al., 2014b). A model-aided test of this hypothesis can be achieved with a model validated for contrasting conditions with respect to the trophic state and the availability of *P. rubescens* that are observed either in a single lake across a long-term transition, or multiple lakes of different trophic status.

In Lake Bourget (Vinçon-Leite et al., 2002; Jacquet et al., 2014b; Anneville et al., 2015), as well as in other deep lakes like Lake Zurich (Walsby et al., 1998; Posch et al., 2012), Lake Garda (Salmaso, 2010) and Mondsee (Dokulil and Teubner, 2012), the abundance of *P. rubescens* by the end of winter is largely determined by meteorological conditions during winter. In such deep, warm monomictic lakes, cooling in mild winters may end up being insufficient to cause a full overturn, leading to a reduced dilution of the *P. rubescens* concentrations, as well more *P. rubescens* cells survive the winter (Walsby et al., 1998). Beyond the fact that phosphorus reached low concentrations in Lake Bourget, it seems like the coincidence of such a cold winter with a weak autumn population, might be the explanation for the complete elimination of the *P. rubescens* in 2010. Indeed, in 2010, both the autumn and winter air temperatures were among the coldest in the region (Anneville et al., 2015), and *P. rubescens* had a relatively low autumn concentration (Jacquet et al., 2014b, and this study, Fig. 6). In this context, it is worth noting that the warming trend observed in Lake Bourget (Vinçon-Leite et al., 2014) can be expected to further continue given the anticipated warming of especially the winters in the alpine region (Beniston, 2006), possibly promoting the re-establishment of *P. rubescens* in Lake Bourget, given the evidence that warming promoted *P. rubescens* in Lake Zurich (Anneville et al., 2004) and Lake Geneva (Gallina et al., 2017).

In Lake Bourget, mixing does not reach the lake bottom during warm winters, such as in 2007 and 2008, which leads to significantly lower phosphorus concentrations and high *P. rubescens* abundances later in the season (Jacquet et al., 2014b). Therefore an extended model based analysis of plankton succession encompassing the winter dynamics would be highly relevant. Although the model presented in this study can serve as a starting point, several other processes need to be taken into account, including the lake hypsography, benthic-pelagic exchange, overwintering strategies of plankton, and the buoyancy regulation of *P. rubescens*, as well its inhibition through collapsing of gas vesicles under high pressure. Other rare behavior of *P. rubescens* worth considering in future modelling studies include colony formation

behavior and its effect on predation by zooplankton. In this study, we assumed a non-zero but low preference of *P. rubescens* by the herbivorous zooplankton, but the evidence suggests that the grazing rate depends on the colony size (Oberhaus et al., 2007), and there is a significant relationship between the nutrient status and colony size (Jacquet et al., 2014b), suggesting that this preference should not be constant in time and space.

Acknowledgements

This study is a contribution to the PhyCl project and to the observatory of alpine lakes (OLA). Data were made available by SOERE OLA-IS, INRA Thonon les Bains, CISALB and ecoinformatics ORE-INRA team. Authors are grateful to all the technicians, engineers and researchers who have contributed to the monitoring of Lake Bourget. We thank two anonymous referees for their comments. Funding for OK was provided by the University of Savoie Mont Blanc (AAP 2012). OK was additionally supported by the German Research Foundation (DFG) through the priority program 1704 'DynaTrait'.

Appendix A. Composition of functional groups

A.1 Composition of functional groups

Taxonomic classes and stage classes contributing to each zooplankton group are listed in Table A1. Major phytoplankton species in Lake Bourget making up the top ~ 80 % biovolume of each phytoplankton group, and the taxonomic class they belong are listed in Table A2.

Table A1

Composition of zooplankton groups. Daphnia + Diaphanosoma: *Daphnia Hyalina*, *Daphnia Galeata* + *Diaphanosoma brachyurum*; Calanides: *Eudiaptomus gracilis*; Bosmina + Eubosmina: *Bosmina longirostris*, *Eubosmina longispina*, *Eubosmina coregoni*; Cyclops: *Cyclops sp.*, *Cyclops vicinus*, *Cyclops prealpinus*, *Megacyclops viridis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops crassus*; Leptodora: *Leptodora kindtii*; Bythotrephes: *Bythotrephes longimanus*.

Species	% contribution
Z _H (% 57.51):	
Daphnia + Diaphanosoma	52.48
Calanoid adults	15.03
Calanoid cl. 4-5	10.91
Calanoid cl. 1-3	1.81
Calanoid nauplii 1-6	0.02
Bosmina + Eubosmina	13.31
Cyclops cl 1-3	6.01
Cyclops nauplii 1-6	0.43
Z _C (% 42.49):	
Cyclops adults	53.02
Cyclops classes 4-5	26.80
Leptodora	17.81
Bythotrephes	2.371

Table A2

2004–2010 average species composition of phytoplankton (A_S, A_L and A_{PR}) and mixotroph (M) groups, separated by horizontal lines.

Species	Tax.group	%BV	∑%BV
<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	Cyano	13.93	13.93
<i>Fragilaria crotonensis</i>	Diatoms	13.33	27.25
<i>Cyclotella spp</i> >9μm + <i>Stephanodiscus minutulus</i> >7μm	Diatoms	10.48	37.74
<i>Asterionella formosa</i>	Diatoms	5.72	43.45
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	Cyano	5.51	48.97
<i>Pediastrum boryanum</i>	Chloro	5.50	54.47
<i>Rhodomonas minuta</i> var. <i>nannoplanctica</i>	Crypto	5.38	59.84
<i>Cyclotella cyclopuncta</i>	Diatoms	4.96	64.80
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	Cyano	3.61	68.40
<i>Cyclotella costei</i>	Diatoms	3.29	71.69
<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>acus</i>	Diatoms	2.28	73.97
<i>Ankistrodesmus nannoselene</i>	Chloro	2.25	76.22
<i>Erkenia subaequiciliata</i>	Chryso	2.24	78.46
<i>Pseudanabaena limnetica</i>	Cyano	1.98	80.45
<i>Cyclotella bodanica</i> var. <i>lemanensis</i>	Diatoms	22.67	22.67
<i>Diatoma tenuis</i>	Diatoms	17.23	39.90
<i>Mougeotia gracillima</i>	Zygophy.	16.83	56.73
<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>angustissima</i>	Diatoms	8.48	65.21
<i>Aulacoseira islandica</i> subsp. <i>helvetica</i>	Diatoms	5.43	70.64
<i>Stephanodiscus alpinus</i>	Diatoms	4.40	75.04
<i>Stephanodiscus neoastraea</i>	Diatoms	4.14	79.18
<i>Chlamydomonas</i> sp.	Chloro	3.72	82.91
<i>Planktothrix rubescens</i>	Cyano	100.00	100.00
<i>Ceratium hirundinella</i>	Dino	25.82	25.82
<i>Dinobryon divergens</i>	Chryso	17.20	43.01
<i>Rhodomonas minuta</i>	Crypto	14.81	57.82
<i>Cryptomonas</i> sp.	Crypto	6.76	64.58
<i>Dinobryon divergens</i> vide	Chryso	5.49	70.07
<i>Dinobryon sociale</i> var. <i>americanum</i>	Chryso	4.75	74.82
<i>Gymnodinium helveticum</i>	Dino	4.44	79.26
<i>Peridinium willei</i>	Dino	3.51	82.76

A.2 Sensitivity of scenario analysis to the model structure

If the disappearance of *P. rubescens* in 2010 is really associated with the 'priority effect' as claimed in the main text, in the absence of its competitors (other phytoplankton groups), *P. Rubescens* should reach to substantial abundances in 2010, even if starting from a small initial abundance after winter. In order to test this prediction, we performed the scenario analysis with an alternative model structure, in which *P. Rubescens* is the only autotroph available in the system, herbivorous zooplankton (ZH) feeds on *P. Rubescens* and carnivorous zooplankton (ZC) feeds on ZH. Results of the scenario analysis obtained with this simple model structure is qualitatively different than those obtained with the reference model described in the text: initial inoculum of *P. Rubescens* indeed only determines the timing of the bloom, and not the presence/absence (Fig. B1). This analysis suggests that the disappearance of *P. Rubescens* from Lake Bourget is not a simple linear response to the inoculum size, but a case of competitive exclusion facilitated by the priority effect.

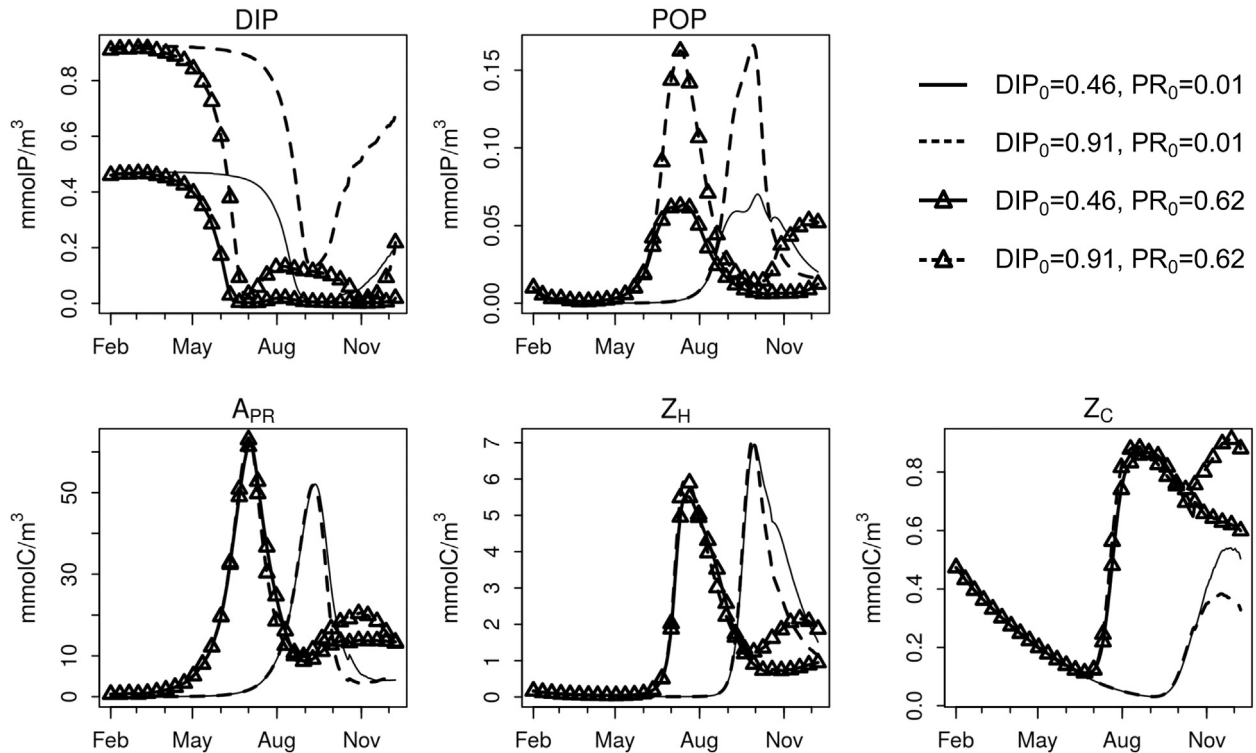


Fig. B1. Surface (0–20 m) average water column average state variables with initial DIP concentration of $DIP_0 = 0.46$ mmolP m^{-3} as in 2010 (solid lines), $DIP_0 = 0.91$ mmolP m^{-3} as in 2004 (dashed lines), in combination with initial *P. rubescens* concentration of $PR_0 = 0.01$ mmolC m^{-3} as (was assumed) in 2010 (no marker) and $PR_0 = 0.62$ mmolC m^{-3} as in 2004 (triangles). Initial conditions for all other variables and meteorological forcing was as in 2010.

References

- Andersen, T., Hessen, D.O., 1991. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 36, 807–814.
- Anderson, T.R., 2005. Plankton functional type modelling: running before we can walk? *J. Plank. Res.* 27, 1073–1081.
- Anneville, O., Domaizon, I., Kerimoglu, O., Rimet, F., Jacquet, S., 2015. Blue-Green Algae in a “Greenhouse Century”? New insights from field data on climate change impacts on cyanobacteria abundance. *Ecosystems* 18, 441–458.
- Anneville, O., Souissi, S., Gammeter, S., Straille, 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. *Freshw. Biol.* 49, 98–115.
- Armstrong, R., 1994. Grazing limitation and nutrient limitation in marine ecosystems: steady state solutions of an ecosystem model with multiple food chains. *Limnol. Oceanogr.* 39, 597–608.
- Beniston, M., 2006. Mountain weather and climate: a general overview and a focus on climatic change in the Alps. *Hydrobiologia* 562, 3–16.
- Berge, T., Chakraborty, S., Hansen, P.J., Andersen, K.H., 2017. Modeling succession of key resource-harvesting traits of mixotrophic plankton. *ISME J.* 11, 212–223.
- Biggiani, F., Marullo, S., Santoleri, R., Schiano, M.E., 1995. Longwave radiation budget in the Mediterranean Sea. *J. Geophys. Res.* 100, 2501.
- Briand, J.F., Jacquet, S., Flinois, C., Avois-Jacquet, C., Maisonneuve, C., Leberre, B., Humbert, J.F., 2005. Variations in the microcystin production of *Planktothrix rubescens* (cyanobacteria) assessed from a four-year survey of Lac du Bourget (France) and from laboratory experiments. *Microb. Ecol.* 50, 418–428.
- Bright, D., Walsby, A., 2000. The daily integral of growth by *Planktothrix rubescens* calculated from growth rate in culture and irradiance in Lake Zürich. *New Phytol.* 146, 301–316.
- Bruggeman, J., Bolding, K., 2014. A general framework for aquatic biogeochemical models. *Environ. Model. Softw.* 61, 249–265.
- Bryhn, A., Girel, C., Paolini, G., Jacquet, S., 2010. Predicting future effects from nutrient abatement and climate change on phosphorus concentrations in Lake Bourget, France. *Ecol. Model.* 221, 1440–1450.
- Burchard, H., Bolding, K., Kühn, W., Meister, A., Neumann, T., Umlauf, L., 2006. Description of a flexible and extendable physical-biogeochemical model system for the water column. *J. Mar. Syst.* 61, 180–211.
- Butterwick, C., Heaney, S.I., Talling, J.F., 2005. Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance. *Freshw. Biol.* 50, 291–300.
- Carraro, E., Guyennon, N., Hamilton, D., Valsecchi, L., Manfredi, E.C., Viviano, G., Salerno, F., Tartari, G., Copetti, D., 2012. Coupling high-resolution measurements to a three-dimensional lake model to assess the spatial and temporal dynamics of the cyanobacterium *Planktothrix rubescens* in a medium-sized lake. *Hydrobiologia* 698, 77–95.
- Chen, B., Liu, H., 2010. Relationships between phytoplankton growth and cell size in surface oceans: Interactive effects of temperature, nutrients, and grazing. *Limnol. Oceanogr.* 55, 965–972.
- Copetti, D., Tartari, G., Morabito, G., Oggioni, A., Legnani, E., 2006. A biogeochemical model of Lake Pusiano (North Italy) and its use in the predictability of phytoplankton blooms: first preliminary results. *J. Limnol.* 65, 59–64.
- Crane, K., Grover, J., 2010. Coexistence of mixotrophs, autotrophs, and heterotrophs in planktonic microbial communities. *J. Theor. Biol.* 262, 517–527.
- Cuyppers, Y., Vinçon-Leite, B., Groleau, A., Tassin, B., Humbert, J.F., 2011. Impact of internal waves on the spatial distribution of *Planktothrix rubescens* (cyanobacteria) in an alpine lake. *ISME J.* 5, 580–589.
- Dokulil, M.T., Teubner, K., 2012. Deep living *Planktothrix rubescens* modulated by environmental constraints and climate forcing. *Hydrobiologia* 698, 29–46.
- Droop, M., 1968. Vitamin B12 and marine ecology. IV. The kinetics of uptake, growth and inhibition in *Monochrysis lutheri*. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 48, 689–733.
- Druart, J.C., Rimet, F., 2008. Protocoles d’analyse du phytoplancton de l’INRA: prélèvement, dénombrement et biovolumes. Technical Report. INRA. Thonon les Bains.
- Dumont, H.J., de Velde, I., Dumont, S., 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19, 75–97.
- Edwards, K.F., Thomas, M.K., Klausmeier, C.A., Litchman, E., 2012. Allometric scaling and taxonomic variation in nutrient utilization traits and maximum growth rate of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 57, 554–566.
- Eppley, R., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.* 70, 1063–1085.
- Ernst, B., Hoeger, S.J., Brien, E.O., Dietrich, D.R., 2009. Abundance and toxicity of *Planktothrix rubescens* in the pre-alpine Lake Ammersee, Germany. *Harmful Algae* 8, 329–342.
- Fasham, M., Ducklow, H., Mckelvie, S., 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *J. Mar. Res.* 48, 591–639.
- Finkel, Z., Beardall, J., Flynn, K., Quigg, A., Rees, T., Raven, J., Raven, J.A., 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *J. Plank. Res.* 32, 119–137.
- Flynn, K., Stoecker, D., Mitra, A., Raven, J., Glibert, P., Hansen, P.J., Graneli, E., Burkholder, J.M., 2012. Misuse of the phytoplankton-zooplankton dichotomy: the need to assign organisms as mixotrophs within plankton functional types. *J. Plank. Res.* 35, 3–11.
- Flynn, K.J., Mitra, A., 2009. Building the “perfect beast”: modelling mixotrophic plankton. *J. Plank. Res.* 31, 965–992.

- Gal, G., Hipsey, M., Parparov, A., Wagner, U., Makler, V., Zohary, T., Zohary, T., 2009. Implementation of ecological modeling as an effective management and investigation tool: Lake Kinneret as a case study. *Ecol. Model.* 220, 1697–1718.
- Gallina, N., Beniston, M., Jacquet, S., 2017. Estimating future cyanobacterial occurrence and importance in lakes: a case study with *Planktothrix rubescens* in Lake Geneva. *Aquatic Sci.* 79, 249–263.
- Gentleman, W., Leising, A., Frost, B., Strom, S., Murray, J., 2003. Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics. *Deep-Sea Res. II* 50, 2847–2875.
- Grover, J., 1991. Resource competition in a variable environment: phytoplankton growing according to the variable-internal-stores model. *Am. Natural.* 138, 811–835.
- Grover, J., 2002. Stoichiometry, herbivory and competition for nutrients: simple models based on planktonic ecosystems. *J. Theoret. Biol.* 214, 599–618.
- Halstvedt, C., Rohrlack, T., Andersen, T., Skulberg, O., Edvardsen, B., 2007. Seasonal dynamics and depth distribution of *Planktothrix* spp. in Lake Steinsfjorden (Norway) related to environmental factors. *J. Plank. Res.* 29, 471–482.
- Hansen, P., Bjørnsen, P., Hansen, B., 1997. Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2–2,000- μ m body size range. *Limnol. Oceanogr.* 42, 687–704.
- Hessen, D.O., Elser, J.J., Sterner, R.W., Urabe, J., 2013. Ecological stoichiometry: an elementary approach using basic principles. *Limnol. Oceanogr.* 58, 2219–2236.
- Hodge, S., Arthur, W., Mitchell, P., 1996. Effects of temporal priority on interspecific interactions and community development. *Oikos* 76, 350–358.
- Hood, R.R., Laws, E.A., Armstrong, R.A., Bates, N.R., Brown, C.W., Carlson, C.A., Chai, F., Doney, S.C., Falkowski, P.G., Feely, R.A., Friedrichs, M.A.M., Landry, M.R., Moore, J.K., Nelson, D.M., Richardson, T.L., Salihoglu, B., Schartau, M., Toole, D.A., Wiggert, J.D., 2006. Pelagic functional group modeling: progress, challenges and prospects. *Deep Sea Res. II* 53, 459–512.
- Jacquet, S., Briand, J.F., Christophe, L., Avois-Jacquet, C., Oberhaus, L., Tassin, B., Vinçon-Leite, B., Paolini, G., Druart, J.C., Anneville, O., Humbert, J.F., 2005. The proliferation of the toxic cyanobacterium *Planktothrix rubescens* following restoration of the largest natural French lake (Lac du Bourget). *Harmful Algae* 4, 651–672.
- Jacquet, S., Domaizon, I., Anneville, O., 2014a. The need for ecological monitoring of freshwaters in a changing world: a case study of Lakes Annecy, Bourget, and Geneva. *Environ. Monit. Assess.* 186, 3455–3476.
- Jacquet, S., Kerimoglu, O., Rimet, F., Paolini, G., Anneville, O., 2014b. Cyanobacterial bloom termination: the disappearance of *Planktothrix rubescens* from Lake Bourget (France) after restoration. *Freshw. Biol.* 59, 2472–2487.
- Jöhnk, K., Huisman, J., Sharples, J., Sommeijer, B., Visser, P., Stroom, J., 2008. Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Glob. Change Biol.* 14, 495–512.
- Jolliff, J., Kindle, J., Shulman, I., Penta, B., Friedrichs, M., Helber, R., Arnone, R., 2009. Summary diagrams for coupled hydrodynamic-ecosystem model skill assessment. *J. Mar. Syst.* 76, 64–82.
- Kamjunke, N., Heinrichs, T., Gaedke, U., 2007. Phosphorus gain by bacterivory promotes the mixotrophic flagellate *Dinobryon* spp. during re-oligotrophication. *J. Plank. Res.* 29, 39–46.
- Kerimoglu, O., Straile, D., Peeters, F., 2012. Role of phytoplankton cell size on the competition for nutrients and light in incompletely mixed systems. *J. Theor. Biol.* 300, 330–343.
- Kerimoglu, O., Straile, D., Peeters, F., 2013. Seasonal, inter-annual and long term variation in top-down versus bottom-up regulation of primary production. *Oikos* 122, 223–234.
- Kjørboe, T., 2011. How zooplankton feed: mechanisms, traits and trade-offs. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 86, 311–339.
- Kondo, J., 1975. Air-sea bulk transfer coefficients in diabatic conditions. *Bound. Layer Meteorol.* 9, 91–112.
- Konopka, A., 1982. Buoyancy regulation and vertical migration by *Oscillatoria rubescens* in Crooked Lake, Indiana. *Br. Phycolog. J.* 427–442.
- Kromkamp, J., Walsby, A.E., 1990. A computer model of buoyancy and vertical migration in cyanobacteria. *J. Plank. Res.* 12, 161–183.
- Kurmayr, R., Jüttner, F., 1999. Strategies for the co-existence of zooplankton with the toxic cyanobacterium *Planktothrix rubescens* in Lake Zürich. *J. Plank. Res.* 21, 659–683.
- Le Vu, B., Vinçon-Leite, B., Lemaire, B., Bensoussan, N., Calzas, M., Drezen, C., Al, E., 2011. High-frequency monitoring of phytoplankton dynamics within the European water framework directive: application to metalimnetic cyanobacteria. *Biogeochemistry* 106, 229–242.
- Litchman, E., Klausmeier, C.A., Schofield, O.M., Falkowski, P.G., 2007. The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. *Ecol. Lett.* 10, 1170–1181.
- Litchman, E., Klausmeier, C.A., Yoshiyama, K., 2009. Contrasting size evolution in marine and freshwater diatoms. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 2665–2670.
- Litchman, E., Pinto, P.D.T., Klausmeier, C.A., Thomas, M.K., Yoshiyama, K., 2010. Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Hydrobiologia* 653, 15–28.
- Menden-Deuer, S., Lessard, E., 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol. Oceanogr.* 45, 569–579.
- Mieleitner, J., Reichert, P., 2008. Modelling functional groups of phytoplankton in three lakes of different trophic state. *Ecol. Model.* 211, 279–291.
- Mitra, A., Flynn, K.J., Burkholder, J.M., Berge, T., Calbet, A., Raven, J.A., Graneli, E., Glibert, P.M., Hansen, P.J., Stoecker, D.K., Thingstad, F., Tillmann, U., Våge, S., Wilken, S., Zubkov, M.V., 2014. The role of mixotrophic protists in the biological carbon pump. *Biogeosciences* 11, 995–1005.
- Morel, F., 1987. Kinetics of nutrient uptake and growth in phytoplankton. *J. Phycol.* 23, 137–150.
- Naselli-Flores, L., Barone, R., Chorus, I., Kurmayr, R., 2007. Toxic cyanobacterial blooms in reservoirs under a semiarid mediterranean climate: the magnification of a problem. *Environ. Toxicol.* 22, 399–404.
- Oberhaus, L., Gelinias, M., Pinel-Alloul, B., Ghadouani, A., Humbert, J.F., 2007. Grazing of two toxic *Planktothrix* species by *Daphnia pulex*: potential for bloom control and transfer of microcystins. *J. Plank. Res.* 29, 827–838.
- Omlin, M., Reichert, P., Forster, R., 2001. Biogeochemical model of Lake Zürich: model equations and results. *Ecol. Model.* 141, 77–103.
- Oubelkheir, K., Sciandra, A., Babin, M., 2005. Bio-optical and biogeochemical properties of different trophic regimes in oceanic waters. *Limnol. Oceanogr.* 50, 1795–1809.
- Padisák, J., Hajnal, É., Krienitz, L., Lakner, J., Úveges, V., 2010. Rarity, ecological memory, rate of floral change in phytoplankton and the mystery of the Red Cock. *Hydrobiologia* 653, 45–64.
- Pahlow, M., Dietze, H., Oschlies, A., 2013. Optimality-based model of phytoplankton growth and diazotrophy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 489, 1–16.
- Paulson, C., Simpson, J., 1977. Irradiance measurements in the upper ocean. *J. Phys. Oceanogr.* 7, 952–956.
- Payne, R.E., 1972. Albedo of the Sea Surface. *J. Atmos. Sci.* 29, 959–970.
- Posch, T., Salcher, M.M., Pernthaler, J., 2012. Harmful filamentous cyanobacteria favoured by reduced water turnover with lake warming. *Nat. Clim. Change* 2, 809–813.
- Rinke, K., Yeates, P., Rothhaupt, K.O., 2010. A simulation study of the feedback of phytoplankton on thermal structure via light extinction. *Freshw. Biol.* 55, 1674–1693.
- Robson, B.J., 2014. When do aquatic systems models provide useful predictions, what is changing, and what is next? *Environ. Model. Softw.* 61, 287–296.
- Rosati, A., Miyakoda, K., 1988. A general circulation model for upper ocean simulation. *J. Phys. Oceanogr.* 18, 1601–1626.
- Ryabov, A., Rudolf, L., Blasius, B., 2010. Vertical distribution and composition of phytoplankton under the influence of an upper mixed layer. *J. Theor. Biol.* 263, 120–133.
- Salmaso, N., 2010. Long-term phytoplankton community changes in a deep subalpine lake: responses to nutrient availability and climatic fluctuations. *Freshw. Biol.* 55, 825–846.
- Salmaso, N., Buzzi, F., Garibaldi, L., Morabito, G., Simona, M., 2012. Effects of nutrient availability and temperature on phytoplankton development: a case study from large lakes south of the Alps. *Aquatic Sci.* 74, 555–570.
- Schwaderer, A., Yoshiyama, K., de Tezanos Pinto, P., Swenson, N.G., Klausmeier, C., Litchman, E., Litchman, E., 2011. Eco-evolutionary differences in light utilization traits and distributions of freshwater phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 56, 589–598.
- Shimoda, Y., Arhonditsis, G., 2016. Phytoplankton functional type modelling: Running before we can walk? A critical evaluation of the current state of knowledge. *Ecol. Model.* 320, 29–43.
- Sommer, U., Adrian, R., Domis, L.D.S., Elser, J.J., Gaedke, U., Ibelings, B., Jeppesen, E., Lüring, M., Molinero, J.C., Mooij, W.M., Donk, E.V., Winder, M., 2012. Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) Model: mechanisms driving plankton succession. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 43, 429–448.
- Sommer, U., Lewandowska, A., 2011. Climate change and the phytoplankton spring bloom: Warming and overwintering zooplankton have similar effects on phytoplankton. *Glob. Change Biol.* 17, 154–162.
- Steele, J., Henderson, E., 1992. The role of predation in plankton models. *J. Plank. Res.* 14, 157–172.
- Straile, D., 1997. Gross growth efficiencies of protozoan and metazoan zooplankton and their dependence on food concentration, predator-prey weight ratio, and taxonomic group. *Limnol. Oceanogr.* 42, 1375–1385.
- Tapolczai, K., Anneville, O., Padisák, J., Salmaso, N., Morabito, G., Zohary, T., Tadoléki, R., Rimet, F., 2014. Occurrence and mass development of *Mougeotia* spp. (Zygnemataceae) in large, deep lakes. *Hydrobiologia* 745, 17–29.
- Terseleer, N., Bruggeman, J., Lancelot, C., Gypens, N., 2014. Trait-based representation of diatom functional diversity in a plankton functional type model of the eutrophied southern North Sea. *Limnol. Oceanogr.* 59, 1958–1972.
- Thingstad, T., Havskum, H., Garde, K., Riemann, B., 1997. On the strategy of 'eating your competitor': a mathematical analysis of algal mixotrophy. *Ecology* 77, 2108–2118.
- Vinçon-Leite, B., Lemaire, B.J., Khac, V.T., Tassin, B., 2014. Long-term temperature evolution in a deep sub-alpine lake, Lake Bourget, France: how a one-dimensional model improves its trend assessment. *Hydrobiologia* 731, 49–64.
- Vinçon-Leite, B., Tassin, B., Druart, J.C., 2002. Phytoplankton variability in Lake Bourget: phytoplankton dynamics and meteorology. *Lakes Reserv.* 7, 93–102.
- Vinçon-Leite, B., Tassin, B., Jaquet, J.M., 1995. Contribution of mathematical modeling to lake ecosystem understanding: Lake Bourget (Savoie, France). *Hydrobiologia* 300/301, 433–442.
- Walsby, A., Avery, A., Schanz, F., 1998. The critical pressures of gas vesicles in *Planktothrix rubescens* in relation to the depth of winter mixing in Lake Zurich, Switzerland. *J. Plank. Res.* 20, 1357–1375.
- Walsby, A.E., Ng, G., Dunn, C., Davis, P.A., 2004. Comparison of the depth where *Planktothrix rubescens* stratifies and the depth where the daily insolation supports its neutral buoyancy. *New Phytol.* 162, 133–145.
- Walsby, A.E., Schanz, F., 2002. Light-dependent growth rate determines changes in the population of *Planktothrix rubescens* over the annual cycle in Lake Zürich, Switzerland. *New Phytol.* 154, 671–687.

- Ward, B., Dutkiewicz, S., Jahn, O., Follows, M.J., 2012. [A size-structured food-web model for the global ocean](#). *Limnol. Oceanogr.* 57, 1877–1891.
- Ward, B.A., Follows, M.J., 2016. [Marine mixotrophy increases trophic transfer efficiency, mean organism size, and vertical carbon flux](#). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 2958–2963.
- Wirtz, K., Kerimoglu, O., 2016. [Optimality and variable co-limitation controls autotrophic stoichiometry](#). *Front. Ecol. Evol.*
- Wirtz, K.W., 2013. [Mechanistic origins of variability in phytoplankton dynamics: Part I: niche formation revealed by a size-based model](#). *Mar. Biol.* 160, 2319–2335.

Résumé

La qualité des services écosystémiques qu'offrent les lacs est liée à la structure et au fonctionnement de leur écosystème. Protéger leur masse d'eau est devenu un objectif global qui requiert une meilleure compréhension de leur fonctionnement, un suivi et une évaluation de leur qualité. Expliquer les hétérogénéités spatio-temporelles des variables physico-chimiques et du phytoplancton est un problème récurrent rencontré en écologie et en hydrobiologie. Comprendre la dynamique de ces hétérogénéités est aussi un prérequis essentiel pour évaluer, protéger et restaurer objectivement les écosystèmes lacustres. En ce qui concerne la surveillance, les hétérogénéités spatio-temporelles introduisent des incertitudes sur la représentativité des mesures par rapport à l'entièreté de la masse d'eau qui est donc discutable et doit être vérifiée. En Europe, la directive cadre sur l'eau (DCE) initiée en 2000 définit un cadre pour la gestion et la protection des eaux. La classification des masses d'eau en fonction de leur état écologique est un point important dans l'implémentation de cette directive. Pour les lacs et les retenues, l'évaluation de cet état écologique est basée sur des paramètres biologiques, physico-chimiques et hydromorphologiques. Les indicateurs liés au phytoplancton et aux paramètres physico-chimiques sont calculés à partir de quatre prélèvements réalisés pendant la période d'activité biologique pour une année sur un plan de gestion de six ans.

Dans ce contexte, la modélisation tridimensionnelle (3D) et la prise en compte des forçages qui conduisent aux hétérogénéités spatio-temporelles est une condition préalable nécessaire tant en limnologie appliquée que théorique. Cette thèse aborde la complexité du fonctionnement des lacs et la capacité des modèles 3D à reproduire leur fonctionnement. L'apport de la modélisation 3D est présenté i) pour la compréhension du fonctionnement de lacs de différentes tailles, ii) couplée aux observations satellitaires, pour l'étude de l'influence des forçages par le vent et de l'hydrodynamique sur l'abondance et la distribution spatiale de phytoplancton, iii) dans le cadre de la DCE, pour l'évaluation des incertitudes d'une évaluation de l'état écologique d'un plan d'eau. Pour cela, deux modèles 3D ont été créés et analysés, un pour le lac de Créteil (42 ha) et un autre pour le Léman (580 km²). Celui du lac de Créteil a été validé à partir de données à hautes fréquences acquises en trois points du lac. Il reproduit correctement son hydrodynamique complexe, sa structure thermique, l'alternance entre les périodes de stratification et les épisodes de mélange, ainsi que les ondes internes. Le modèle du Léman a été validé en utilisant des données mensuelles et bimensuelles en deux stations de prélèvement du lac. Il reproduit aussi correctement son hydrodynamique et la variabilité saisonnière de paramètres physico-chimiques et biologiques. Les résultats des simulations mettent en avant les mécanismes physiques et hydrodynamiques responsables de l'apparition de sites où la biomasse de phytoplancton observée est plus élevée. Dans le cadre de la DCE, ces résultats montrent aussi une variabilité spatiale importante des sous-états écologiques basés sur les différents paramètres qui dépendent du choix des dates des campagnes de mesure et du point d'échantillonnage. Ces résultats ont aussi été utilisés pour estimer la représentativité d'une station de prélèvement. Les résultats de cette thèse i) confirment que le fonctionnement des plans d'eau de toute taille est complexe et que les processus physiques génèrent des hétérogénéités spatio-temporelles, ii) suggèrent que le vent et l'hydrodynamique influencent significativement l'abondance et la distribution spatiale du phytoplancton et que iii) ces hétérogénéités peuvent biaiser notre estimation du statut écologique des plans d'eau dans le cadre de la DCE.

Mots clés : Lac, hydrodynamique, écologie, modélisation tridimensionnelle, hétérogénéité spatio-temporelle, directive cadre sur l'eau.

Abstract

The quality of ecosystem services provided by lakes is related to the ecosystem structure and functioning. Protecting water bodies is therefore a global goal that requires a better understanding of their function, a monitoring and a water quality assessment. Explaining spatio-temporal heterogeneities of physico-chemical parameters and phytoplankton has been a recurrent ecological and hydrobiological issue. Understanding the dynamics of these heterogeneities is an essential prerequisite for objectively assessing, protecting and restoring freshwater ecosystems. Moreover, three-dimensional (3D) and taking into account and drivers of these heterogeneities are essential prerequisites for theoretical and applied limnology. Concerning the monitoring, spatio-temporal heterogeneities are responsible of uncertainties on the representativeness of the data versus the whole lake which might be questionable and needs to be verified. In Europe, the Water Framework Directive (WFD) initiated in 2000 defines a framework for managing and protecting water bodies in Europe. The classification of water bodies into ecological status is a key issue for the implementation of that framework. For lakes and reservoirs, the assessment of this status is based on biological, physico-chemical and hydro-morphological indicators. Physico-chemical and phytoplankton indicators are calculated based on four observations at a unique sampling station over the growing season, this evaluation being assessed one year for a six-year management plan.

In this context, this thesis focuses on the complexity of lakes functioning and the capability of three-dimensional (3D) models to reproduce their functioning. The contribution of 3D models is presented i) for understanding the functioning of lakes of different sizes, ii) coupled to satellite observations, for studying of the influence of wind forcing and hydrodynamics on phytoplankton abundance and spatial heterogeneities, iii) in the context of the WFD, for assessing uncertainties in the lake ecological status assessment. To do that, two 3D models have been created and analyzed, one for Lake Créteil (42 ha) and another for Lake Geneva (580 km²). Lake Créteil 3D model was validated by using high frequency data recorded at three stations. It reproduces well the complex hydrodynamic functioning of the lake, its thermal structure, the alternation between thermal stratification episodes and mixing events, and internal waves. Lake Geneva 3D model was validated by using monthly and bimonthly data at two stations. It reproduces also properly the hydrodynamic functioning of the lake and the seasonal variability of biological and physico-chemical parameters. Simulation results highlight physical and hydrodynamic mechanisms responsible for the occurrence of seasonal hot-spots in phytoplankton abundance. In the context of the WFD, simulation results show also a strong spatial variability of lake ecological status depending on the timing of the four sampling dates as well as the location of the sampling station. These results were also used to assess to representativeness of sampling stations. The results of this thesis suggest that i) the functioning of lakes of different sizes is complex and physical processes generates spatio-temporal heterogeneities, ii) wind and hydrodynamics influence the abundance and the spatial distribution of phytoplankton et iii) spatio-temporal heterogeneities can bias our evaluation of lake ecological status in the WFD.

Key words: Lake, hydrodynamics, ecology, three-dimensional modeling, spatio-temporal heterogeneity, water framework directive.