

Rapport final
sur
L'étude lourde du lac du Bourget
(2004-2005)

Coordinateur
J.F. Humbert



UMR CARTELL
INRA Thonon - Université de Savoie

PREAMBULE & REMERCIEMENTS

La rédaction de ce rapport a été coordonnée par **J.F. Humbert** (UMR CARRTEL de Thonon et Institut Pasteur de Paris) avec l'aide de **S. Jacquet** et **O. Anneville** (UMR CARRTEL de Thonon)

Les principaux rédacteurs des différents chapitres ont été :

- Introduction (**J.F. Humbert**)
- Historique (**D. Fontvieille**)
- Synthèse des résultats (**J.F. Humbert & S. Jacquet**)
- Compartiment physico-chimique (**J. Lazzarotto**)
- Boucle microbienne (**S. Jacquet & I. Domaizon**)
- Compartiment phytoplanctonique (**J.C. Druart & J.F. Humbert**)
- Compartiment zooplanctonique (**O. Anneville**)
- Intégration des différents résultats (**J.F. Humbert**)
- Statut trophique (**J.F. Humbert**)
- Indicateurs de l'état écologique (**J.F. Humbert**)
- Scénarios évolutifs (**J.F. Humbert**)

Ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'apport de **G. Paolini** (Cellule Technique du Lac du Bourget)

Il a aussi reposé sur le travail technique de :

- **P. Perney** (UMR CARRTEL)
- **J.P. Bosse** (UMR CARRTEL)
- **B. Le Berre** (UMR CARRTEL)
- **U. Dorigo** (UMR CARRTEL)
- **L. Lainé** (UMR CARRTEL)

Les auteurs remercient l'ensemble des personnes ayant contribué à améliorer la qualité de ce rapport et particulièrement M. **X. Gayte** (Conservatoire du Patrimoine Naturel de la Savoie) et M. **G. Riba** (et ses collègues de l'Agence de l'Eau RMC).

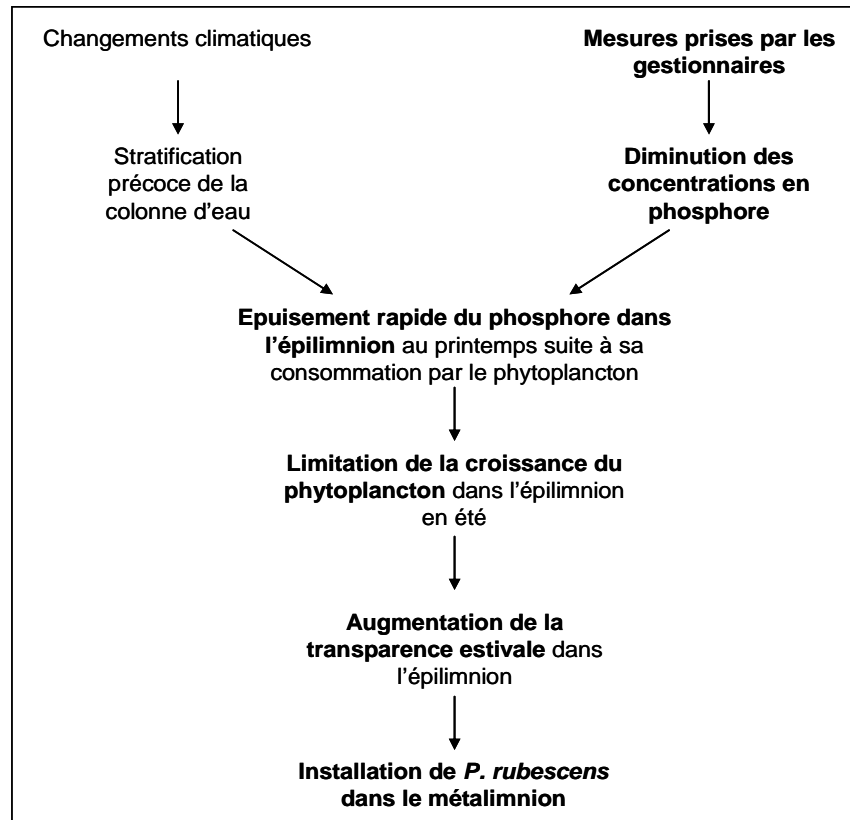
Enfin, ils adressent aussi leurs remerciements les plus vifs à M. **R. Jalinoux** (CISALB) pour l'animation efficace et la gestion administrative de ces travaux, de même qu'à M. **M. Dantin** (Président du Contrat de Bassin Versant du lac du Bourget) pour son intérêt constant pour ces études, ainsi que pour ses remarques et questions pertinentes.

Synthèse courte de l'étude

Les résultats de ce suivi du Lac du Bourget réalisé en 2004-2005 et leur comparaison avec les données antérieures mais également avec les informations disponibles sur d'autres lacs, ont permis de montrer que **le lac du Bourget se situe dans état transitoire, pouvant être qualifié de mésotrophe**. Cet état transitoire est attesté par les réponses obtenues sur les différents compartiments étudiés dans le lac. Parmi ces réponses, il faut retenir que :

- **Les concentrations en phosphore** sont limitantes pour la croissance du phytoplancton en période estivale et automnale et **sont caractéristiques des milieux mésotrophes**. En revanche, ces **concentrations sont stables** depuis une dizaine d'année et elles se situent à des **niveaux encore suffisamment élevés** pour permettre à certaines espèces phytoplanctoniques de se développer en quantité importante.
- La **communauté phytoplanctonique** (microalgues et cyanobactéries) a subi depuis 10 ans de profondes modifications. Cette communauté est désormais **dominée pendant une large partie de l'année par la cyanobactérie toxique *Planktothrix rubescens***. Cette espèce qui peut former des biomasses importantes, perturbe les usages du Lac. Paradoxalement, elle est **indicatrice d'une amélioration de la qualité des eaux du Bourget** puisque son développement s'explique en partie par la diminution des concentrations en nutriments,
- La **communauté microbienne** (autres que les espèces phytoplanctoniques considérées ci-dessus) se caractérise à la fois par la **présence d'espèces indicatrices d'une réoligotrophisation** du milieu (notamment dans la communauté de ciliés et de flagellés), **et par une faible représentation des picocyanobactéries**, ce qui constitue en revanche, un **caractère d'eutrophisation** assez marqué.
- Enfin, la **communauté zooplanctonique ne se différencie pas de celles des autres lacs alpins** et ne nous renseigne pas sur l'état trophique du lac.

Depuis la dernière enquête menée en 1995-96, l'événement majeur survenu dans le lac du Bourget et donc l'installation de la cyanobactérie toxique *P. rubescens*. Cette espèce constitue une source de nuisances pour les usages de ce lac (production d'eau potable, pêche...) traduit aussi, paradoxalement, une amélioration de la qualité de ses eaux selon un mécanisme qui est décrit dans le schéma ci-dessous.



Pour espérer réduire les proliférations de *P. rubescens*, il faut que les concentrations en phosphate descendent sous le seuil des 15-20 $\mu\text{g/L}$, comme le suggèrent les résultats obtenus dans d'autres lacs ayant connu ce phénomène.

Cet objectif nécessite de **poursuivre les efforts pour un contrôle encore plus efficace des apports en nutriments dans le lac**, sachant que les suivis de la Leysse et le Sierroz montre que ceux-ci surviennent en quelques crues. Cependant, même si les flux entrant diminuent significativement, **le temps nécessaire pour obtenir une réduction significative des concentrations en nutriments sera certainement assez long** en raison **du faible taux de renouvellement des eaux du lac et de l'existence de relargage de phosphore depuis les sédiments**. La quantité de phosphore accumulée dans les strates sédimentaires pendant les années d'eutrophisation est en effet considérable et elle peut, sous certaines conditions (notamment d'anoxie), contribuer à ré-alimenter la colonne d'eau en cet élément. Une première estimation suggère que près de 50 % du phosphore utilisé par le phytoplancton du Bourget pourrait provenir de ce processus, mais cette valeur est encore assez imprécise et elle mériterait un travail spécifique pour être confirmée.

Sommaire

Introduction générale	1
Synthèse des résultats	6
Rappels historiques	20
Etude physico-chimique des eaux du lac et des apports	35
Composition et dynamique des communautés phytoplanctoniques	77
Dynamique et fonctionnement de la boucle microbienne	107
Composition et dynamique saisonnière de la communauté zooplanctonique	157
Discussion	174
Analyse intégrée des résultats	175
Etat trophique du lac	184
Indicateurs de l'évolution de la qualité des eaux	189
Evolution prévisible du lac	193

INTRODUCTION GENERALE

Ce rapport présente l'ensemble des données portant sur l'évaluation de la qualité physico-chimique et biologique des eaux du lac du Bourget. Il fait suite à deux enquêtes précédentes, dont celle très complète réalisée en 1995-1996, ce qui permet de dresser une évolution globale du fonctionnement de ce lac dans un contexte local et général de changements globaux. Ces derniers concernent surtout, pour les grands écosystèmes aquatiques, l'évolution du climat qui est marquée par un réchauffement significatif des températures (de l'air et de l'eau), notamment en hiver, et les apports en polluants issus du bassin versant. Si les pollutions par excès de composés minéraux (phosphore et azote) sont de mieux en mieux maîtrisées dans de nombreux écosystèmes aquatiques (tout au moins dans les pays développés), il n'en est pas de même pour les polluants de nature organique (les pesticides en général) sans que l'on soit cependant capables, à ce jour, d'en mesurer véritablement les effets à l'échelle d'un lac.

Cette étude réalisée en 2004-2005 est aussi particulièrement intéressante dans une perspective d'évaluation à son terme, des effets sur la qualité et le fonctionnement de cet écosystème, du contrat « Grand Lac ». Ce programme qui s'étale sur la période 1999-2015, s'inscrit très clairement dans une démarche de développement durable du territoire du lac du Bourget et il est porté par de nombreux acteurs : les 61 communes du bassin versant et leurs groupements, ainsi que le Conseil général de la Savoie, la Région Rhône-Alpes et l'Etat. Il concerne donc non seulement le lac lui-même, mais aussi son bassin versant.

Enfin, cette étude s'inscrit dans le cadre général de l'application de la Directive Cadre sur l'Eau qui impose désormais aux Etats Européens d'évaluer la qualité écologique de leurs écosystèmes aquatiques, de procéder à des surveillances de ces sites afin d'en déterminer leur évolution, et d'atteindre un bon état dans ces milieux à l'échéance de 2015. L'une des difficultés majeure d'application de cette directive repose, pour les systèmes lenticques (lacs, réservoirs, plans d'eau), sur le manque d'indicateurs clairement identifiés pour effectuer ces évaluations. Notre étude avait donc aussi pour but de tenter de définir des indicateurs biologiques renseignant sur l'évolution de l'état écologique du lac.

Le présent rapport est structuré en quatre parties en ce qui concerne l'exposé de ses résultats. Cette organisation correspond aux quatre grands domaines identifiés dans le fonctionnement biologique des écosystèmes aquatiques (voir schéma ci-dessous). Le premier de ces domaines correspond à **la caractérisation physico-chimique de l'écosystème**, sachant que quelques variables clés comme les concentrations en **nutriments minéraux**, ont une importance fondamentale sur l'ensemble du fonctionnement biologique. Le second domaine se rapporte au **compartiment phytoplanctonique**. Ce compartiment qui correspond à la

production végétale dans les écosystèmes terrestres, tient une place fondamentale en terme de traduction du potentiel productif de l'écosystème, mais aussi en terme d'interface pour le transfert d'énergie et de matière vers les échelons trophiques supérieurs (zooplancton et poisson). Le troisième domaine est le **domaine microbien** (incluant virus, bactéries, protistes et protozoaires), à l'exclusion des plus gros microorganismes photosynthétiques inclus dans le compartiment précédent. Ce domaine est essentiel pour le recyclage de la matière organique qui permet à la fois de remettre à disposition des nutriments minéraux pour le plancton (phyto- et bacterioplancton) et de contribuer au transfert d'énergie et de matière vers les échelons trophiques supérieurs. Enfin, le dernier domaine présenté est celui du **zooplancton** qui permet d'appréhender un échelon supposé être intermédiaire et intégrateur de l'ensemble du fonctionnement du lac. Tous ces résultats sont comparés, lorsque cela est possible, avec ceux obtenus lors de l'étude de 1995-96 ainsi qu'avec les valeurs estimées sur ces mêmes paramètres dans divers lacs, dont le lac d'Annecy et le Léman notamment. Dans ce rapport, l'étude portant sur le compartiment piscicole n'apparaît donc pas, ce dernier ayant également été étudié de manière soutenue pendant la période 2004-2005 (DeGiorgi et collaborateurs).

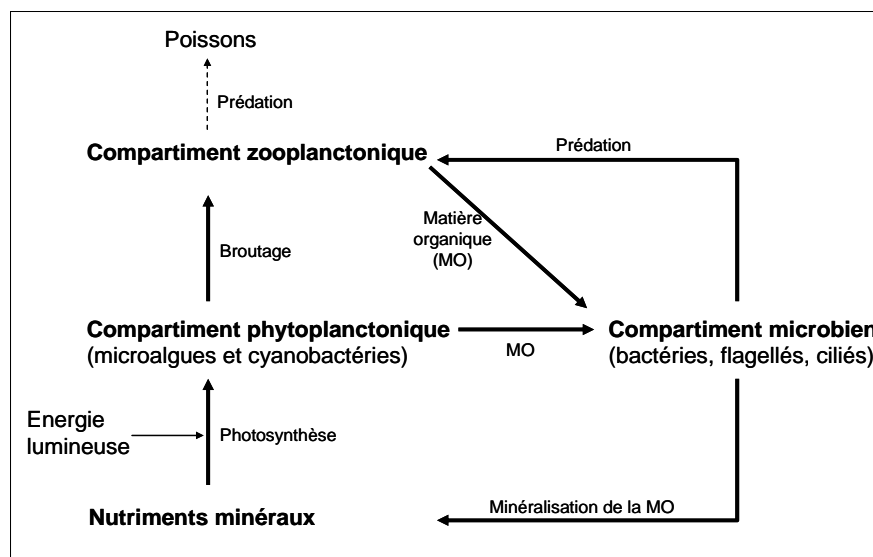


Schéma général simplifié du fonctionnement biologique du lac

(Les virus qui peuvent parfois jouer un rôle important dans le contrôle des populations bactériennes et algales ne sont pas figurés sur ce schéma simplifié de fonctionnement)

Nos résultats permettront de répondre à quatre questions principales :

- Quelles sont les principales caractéristiques du compartiment physico-chimique et des différents compartiments biologiques étudiés en terme d'abondances, de composition spécifique et fonctionnelle ?

- Quelles sont les principales évolutions constatées depuis les enquêtes précédentes pour chaque compartiment précité ?
- Quels sont les principaux enseignements qui peuvent être dégagés de ces évolutions quant à l'évolution et l'état actuel du lac et à son fonctionnement ?
- Quels scénarii peuvent être proposés pour le « futur » (état trophique) du Lac du Bourget à la lumière de ces enseignements ?

Les réponses à ces questions sont abordées dans la discussion générale qui propose, dans un premier temps, une analyse intégrée des résultats présentés dans les quatre chapitres définis ci-dessus. Cette première partie a donc pour simple objectif de relier l'ensemble des résultats collectés sur les différents compartiments afin de comprendre le fonctionnement global de l'écosystème. Cette compréhension nous permet ensuite de classer le lac du Bourget par rapport à son niveau trophique, sachant que les seules concentrations en phosphore ne suffisent plus à renseigner cette question. Pendant longtemps en effet, le niveau trophique était défini par rapport à ces concentrations mais de nombreuses études ont montré par exemple, que la composition et la dynamique du compartiment phytoplanctonique devaient aussi être pris en compte. C'est pourquoi nous examinons et comparons également nos résultats par rapport à différents critères de classification.

Cette réflexion, par rapport à l'état trophique du lac du Bourget, nous conduira en parallèle vers la recherche d'indicateurs biologiques pertinents pour évaluer la qualité des eaux de ce lac. Ces indicateurs ont pour vocation essentielle d'être plus intégratifs que les seules mesures de concentrations en éléments chimiques (ou de la chlorophylle *a*) qui sont quelques fois soumises à des fluctuations spatio-temporelles importantes les rendant difficiles à évaluer par des prélèvements discrets dans le temps. Alors que de tels indicateurs de l'état écologique existent pour les rivières (Indice Biologique Global Normalisé [IBGN], Indice Biologique Diatomées [IDB] par exemple), il n'en est pas de même pour les lacs, notamment en ce qui concerne la colonne d'eau. Nous présentons donc aussi, dans cette partie de la discussion, les réflexions générées par cette étude sur les compartiments qui devraient à l'avenir être renseignés lors des suivis. Plus précisément, nous montrons pourquoi il nous paraît fondamental de s'intéresser, dans les prochaines années, au compartiment sédimentaire (à peine évalué à ce jour), véritable réservoir minéral et biologique.

Enfin, une comparaison des données obtenues lors de ce suivi avec celles disponibles pour les autres grands lacs alpins européens est réalisée dans le but de proposer divers scénarii

d'évolution du Bourget. En effet, si la plupart de ces lacs ont partagé depuis un siècle la même histoire écologique (pollution croissante par les nutriments minéraux jusque dans les années 1980), ils sont en revanche actuellement dans des phases plus ou moins avancées de restauration (grâce à des politiques locales efficaces), ce qui peut nous renseigner sur l'avenir à moyen terme (moins de 20 ans) du lac du Bourget. Cela est particulièrement vrai pour le problème des cyanobactéries toxiques qui, nous le verrons, est caractéristique de l'histoire très récente du lac du Bourget, avec l'exemple de *Planktothrix rubescens*. Ces scénarii d'évolution conduisent vers des choix de gestion possible de l'écosystème en fonction des usages que l'on voudra donner au lac. Nous terminerons donc notre discussion par une réflexion sur les mesures qui nous semblent fondamentales pour atteindre un bon état écologique dans le lac du Bourget. La conclusion générale qui clôturera ce manuscrit, aura pour but de rappeler les idées fortes qui émergent de cette étude et donc, ce qu'il est essentiel de retenir (synthèse).

Avant de présenter les résultats obtenus ainsi que la discussion générale et les conclusions, le prochain chapitre consiste en un rappel des principaux résultats de l'étude de 1995-1996, dans le but de permettre au lecteur de mieux appréhender l'évolution de l'écosystème depuis cette date. Certains de ces résultats seront également repris dans chacun des chapitres pour mieux comprendre les évolutions subies dans chacun des compartiments étudiés.

Synthèse générale des résultats

*S'il ne fallait retenir qu'un seul enseignement de ces deux années de suivi, ce serait que le lac du Bourget se trouve actuellement dans une **période de transition**, entre un état eutrophe (celui des années 80) et un état oligotrophe (celui que les gestionnaires voudraient atteindre). Cet état intermédiaire se caractérise malheureusement, au niveau du fonctionnement biologique, par des phases récurrentes de proliférations de la cyanobactérie toxique *Planktothrix rubescens*. Il faut néanmoins insister sur le fait que les **mesures de gestion prises** dans les années 80 se sont révélées **très efficaces** puisque les concentrations en phosphore ont largement diminué dans les eaux du lac (de 120 à 30 $\mu\text{gP.L}^{-1}$ en 25 ans). Cependant, depuis une dizaine d'années, **ces mesures montrent aussi leurs limites** puisque ces **concentrations en phosphore stagnent** à un niveau suffisamment important pour permettre à ce type de cyanobactérie filamenteuse de se développer.*

Dans l'introduction, nous avons posé quatre questions principales auxquelles ce rapport devait tenter d'apporter des réponses. Pour rappel, la première de ces questions était de définir les principales caractéristiques des compartiments étudiés (concentrations, abondance, diversité, etc). La seconde était de dégager les principales évolutions du lac depuis l'enquête précédente mais aussi à partir de travaux plus anciens. La troisième consistait à identifier les principaux enseignements de ces observations en terme de fonctionnement du lac et de niveau trophique. Enfin, la dernière concernait les scénarii d'évolution envisageable pour cet écosystème.

Concernant les deux premières questions, les caractéristiques les plus marquantes des différents compartiments étudiés (physico-chimie, boucle microbienne, phytoplancton, zooplancton) et les principales évolutions survenues dans ces compartiments par rapport aux travaux antérieurs sont les suivants :

Physico-chimie :

- Les effets du réchauffement climatique, largement évoqué depuis quelques années, se traduisent pour le lac du Bourget par un retard dans l'homogénéisation thermique du lac en hiver s'expliquant par des automnes et des débuts d'hiver plus doux. De même, la mise en place de la stratification thermique de la colonne d'eau débute plus tôt, en raison de printemps plus doux. En revanche, la baisse des températures des eaux du

fond du lac semble résulter de périodes très froides observées ces dernières années au cœur de l'hiver.

- L'évolution de l'indice de transparence (calculé sur les valeurs d'été) a augmenté de manière significative depuis 1981, ce qui traduit une moindre production phytoplanctonique dans la couche d'eau supérieure lorsque le lac est thermiquement stratifié. Cette augmentation peut être reliée à la diminution des concentrations en chlorophylle *a* dans la zone euphotique observée depuis 20 ans.
- La sursaturation en oxygène dissous dans l'épilimnion due à l'activité phytoplanctonique n'a pas évolué significativement depuis les années 1980. De même, l'évolution de la teneur en oxygène dissous à 130 m de profondeur ne montre pas de tendance évolutive majeure de 1981 à 2005.
- Les concentrations stock pour les principaux nutriments (phosphore, azote et silice) présentes au moment du brassage hivernal n'ont pas évolué significativement depuis le dernier suivi de 1995-1996. Concernant le phosphore, les concentrations en phosphore total sont estimées à 31 µgP/L alors qu'elles étaient de 34 µgP/L en 1996. Le relargage du phosphore à partir des sédiments est estimé à 4 tonnes en 2005 et 8 tonnes en 2004, ce qui révèle l'existence d'une forte hétérogénéité interannuelle dans ce phénomène. Une partie de ce phosphore sera mis à disposition des microorganismes après le brassage hivernal des eaux.
- Les concentrations en ions (Ca, Mg, Na, K, SO₄ et Cl) n'ont pas, non plus, subi de modification majeure depuis 1988.
- Les apports du bassin versant en phosphore ont significativement diminué depuis 1974 pour atteindre 3,5 t d'orthophosphates et 21 t de phosphore total, pour un stock lacustre de 90 à 100 t.
- La qualité de la Leyse et du Sierroz est de bonne à moyenne selon la grille SEQ-Eau, avec comme principaux paramètres déclassant les matières en suspension, et dans une moindre mesure le phosphore total. Les matières en suspension peuvent cependant améliorer la situation du lac en piégeant les orthophosphates si elles ne sont pas déjà saturées en phosphore particulaire.

Boucle microbienne :

- Les concentrations bactériennes n'ont que très peu évoluées sur ces 15 dernières années ou alors ont légèrement augmentées. De prime abord, le paramètre d'abondance des bactéries hétérotrophes ne semble pas un bon indicateur d'état trophique pour la tranche d'eau 0-50 m. Toutefois, il est constaté que, sur la période cumulée 2004-2005, le lac du Bourget présente des valeurs moyennes et maximales supérieures au lac d'Annecy de 18% et 111%. Il apparaît donc bien clairement que les abondances co-varient avec le degré trophique et que l'on puisse s'attendre à des concentrations moindres dans les prochaines années.
- Globalement, la diversité bactérienne au lac du Bourget est faible et elle est fortement comparable à celle estimée dans le lac Léman et dans celui d'Annecy.
- Les virus présentent des concentrations élevées tout au long de l'année et jouent probablement un rôle important comme agents de mortalité bactérienne (notamment en automne-hiver semble-t-il).
- Les formes unicellulaires ou coloniales des picocyanobactéries sont peu représentatives au lac du Bourget alors qu'elles peuvent être prépondérantes au lac d'Annecy vis-à-vis des formes nano- et microplanctoniques. Si les abondances de cette communauté ne semblent pas de prime abord un bon indicateur trophique, la proportion et la forme prise par ces picocyanobactéries, clairement oui.
- Les uniflagellés de très petite taille (2 à 5 μm) sont largement plus représentés dans le lac du Bourget que dans le lac d'Annecy, tandis que l'inverse est vrai pour les cellules de type *Katablepharis* qui sont des consommateurs de picocyanobactéries et de picoalgues plus efficaces.
- La découverte d'au moins 30 genres de ciliés, correspond à une richesse taxonomique relativement élevée, typique des milieux mésotrophes à eutrophes. Les ciliés hétérotrophes sont donc dans le lac du Bourget un maillon important pour comprendre le transfert de matière picoplanctonique vers les niveaux trophiques supérieurs.
- Comme cela avait été suggéré quelques années en arrière, il est confirmé que la voie hétérotrophe est privilégiée à l'échelle des transferts pico-nanoplanctoniques au lac du Bourget. La boucle microbienne a donc un rôle essentiel dans le fonctionnement global du lac du Bourget.

- La production bactérienne dans le lac du Bourget peut représenter une fraction très importante de la productivité de l'écosystème et constituer par voie de conséquence une source de carbone au travers du fonctionnement de la boucle microbienne pour les niveaux trophiques supérieurs. Cela suggérerait aussi que cet écosystème fonctionne plus en hétérotrophie qu'en autotrophie, ce qui va dans le sens de la réoligotrophisation.
- Nos résultats ont révélé une utilisation rapide des éléments nutritifs disponibles et qu'un recyclage efficace est réalisé par les communautés microbiennes dans les strates supérieures.

Phytoplancton :

- La richesse phytoplanctonique (nombre d'espèces présentes) n'a pas évolué de façon significative entre l'enquête de 1995-96 et la présente étude. La communauté phytoplanctonique du Bourget reste dominée, en terme de richesse spécifique, par les diatomées et les chlorophycées. Chez ces dernières, la richesse spécifique a augmenté significativement depuis l'enquête précédente.
- Une modification très importante s'est opérée au niveau des abondances et des biomasses absolues et relatives des différentes classes d'algues entre 1995-96 et la présente étude. Cette modification concerne essentiellement les diatomées dont l'importance relative a diminué, notamment en été, au profit des cyanobactéries qui, inversement, ont vu leurs abondances et surtout leurs biomasses relative et absolue augmentées de façon considérable de la fin du printemps jusqu'en hiver.
- Des valeurs de production primaire assez élevées en automne et en hiver sont observées (en comparaison de ce que l'on observe classiquement dans ce type de lacs) en liaison avec le développement de la cyanobactérie *Planktothrix rubescens* à cette saison.
- Contrairement à ce qui était attendu, en raison des diminutions depuis les années 1980 des concentrations en phosphore, la proportion relative de la biomasse des espèces phytoplanctoniques de grande taille (microphytoplancton) a augmenté par rapport à celles des espèces de petites tailles (nanophytoplancton). De même, aucune diminution de la biomasse annuelle totale du phytoplancton n'est observée en raison du développement automnal et hivernal de la cyanobactérie *P. rubescens*.

- Depuis presque 10 années, *P. rubescens* s'est installée dans le lac où elle connaît une dynamique spatiale et temporelle qui s'organise toujours autour d'un même schéma. Au cours des 4 dernières années (2002-2006), les proliférations de cette cyanobactérie semblaient moins importantes que lors des premières années. Cependant, il faut considérer avec prudence cette diminution apparente des biomasses hivernales de *P. rubescens* car les données de l'hiver 2006-2007 révèlent un événement de prolifération très important et comparable à ceux observés lors des premières années. Il est probable que cette forte prolifération soit liée à la douceur exceptionnelle de cet hiver 2006-2007.
- Les concentrations en microcystines (toxines hépatiques synthétisées par *P. rubescens*) par litre d'eau peuvent atteindre des valeurs très élevées notamment pendant la phase stratifiée. A cette époque (printemps-été), la localisation en profondeur de la cyanobactérie fait que ces concentrations ne présentent pas un danger ni pour les activités récréatives estivales ni pour la production d'eau potable. En revanche, en automne-hiver, malgré des concentrations en toxines moindres, il convient de rester vigilant car les cyanobactéries se trouvent alors aux profondeurs où les pompages pour la production d'eau potable sont effectués.

Zooplancton :

- L'étude comparée des dynamiques saisonnières des différentes espèces du zooplancton crustacéen montre que cette dynamique suit un schéma assez classique qui correspond à celui observé dans les lacs péri-alpins. Elle se caractérise par de faibles effectifs en hiver et des fortes abondances lors de la stratification thermique, notamment au moment du développement phytoplanctonique.
- Une très bonne correspondance est observée dans les dates des pics printaniers des cladocères herbivores et les minima printaniers de phytoplancton. Ces dates correspondent à la phase des eaux claires qui est un phénomène classiquement observé dans les lacs à statut méso-eutrophes et qui traduit la pression de broutage exercée par les cladocères herbivores sur les formes comestibles qui dominent alors la communauté phytoplanctonique.
- Malgré ce schéma « classique », une analyse plus fine de ces dynamiques saisonnières met en avant des variabilités interannuelles au niveau de la composition spécifique et de la phénologie. On a ainsi pu observer des effectifs plus importants en

début d'année 2005, suivi d'un développement printanier plus rapide. Ces différences révèlent la sensibilité de la communauté zooplanctonique aux conditions nutritives (composition et abondance du phytoplancton) et thermiques (dynamique du réchauffement de la colonne d'eau).

- Les abondances des diverses composantes de la communauté crustacéenne dans le lac du Bourget sont semblables à celles du Léman et lac d'Annecy. Des fluctuations interannuelles entre 2004 et 2005 sont observées mais, en raison du manque de données, la comparaison des abondances des grands groupes taxonomiques en saison estivale ne permet pas de mettre en évidence de modifications structurelles ou de tendance significative depuis l'étude de 1995-1996. Les changements du compartiment zooplanctonique semblent donc beaucoup moins importants que ceux de la communauté phytoplanctonique.

A la lecture de ces résultats, il apparaît clairement que le compartiment qui a subi la plus grande évolution au cours de ces dernières années (depuis 1995-1996) est le compartiment phytoplanctonique. En effet, si les mesures prises dans les années 1980 pour limiter les apports en nutriments ont eu un effet quasi-immédiat sur les concentrations en phosphore notamment, on constate en revanche que, depuis une dizaine d'années, elles ne permettent plus d'obtenir une diminution significative des concentrations de cet élément (mais aussi des autres) dans le lac. Les paramètres physico-chimiques semblent donc globalement stables depuis l'enquête de 1995-1996 à l'exception de ceux qui sont directement liés au climat. Les données concernant les organismes microbiens, autres que ceux qui effectuent de la photosynthèse, montrent toute l'importance de cette communauté dans le recyclage de la matière organique. Peu de comparaisons peuvent être établies avec des données précédentes car de nombreux descripteurs ont été étudiés pour la première fois (composition des communautés bactériennes, dynamique des communautés virales, ...) lors de la présente étude. Le compartiment phytoplanctonique a subi une évolution majeure qui repose essentiellement sur le développement régulier depuis 1996 de la cyanobactérie toxique *Planktothrix rubescens*. Cette espèce, typique des lacs profonds, s'est installée grâce à ses capacités physiologiques particulières à occuper un environnement à priori peu favorable au développement d'une espèce photosynthétique, le métalimnion (couche d'eau intermédiaire entre la couche chaude de surface et la couche froide de profondeur quand le lac est thermiquement stratifié), mais aussi grâce à l'augmentation de la transparence de la couche d'eau supérieure (épilimnion) au printemps et en été. Cette augmentation résulte de la diminution des concentrations en phosphore dans le lac qui se traduit

notamment par un épuisement précoce de cet élément dans l'épilimnion dès la fin du printemps en raison de sa consommation par les diatomées et les chlorophycées. Cet épuisement provoque une limitation de la croissance du phytoplancton dans cette couche en fin de printemps et en été (comme en atteste la diminution régulière des concentrations moyennes en chlorophylle *a* dans la zone euphotique depuis 20 ans), ce qui permet à la lumière (verte) de pénétrer plus en profondeur. Cette lumière est alors présente en quantité et qualité suffisante dans le métalimnion pour être utilisée par *P. rubescens*, pour son activité photosynthétique. En effet, cette espèce possède des aptitudes physiologiques particulières lui permettant d'exploiter cette niche écologique.

Ces résultats nous renseignent aussi sur la **deuxième question** à savoir quel est le **fonctionnement du lac ainsi que son niveau trophique**. Concernant le fonctionnement, le schéma général de ces dernières années semble reposer sur la séquence suivante :

- Le brassage hivernal des eaux dans les premiers mois de l'année, permet une homogénéisation des concentrations en nutriments sur l'ensemble du lac et dans toute la colonne d'eau. La production phytoplanctonique n'est pas limitée par le phosphore mais la température faible de l'eau, l'importance du mélange physique et les intensités lumineuses limitées. La communauté zooplanctonique est aussi très peu abondante car son développement est étroitement lié à celui de la communauté phytoplanctonique et aux températures basses qui provoquent un ralentissement du métabolisme.
- Dès le mois de Mars, les diatomées se développent, suivies ensuite par les chlorophycées. Les estimations de production primaire à cette période témoignent de cette phase de croissance importante. Un premier maximum de biomasse est donc atteint sur la période deuxième moitié d'avril / première moitié de mai. La communauté zooplanctonique n'a pas encore atteint de fortes abondances. Le mois d'Avril est aussi celui où la stratification thermique de la colonne d'eau commence à se mettre en place sous l'action du réchauffement des températures de l'air. Les abondances bactériennes sont encore faibles et la production bactérienne limitée ce qui témoignent d'un recyclage de la matière organique sans doute encore peu important. Les températures de l'eau encore basses à cette saison sont sans doute à l'origine de la faible importance numérique et fonctionnelle des bactéries pendant cette phase.

- Après ce pic de croissance phytoplanctonique, une forte diminution de la biomasse de ces microorganismes est observée au cours du mois de mai en liaison à la fois avec une activité intense de broutage par le zooplancton, mais aussi avec la sédimentation des plus grosses diatomées. Cette phase baptisée, phase des eaux claires, est typique des grands lacs alpins mésotrophes et eutrophes. Les niveaux de transparence de l'eau sont alors très importants (jusqu'à 11 m). Le mois de mai est aussi celui où la stratification thermique de la colonne d'eau se met en place, sans qu'une couche métalimnique soit encore clairement définie. L'une des conséquences principales de cette stratification, mais aussi de la sédimentation des diatomées et du faible recyclage de la matière organique par les bactéries, est que la couche de surface va chimiquement se caractériser par des concentrations en phosphore proches d'une valeur nulle, ce qui limitera par la suite le développement du phytoplancton au sein de cette strate.
- Un développement fugace des chrysophycées peut cependant s'observer suite à la phase des eaux claires mais l'évènement majeur dans le fonctionnement du lac est alors l'installation puis le développement de la cyanobactérie *P. rubescens* au niveau du métalimnion. Dans la couche d'eau supérieure (épilimnion), des chlorophycées se développent également pendant la période estivale, mais si la production primaire est importante, les biomasses restent faibles en raison des faibles tailles des cellules et sans doute de la prédation. Les abondances et la production bactériennes sont fortes pendant tout l'été au sein de l'épilimnion ce qui traduit un recyclage important des matières organiques au sein de cette strate, accentuée par l'action virale. Des abondances non négligeables de daphnies traduisent une prédation qui s'exerce à la fois sur les formes phytoplanctoniques de petite taille mais aussi sur les bactéries, ciliés et flagellés.
- A partir de la fin du mois de septembre, la cyanobactérie gagne l'épilimnion et peut alors subir une deuxième phase de croissance en automne comme en témoignent les valeurs élevées et inhabituelles de production primaire observée en automne.
- La dernière phase dans le fonctionnement global du lac est celle où la colonne d'eau va progressivement se déstratifier sous l'effet des vents et de la baisse des températures. Cette déstratification qui se traduit par un enfoncement progressif de la thermocline, s'accompagne en parallèle par une dispersion plus grande de la cyanobactérie et corrélativement par une diminution de ses concentrations cellulaires

par un effet de « dilution ». Lorsque le lac n'est plus thermiquement stratifié, les concentrations cellulaires sont alors très faibles.

Les différents évènements qui caractérisent le fonctionnement du lac, certaines caractéristiques physicochimiques ainsi que plusieurs éléments dans la composition et la dynamique propres à chaque compartiment biologique, suggèrent que **le lac se situe à un niveau trophique qui peut être qualifié de mésotrophe. En comparaison des années 1980, cet écosystème est donc très clairement engagé vers un processus de réoligotrophisation.** La signature la plus probante de cet état est la présence dominante, à l'échelle annuelle, de la cyanobactérie *P. rubescens* qui est une espèce typique des écosystèmes profonds mésotrophes ainsi que l'a établi Reynolds et al. (2002). De même, les concentrations en phosphore et en chlorophylle par rapport à la grille de l'OCDE et certaines caractéristiques de la boucle microbienne confirment par ailleurs ce statut mésotrophe pour le lac du Bourget. Ainsi, alors qu'**en 1995-1996, un statut méso-eutrophe qualifiait encore ce lac**, on constate sur la présente enquête, une évolution plus claire vers un statut mésotrophe qui traduit donc une amélioration de la qualité chimique des eaux du lac. Si les proliférations de *P. rubescens* sont très gênantes pour certains usages du lac (production d'eau potable, pêche...) et présentent un risque potentiel pour les populations riveraines, elles traduisent aussi, paradoxalement, une amélioration globale de la qualité des eaux du lac puisque le développement de cette espèce a été rendu possible par une production moindre du compartiment phytoplanctonique au sein de l'épilimnion, en relation avec la diminution des concentrations en phosphore dans cette strate.

Enfin, et bien que ne disposant pas de données aussi complètes que pour le phytoplancton, il apparaît aussi très clairement que la boucle microbienne (virus inclus) participe de manière significative au fonctionnement biologique et biogéochimique du lac du Bourget, notamment pendant la période estivale dans le métalimnion. Cette communauté microbienne permet aussi probablement le maintien d'une communauté zooplanctonique dans ce lac.

La dernière question, à laquelle cette étude devait tenter de répondre, concernait **les différents scénarii d'évolution** du lac du Bourget envisageables pour la prochaine décennie. Pour tenter d'apporter des éléments de réponse à cette question, il nous semble important de considérer, dans un premier temps, les évolutions de cet écosystème depuis 1995-1996. Ainsi, il est apparu que celui-ci avait peu changé depuis cette enquête, à l'exception de la place importante prise par *P. rubescens* au cours du cycle annuel. Comme précisé antérieurement, cet évènement était cependant déjà perceptible en 1995-1996. Sur cette base d'analyse, **on peut**

donc considérer que l'état du système semble dans les dix dernières années, relativement stable (alors qu'il avait beaucoup évolué de 1980 à 1995) et qu'il est difficile de prévoir des changements majeurs pour la prochaine décennie. Dans un second temps, on peut aussi se baser sur l'évolution d'autres lacs périalpins ayant connu des scénarii de restauration semblables à celui du lac du Bourget. C'est notamment le cas du lac de Nantua en France, du lac Majeur en Italie et du petit lac de Zürich en Suisse. Ces trois lacs ont hébergé des proliférations de *P. rubescens* au moment où les concentrations en phosphore ont atteint des valeurs situées entre 30 et 40 µg/L. Suite aux mesures drastiques de contrôle des apports en nutriments (notamment en phosphore), il est apparu qu'il fallait atteindre des concentrations en phosphore inférieures à 15 µg/L pour espérer revenir à un état écologique du lac où *P. rubescens* n'est plus l'espèce dominante au sein de la communauté phytoplanctonique. **En conclusion, il semble donc probable que le fonctionnement actuel du Bourget puisse perdurer ainsi pendant un grand nombre d'années.** Cependant, dans un contexte actuel de changements globaux et notamment climatiques, il n'est pas possible d'exclure que des modifications profondes interviennent rapidement dans les années à venir sans qu'il ne soit toutefois possible, pour l'instant, de les prévoir. Une analyse plus complète de la dynamique de *P. rubescens* permettra d'établir si le développement important de cette espèce est favorisé, comme certaines données semblent le suggérer, par des hivers doux.

La comparaison avec le lac d'Annecy, situé dans une même « éco-région » et de morphologie similaire, permet toutefois d'entrevoir ce que pourrait être le fonctionnement du lac du Bourget si les concentrations en phosphore étaient fortement diminuées. On pourrait en effet s'attendre à un fonctionnement fortement lié à l'activité de la boucle microbienne et plus globalement basé sur l'importance des petites formes phytoplanctoniques, facilement ingérables par le zooplancton, et où *in fine* la production piscicole est relativement élevée.

Il émerge donc de ces travaux que si les concentrations en phosphore ne sont pas réduites de façon importante, le fonctionnement actuel du lac marqué par la dominance d'une cyanobactérie a peu de chances d'être modifié dans les années prochaines. Il est donc nécessaire de s'interroger sur l'origine actuelle du phosphore dans le lac et notamment sur la part de ce qui provient du relargage par les sédiments, sachant que ceux-ci ont accumulé pendant des années cet élément nutritif, et de ce qui continue à arriver dans le lac. Concernant ces apports, le fait qu'ils surviennent essentiellement lors des crues des principaux tributaires du lac suggère que l'origine de ce phosphore provient essentiellement du lessivage des sols et donc de sources diffuses, ce qui rend beaucoup plus difficile la maîtrise de ces flux. **Il est donc primordial que,**

dans les prochaines années, soient développés des travaux sur les origines et flux du phosphore utilisé par la communauté phytoplanktonique dans le lac du Bourget et que ses travaux s'insèrent dans des processus de modélisation permettant de dresser des scénarii prédictifs d'évolution des concentrations de cet élément en fonction des mesures de gestion des flux qui seront prises et de la dynamique propre à l'écosystème (voir plus bas).

Cette étude lourde sur le lac du Bourget s'insère dans le cadre de nombreux programmes de recherche développés depuis 2000 (ou à venir) sur cet écosystème et qui ont été valorisés sous diverses formes : publications, communications, rapports...

Concernant les cyanobactéries, un programme national Environnement-Santé (coordinateur : J.F. Humbert ; partenaire : Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris) a permis au début des années 2000 d'utiliser, calibrer et valider l'utilisation d'une sonde spectrofluorimétrique (bbe Fluoroprobe) pour la surveillance de *P. rubescens* dans le lac. Ce programme a fait l'objet d'un rapport communiqué au Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable qui finançait le programme (Humbert et al., 2004), de publications dans des revues internationales (Leboulanger et al., 2002 ; Jacquet et al., 2005) et de plusieurs communications dans des congrès nationaux et internationaux. Il faut noter que cette sonde est désormais utilisée en routine dans le lac du Bourget pour la surveillance des cyanobactéries. Ces résultats ont eu des répercussions importantes en France puisque plusieurs organismes impliqués dans ce même type de surveillance (DDASS, DRASS, EDF...) se sont équipés, suite à nos travaux, de cet outil. Une journée de synthèse et de retour d'expérience sur l'utilisation de ces sondes spectrofluorimétrique pour la surveillance des cyanobactéries est d'ailleurs organisée à l'initiative de J.F. Humbert le 31 janvier 2007 à l'Institut Pasteur de Paris.

La production de microcystines par *P. rubescens* et l'impact de ces toxines sur l'épithélium intestinal ont fait l'objet de travaux dans le cadre d'un programme ECCO (coordinateur : M. Edery, MNHN Paris ; partenaires : J.F. Humbert pour l'INRA Thonon & Toulouse, ENV Maisons-Alfort ; INSERM Lyon ; AFSSA Maisons-Alfort). Les résultats ont été en partie publiés (Briand et al., 2005) et ils montrent chez *P. rubescens* que la quantité de microcystines (toxines hépatiques) intracellulaire est positivement corrélée au taux de croissance des cellules, qui dépend lui-même des concentrations en phosphates dans l'eau. Nous avons aussi montré que peu de microcystines sont exportées en dehors des cellules et que leur libération dans le milieu extérieur n'intervient en fait qu'au moment de la lyse cellulaire. En revanche, il semble qu'une partie des microcystines soit utilisée lorsque les cellules se situent en phase plateau de leur croissance.

Enfin, sur cette même thématique de la surveillance de *P. rubescens*, nous avons obtenu un autre financement sur un programme national (Projet SACYTOX dans le cadre du programme RITEAU ; coordinateur : C. Freissinet SOGREAH ; partenaires : J.F. Humbert pour INRA Thonon, LGE Paris, CEREVE Paris, MNHN Paris ; financement MERT) dont le but était d'évaluer la faisabilité de l'intégration d'outils tels que la sonde spectrofluorimétrique et d'une sonde à oxygène de type optode, au sein d'une bouée pour la surveillance en continue des cyanobactéries. Ce programme a fait l'objet d'un rapport de fin d'étude (Freissinet et al., 2004) et de nombreuses communications dans des congrès nationaux et internationaux. Une publication est en cours de préparation sur la variabilité spatiale de la distribution de la cyanobactérie. Nous avons montré dans ce travail que les ondes internes avaient une grande influence sur la distribution verticale mais aussi horizontale des cellules de *P. rubescens* au moment de sa phase stratifiée dans le métalimnion. D'une façon plus globale, ce programme a permis de valider un ensemble d'outils et de procédures pour la surveillance des cyanobactéries dans les plans d'eau.

Une prolongation à ce programme vient d'être obtenue auprès de l'ANR PRECCOD dont le but sera d'aboutir à la commercialisation de la bouée de surveillance et dont l'un des écosystèmes modèle retenu pour tester cette bouée est le lac du Bourget. Le coordinateur et les partenaires sont les mêmes que pour le programme SACYTOX.

Un programme régional (Appel d'offre Emergence ; coordinateur J.F. Humbert) a permis d'établir un inventaire de la communauté bactérienne du lac du Bourget, de la comparer à celles des lacs Léman et d'Annecy mais aussi d'évaluer la variabilité spatio-temporelle dans le Bourget de la composition de cette communauté. Ce travail a fait l'objet d'un rapport de fin d'étude (Humbert & Dorigo, 2006), de deux publications (Dorigo et al., 2006 ; Dorigo et al., en révision) et de plusieurs communications dans des congrès nationaux et internationaux. Nous avons montré au cours de ces travaux qu'il n'existait pas structuration spatiale à l'échelle horizontale de la communauté bactérienne du lac du Bourget (à l'exception des zones proches des tributaires qui sont fortement, mais de façon très locale, influencées par ces derniers). De même, il n'existe pas de différences majeures dans la composition des communautés bactériennes des trois lacs que sont le Léman, le Bourget et lac d'Annecy malgré leurs statuts trophiques très différents. Il semble que leur fonctionnement physique (stratification en trois couches) et leur environnement général (lacs subalpins) communs jouent un rôle prépondérant dans cette absence de différenciation de leurs communautés.

Un programme national vient, d'autre part, de débiter sur le métagénome de la communauté bactérienne du lac du Bourget. Il est financé dans le cadre de l'ANR ECCO (Coordinateur : J.F. Humbert ; partenaire : Université de Clermont-Ferrand). Cette étude qui se

base sur l'utilisation d'une nouvelle méthodologie moléculaire est la première à être menée en France sur un écosystème aquatique.

Concernant la problématique liée au phosphore, un projet est en cours de développement et sera proposé au conseil scientifique du lac du Bourget au mois de septembre 2006. Ce projet, intitulé OFSHORE (coordinateur : S. Jacquet), aura pour objectif d'évaluer l'origine, les flux, le stock et l'utilisation du phosphore dans le lac du Bourget. Il rassemblera une partie importante de la communauté nationale travaillant sur cette problématique (INRA Thonon, CARRETEL et EDYTEM de l'Université de Savoie, LGE Paris 7, CISALB, CEREVE) et devrait permettre de répondre à des questions telles que l'évaluation de la part relative du phosphore agricole et du phosphore domestique dans les bassins versants de la Leysse et du Sierroz ou l'estimation du stock de phosphore dans les sédiments lacustres à l'échelle du lac. Ce programme constituera une suite du programme DYLACHEM (coordinateur : E. Viollier) ayant eu lieu en 2004 mais qui s'intéressait surtout à la zone de rive (profondeurs < 50 m). Une première publication est parue sur ces travaux (Duhamel & Jacquet 2006) et plusieurs communications ont eu lieu dans des congrès nationaux et internationaux.

Enfin, il est important de noter qu'au mois de mai 2006 a eu lieu un premier colloque national dévoué au lac du Bourget et intitulé « autour du lac du Bourget » (animateur : S. Jacquet). Il a été financé par l'INRA, la Région, la CCLB, l'Université de Savoie et le CISALB. L'originalité de cet événement a reposé sur le fait que scientifiques, gestionnaires, utilisateurs, élus ont pu se rencontrer et partager ensemble, sous la forme de conférences, de posters mais aussi de témoignages et de discussion-débats, les connaissances actuelles portant sur le lac et son bassin versant. Cette rencontre, à mi parcours du contrat Grand-Lac, a donc permis aux différents acteurs et chercheurs travaillant pour, avec et dans le lac du Bourget de faire le point sur l'état d'avancement de leurs travaux dans les domaines de l'observation de la qualité de cet écosystème lacustre, de la biodiversité, de l'évolution du climat, du fonctionnement hydrologique du lac, des relations bassin versant - lac, de la faune et de la flore, du patrimoine archéologique, etc. Un site INTERNET a été créé et permet d'accéder à tous les résumés et présentations en ligne : <http://www.thonon.inra.fr/autourbourget/index.htm>. Un livre reprenant sous forme d'articles les actes du colloque, préfacé par Jean-Marie PELT, sera publié à la fin de l'année 2006 (coordinateur : S. Jacquet).

Publications et rapports issus de ces différents travaux :

- Briand J.-F., Jacquet S., Flinois C., Avois-Jacquet C., Maissonnette 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.
- Dorigo U., Fontvieille E. D. & Humbert J.F. Comparative study on the bacterioplankton community composition of three deep alpine lakes differing by their trophic status. En révision pour *Env. Microbiol.*
- Dorigo U., Fontvieille E. D. & Humbert J.F. 2006. Spatial variability in the dynamic and the composition of the bacterioplankton community of the Lac du Bourget (France). *FEMS Microbiol. Ecol.* 58, 109-119.
- Duhamel S. & Jacquet S. 2006. Flow cytometric analysis of bacteria and virus-like particles in lake sediments. *J. Microbiol. Methods* 64, 316-322.
- Freissinnet C., Cabal A., Bertrand O., Humbert J.F., Jacquet S., Groleau A., Prevot F., Sarazin G., Tassin B. & Vinçon-Leite B. 2004. Rapport final du projet SACYTOX financé par le Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable dans le cadre de l'appel d'offre RITEAU, 193 pp.
- Humbert J.F. & Dorigo U. 2006. Biodiversité et dynamique des bactéries des grands lacs alpins. Rapport final du programme Emergence (Région Rhône-Alpes), 63 p.
- Humbert J.F., Leboulanger C. & Bernard C. 2004. Mise au point d'outils pour le suivi de la dynamique des peuplements de cyanobactéries et pour l'évaluation du risque toxique. Rapport final d'un projet Environnement et Santé 2000 financé par le Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, 85 pp.
- Jacquet S., Briand J.F., Leboulanger C., Avois-Jacquet C., Paolini G., Oberhaus L., Tassin B., Vinçon-Leite B., 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.
- Leboulanger C., Dorigo U., Jacquet S., Le Berre B., Paolini G. & Humbert J.F. 2002. Use of a submersible spectrofluorometer (FluoroProbe) for the survey of a toxic cyanobacteria, *Planktothrix rubescens*, in a large alpine lake. *Aquat. Microbial. Ecol.* 30, 83-89.
- Oberhaus L., Briand J.F., Leboulanger C., Jacquet S. & Humbert J.F. 2007. Comparative effects of the quality and quantity of light and of temperature on the growth of *Planktothrix agardhii* and *P. rubescens*. Sous presse dans *Journal of Phycology*.

RAPPELS DES PRINCIPAUX RESULTATS ACQUIS EN 1995-1996

I. Justification d'un suivi détaillé des caractéristiques du lac du Bourget durant les années 1995-96.

Dans les années 1980, d'importants travaux de traitement des eaux usées et de détournement des eaux de la sortie de la station d'épuration ont été effectués par les collectivités territoriales du pourtour du lac du Bourget pour en enrayer le processus d'eutrophisation. Ces travaux ont permis de diminuer de 50% les apports en phosphore et de 70 % les apports en azote.

Un suivi allégé a alors été mis en place (1981) portant sur quelques descripteurs fondamentaux (stocks de phosphore et d'azote en période hivernale, transparence, chlorophylle a, température et l'oxygène en période estivale) afin d'évaluer l'impact de ces aménagements sur la qualité des eaux du lac. Bien qu'il soit primordial dans le cadre d'une évaluation à long terme de l'évolution du lac, ce suivi n'apporte pas assez d'informations pour une réelle interprétation des changements constatés. Il devait donc être complété par des campagnes de mesures reposant sur un échantillonnage à fréquence plus importante et sur un plus grand nombre de descripteurs.

Une première campagne a ainsi été organisée en 1988-1989, incluant une observation mensuelle de la colonne d'eau et une première évaluation de la sédimentation dans le lac. Un modèle mathématique d'évolution de la température et du cycle du phosphore a été développé sur la base des mesures obtenues. Ce programme, réalisé sous la responsabilité des syndicats riverains, avec le soutien de l'Agence de l'eau Rhône-Méditerranée-Corse et la participation du Greti, du Cergrene (désormais Cereve) et du Cemagref, a permis de mettre en évidence certains points du fonctionnement du lac relatifs notamment à l'occurrence de la période "des eaux claires", à la grande variabilité de la concentration en orthophosphate de la zone pélagique (variabilité que n'expliquaient pas la production primaire ou les processus de minéralisation) et à l'accélération des processus d'élimination du phosphore de cette même zone à travers les flux de sédimentation.

Le CISALB a ensuite pris la décision, six années plus tard, de confier à trois laboratoires (GRETI, Université de Savoie; CERGRENE, Marne la Vallée et INRA, Thonon-les Bains), une nouvelle étude détaillée de l'état du lac.

II. Objectifs des campagnes de mesure 1995-1996

Distribuées sur deux ans, ces campagnes devaient faire le point sur l'état général du lac et sur son fonctionnement afin de guider les gestionnaires dans leurs efforts d'investissement pour réduire encore l'impact des activités humaines. Les analyses devaient porter sur trois points principaux :

- l'évolution des caractéristiques du plancton (bactérioplancton, phytoplancton et

zooplancton),

- l'évaluation des apports au lac, à travers un suivi mensuel des deux principaux affluents (Leysse et Sierroz) et une analyse à plus haute fréquence pour quelques périodes de crue de la Leysse uniquement,
- l'étude plus particulière de l'évolution des formes du phosphore, en liaison avec les flux de sédimentation (notamment en période de crue) au niveau d'un point du bassin sud du lac.

L'ensemble du travail était structuré en 5 volets :

- Caractéristiques physiques, chimiques et biologiques au niveau du point central du lac
- Apports au lac de la Leysse et du Sierroz
- Crues de la Leysse
- Sédimentation lacustre et caractérisation des particules
- Hypothèse sur le fonctionnement global du lac

III. Sites d'étude, stratégies d'échantillonnage et descripteurs analysés

Les analyses ont été effectuées à différentes profondeurs au niveau du point dit "central" du lac (ou "point B"), au niveau d'un point proche de la rive Est du bassin Sud du lac (pour la sédimentation) et à l'embouchure des deux affluents principaux, la Leysse et le Sierroz.

Les Tableaux 1, 2, 3 et 4 présentent les descripteurs pris en compte dans chacun des cas, ainsi que le nombre d'analyses et le nombre de campagnes réalisées durant les deux années de l'étude.

Tableau 1. Nombre d'analyses, nombre de campagnes et descripteurs pris en compte dans le cadre du suivi mensuel du point central du lac du Bourget (point B)

Descripteurs	nombre d'analyses par campagne	nombre total de campagnes durant les 2 années 1995 et 1996
Température	7	24
O ₂	7	24
P ortho	7	24
P total	7	22
P particulaire	7	22
Nitrates	7	24
Cl ⁻	7	23
SO ₄ ⁻	7	23
K ⁺	7	23
Ca ⁺⁺	7	23
Na ⁺	7	23
Mg ⁺⁺	7	23
Carbone organique dissous (COD)	7	22
COD biodégradable (CODB)	7	22
COD réfractaire (CODR)	7	22
C + N organique part	7	22
Matière en suspension (MES)	7	22
Biomasse bactérienne	7	22
Activités bactériennes	7	22
Production bactérienne	7	22
Phytoplancton filet	1	22
Phytoplancton eau brute	1	22
Production primaire	4	22
TAC	4	22
Chlorophylle	4	22
Zooplancton filet	1	22
Zooplancton eau brute	1	22

Tableau 2. Nombre d'analyses, nombre de campagnes et descripteurs pris en compte dans le cadre du suivi mensuel des deux principaux affluents du lac (Leysse et Sierroz)

Descripteurs	nombre d'analyses par campagne	nombre total de campagnes durant les 2 années 1995 et 1996
Température	3	24
Débit	2	24
Cl-	6	23
SO4--	6	23
K+	6	23
Ca++	6	23
Na+	6	23
Mg++	6	23
Orthophosphates	6	24
Phosphore total	6	22
Phosphore particulaire	6	22
Nitrates	6	24
Carbone organique dissous (COD)	3	22
COD biodégradable (CODB)	3	22
COD réfractaire (CODR)	7	22
C + N organique particulaire	7	22
Matière en suspension (MES)	7	22
Biomasse bactérienne	6	22
Activités bactériennes (hydrolasique et déshydrogénasique)	6	22

Tableau 3. Périodes durant lesquelles ont été effectuées les mesures dans le cadre du suivi des crues de la Leysse

Périodes	Nombre de points	Descripteurs
11/04/94	Leysse (3) Interface (11) Lac (12)	Ions majeurs COD, COP, NOP MES, Chlorophylle a Biomasse, activités bactériennes
11/09/95 au 14/09/95	Leysse (9) : ttes les 8 heures	Ions majeurs, COD
19/02/96 au 22/02/96	Leysse (31) : ttes les 2 heures	Ions majeurs
22/03/96	Leysse (7) : ttes les heures	Anions majeurs
27/03/96 au 28/03/96	Leysse (2) Interface (10) Lac (3)	Ions majeurs, COD, CODB, MES Biomasse, activités et production bactériennes
6/11/96 au 7/11/96	Leysse (12) : ttes les 2 heures	Anions majeurs, MES
13/11/96 au 14/11/96	Leysse (2), Interface (10) Lac (3)	Ions majeurs, COD, CODB, MES Biomasse, activités et prod. bactérienne

Tableau 4. *Périodes durant lesquelles ont été effectuées les mesures du suivi des flux de sédimentation dans le lac*

Périodes	Nombre de points	Descripteurs
11/05/95 a 01/06/95	10, 30 m	granulométrie, caractérisation des particules
01//06/95 au 20/06/95	10, 30, 80 m	granulométrie, caractérisation des particules
20/06/95 au 06/07/95	10, 30, 80 m	granulométrie, caractérisation des particules
06/07/95 au 26/07/95	10, 30 m	granulométrie, caractérisation des particules
02/10/95 au 25/10/95	10, 30 m	granulométrie, caractérisation des particules
25/10/95 au 07/11/95	10, 30 m	granulométrie, caractérisation des particules
07/11/95 au 24/11/95	10, 30 m	granulométrie, caractérisation des particules
24/11/ au 08/12/95	10, 30 m	granulométrie, caractérisation des particules
01/03/96 au 14/03/96	10, 30 80 m	granulométrie, caractérisation des particules
14/03/96 au 29/03/96	10, 30, 80 m	granulométrie, caractérisation des particules
29/03/96 au 09/04/96	10, 30, 80 m	granulométrie, caractérisation des particules
09/04/96 au 29/04/96	10, 30, 80 m	granulométrie, caractérisation des particules

IV. Principaux résultats

Les deux années d'étude se sont avérées très contrastées du point de vue météorologique, notamment pour les périodes de transition entre hivers et printemps. La comparaison des résultats avec ceux d'autres périodes situées en amont ou en aval de ces deux années, doit donc se faire plus à travers des intervalles de valeurs qu'à travers des valeurs moyennes. Ce constat soulignait une nouvelle fois, l'importance des études pluriannuelles pour l'évaluation du niveau trophique des écosystèmes lacustres.

IV.1 Evolution des caractéristiques physiques et chimiques de la zone pélagique

Les résultats ont fait apparaître une réduction sensible (de l'ordre de 70%) des concentrations moyennes hivernales en phosphates par référence aux études de 1981, évolution qui devait être attribuée à la diminution des apports externes en phosphore. La concentration de $30 \mu\text{g.l}^{-1}$ mesurée pour 1996 restait excessive vis-à-vis de l'état trophique souhaité pour le lac. Pour les concentrations moyennes hivernales en nitrates, la diminution n'était que de 25 %. L'évolution du rapport nitrates/phosphates de 6,6 en 1981 à 17,6 en 1996, confirmait le rôle limitant du phosphore dans le processus d'eutrophisation du lac.

Avec une nette amélioration de la transparence estivale et l'occurrence d'une phase des eaux claires différenciée, ces observations constituaient les premiers signes d'une évolution du lac vers une réoligotrophisation. Tous les descripteurs n'étaient cependant pas concernés par cette tendance. C'était le cas, notamment, des indices basés sur l'oxygène (sursaturation moyenne à 2 m, sous saturation moyenne au niveau de la thermocline et dans l'hypolimnion) et sur la

chlorophylle. La productivité du lac ne semblait pas non plus avoir été affectée par la diminution des teneurs en phosphates.

L'étude réalisée en 1995-96 a été innovante du point de vue de l'analyse des nutriments sur lesquels peuvent se développer les biocénoses. La mesure du carbone organique dissous (COD) qui, en elle-même, accompagne rarement celle des nutriments minéraux, était en effet, associée à la mesure de sa fraction biodégradable (CODB). Selon les rares références qui en faisaient état, les valeurs enregistrées du COD situaient le lac au niveau méso-eutrophe. Aucune référence n'avait donc été publiée relative au CODB et l'amplitude des variations entre 3 % et 67 % ainsi que la médiane de 33 % constituent un point de comparaison pour les futures analyses qui seront réalisées dans ce domaine. Par manque de référence également, aucune conclusion n'avait pu être tirée des valeurs obtenues de COD.

La conclusion partielle qui pouvait être donnée à ces observations était que la première phase des travaux de dépollution dont les principaux ouvrages ont été opérationnels en 1980, avaient permis au minimum de stabiliser le niveau trophique du lac. Sa réponse à la diminution des apports apparaissait cependant encore très lente au niveau des compartiments biologiques.

IV.II. Evolution du plancton

Bactérioplancton : L'étude était innovante également avec la considération du bactérioplancton (en termes d'effectifs et d'activités métaboliques) parallèlement au phyto et au zooplancton. Des valeurs ont ainsi été produites de pourcentage de bactéries actives (au sens des déshydrogénases), d'activité hydrolasique, ainsi que de production et de temps de renouvellement de la biomasse bactérienne. Comme pour le CODB, la rareté des études dans lesquelles ces mesures ont été réalisées simultanément, donnent aux résultats des campagnes 1995-96 valeur de référence. Une partie d'entre eux ont été comparés à ceux obtenus par Stroffeck (1988-89) montrant que la biomasse bactérienne était resté du même ordre, alors que la production bactérioplanctonique semblait avoir nettement diminué, résultat qui paraissait en accord avec la diminution des ressources nutritives constatée par ailleurs.

Phytoplancton : Les deux années d'étude du lac du Bourget ont montré que le nombre total d'espèces rencontrées dans le phytoplancton y était sensiblement identique à celui du lac d'Annecy à la même époque (162 contre 163 espèces) alors que les peuplements différaient sensiblement d'un lac à l'autre. C'était le cas en particulier en ce qui concernait l'espèce dominante, *Achnanthes catenata*, dans le lac du Bourget, une espèce qui n'avait encore jamais été signalée dans les grands lacs périalpins et qui se manifestait par de très fortes poussées

automnales (20%).

Du point de vue de la biomasse, par contre, une convergence avait été relevée avec le lac Léman (seul lac avec lequel la comparaison était possible) avec une très large dominance de la conjuguée *Mougeotia gracillima* dans les deux cas (respectivement 38 et 25%) et la présence simultanée de la cyanobactérie *Oscillatoria rubescens* (renommée par la suite *Plankthotrix rubescens*) et de la xanthophycée *Tribonema ambiguum*.

L'évolution des peuplements entre la période 1982-83 (CEMAGREF, 1985) et la période 1995-96 était difficile à apprécier en raison des différences dans les techniques d'échantillonnage adoptées dans chacun des cas et c'est surtout la présence de taxons caractéristiques des milieux eutrophes (*Oscillatoria rubescens*, *Mougeotia gracillima*, *Tabellaria flocculosa*) qui a été relevée en 1995-96. La cyanobactérie *Microcystis aeruginosa* qui, par contre, était très abondante en 1982-1983 sur toute la hauteur de la colonne d'eau n'a été rencontrée qu'en dessous de 10 mètres de profondeur en 1995-96.

Les campagnes de 1995-1996 ont mis l'accent sur un développement important du phytoplancton dont la composition spécifique avait fortement varié qualitativement par rapport aux études antérieures de 1970 et 1983. Malgré l'apparente régression des cyanobactéries et/ou les changements qualitatifs des peuplements, les espèces dominantes rencontrées traduisaient un milieu toujours dégradé de niveau méso-eutrophe, voire eutrophe. A l'inverse, la présence de nouvelles espèces telles que *Achnanthes catenata* ou *Tribonema ambiguum* par exemple, pouvait être interprétée comme l'amorce de changements à venir mais en aucun cas comme l'indication d'une restauration de la qualité des eaux du lac.

La faible participation à la biomasse des formes nanophytoplanctoniques, les seules facilement ingérées par le zooplancton herbivore, limitait l'importance des transferts de matière et d'énergie dans la chaîne alimentaire directe. Inversement, la forte proportion de cellules de grande taille et de formes coloniales ou filamenteuses, peu consommées par le zooplancton, alimentaient directement le cycle de décomposition de la matière par les microorganismes hétérotrophes.

Zooplancton : Aucune conclusion claire sur le niveau trophique du lac n'a pu être tirée des analyses faites sur le zooplancton. Dans le cas des rotifères, par exemple, la plupart des taxons recensés (entre 60 et 75 %) étaient considérés comme n'ayant aucune valeur indicatrice de ce point de vue. De fortes différences ont été constatées entre les années 1995 et 1996 au niveau des proportions des autres taxons, avec une dominance, en 1995, de ceux considérés comme indicateurs de milieux eutrophes et en 1996, de ceux indicateurs de milieux oligo-mésotrophes.

L'étude concluait sur la difficulté d'utiliser les Crustacés planctoniques pour déterminer le niveau de trophie du lac, ces organismes traduisant plus le fonctionnement du réseau trophique que la qualité des eaux.

IV. 3. Apports des principaux affluents

Le suivi des concentrations en phosphore de la Leysse et du Sierroz a été réalisé à un pas de temps, trop grand (mensuel) pour couvrir correctement le cycle annuel de ces cours d'eau dont le régime hydrologique est irrégulier. Par ailleurs, seuls trois épisodes de crue avaient pu être évalués, un nombre trop petit pour que des conclusions générales puissent être tirées quant à leur conséquences sur les apports de nutriments au lac. Les données obtenues ne représentent donc que des ordres de grandeur des concentrations et de leurs variations.

La concentration moyenne en orthophosphates dans la Leysse était de l'ordre de $30 \mu\text{g P.I}^{-1}$ et celle de phosphore total de $150 \mu\text{gP.I}^{-1}$. Ces concentrations étaient environ 2 fois inférieures à celles mesurées en 1986-87 (Lepelletier, 1990). L'amplitude des variations du phosphore total était élevée (~150 %) alors que celle du phosphore dissous était plus modérée (~ 60 %). La majorité (96 %) des variations du phosphore total était expliquée par la variation du phosphore particulaire dont l'augmentation était liée à celle des débits.

Les concentrations en orthophosphates du Sierroz étaient la majorité du temps, supérieures à celles de la Leysse probablement en liaison avec la nature plus agricole de son bassin versant. Les concentrations en COD étaient par contre assez voisines.

Sous couvert des réserves émises précédemment, les apports annuels en nutriments par les deux principaux affluents au lac du Bourget sont résumés dans le Tableau 5.

En ce qui concerne le phosphore total, les valeurs données par ces estimations s'inscrivent dans le sens d'une diminution continue depuis l'étude du CTGREF en 1973-74 (Tableau 6).

Tableau 5. Estimation des apports moyens annuels en nutriments par les deux affluents principaux du lac (Campagnes 1995-96)

	Ptot	OrthoP	Ppart*	NO₃ (N)	COD	COP
Leysse	77 (81%)	15 (57%)	52 (88%)	314 (69%)	1694 (78%)	385 (76%)
Sierroz	18 (19%)	11 (43%)	7 (12%)	136 (31%)	461 (22%)	118 (24%)
TOTAL	95	26	59	447	2155	503

Tableau 6. Estimation des apports moyens annuels en phosphore total (t /an) dans le bassin versant du lac du Bourget (nd = non disponible)

		Leysse	Sierroz	Apports diffus	Total
CTGREF	1973-74	230	18	52	300
CEMAGREF (1984)	1983-84	90	45	15	150
HYDRATEC 1986-87	1986-87	nd	nd	nd	135
Suivi 1995-96	1995-96	77	18	nd	94

Tableau 7. Comparaison des estimations des apports en phosphore total, en orthophosphates et en nitrates au lac du Bourget en 1974 (avant la mise en service du tunnel sous la montagne de l'Épine) et 1996.

	1974	1996	Evolution
Phosphore total	300	95	- 68%
Orthophosphates	~250	26	- 90%
Nitrates	1500	447	- 70%

La diminution des apports entre 1974 et 1996 était plus importante pour les orthophosphates que pour le phosphore total et les nitrates (Tableau 7). Les apports de phosphore total servaient de référence pour l'ensemble des apports de nutriments au lac du Bourget depuis les études du CTGREF des années 1970. Il a été proposé après l'étude 1995-96 d'en changer au profit des apports de phosphore dissous du fait de leur importance particulière vis-à-vis des organismes et du fait qu'il s'agissait de la forme du phosphore mesurée dans la colonne d'eau au point B dans le cadre du suivi allégé.

IV.4. Crues de la Leysse

L'objectif de cette partie des études était d'évaluer l'impact particulier des crues de la Leysse sur les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques de la zone pélagique du lac. Seuls trois épisodes de crue modérée de la Leysse (temps de retour compris entre 4 et 8 mois), ont pu être suivis.

Les résultats montraient que l'impact des crues pouvait varier dans une large mesure en fonction de la saison pour deux raisons principales : (1) les variations, elles aussi saisonnières, de l'activité biologique et (2) la trajectoire de la rivière dans le lac, liée à l'état thermique relatif des masses d'eau (épilimnion, hypolimnion). Ainsi la crue de novembre 96 n'a eu aucun impact sur l'épilimnion en raison de sa propagation dans le lac en profondeur, alors que celle de mars 96 s'est traduite par l'épuisement des phosphates (due à une consommation intense par des diatomées centriques fixées sur des particules minérales qui sédimentaient secondairement) marquant ainsi, fortement l'épilimnion. Dans ce cas, l'apport accru de phosphore dû à la crue ne contribuait donc pas à l'augmentation de la concentration en phosphore de la zone pélagique.

Le rôle déterminant de l'interface rivière-lac apparaissait clairement ici avec sa capacité à transformer et à réduire les flux de matière dissoute et particulaire apportés par les affluents (équivalent à un effet tampon). Les résultats montraient enfin, que les mesures d'absorbance de l'eau à 285 nm pouvaient permettre de détecter les crues importantes de la rivière et constituer un traceur de sa propagation dans le lac.

IV. 5. Sédimentation et caractérisation des particules

Les résultats obtenus à partir de trappes à sédiment ont mis en évidence l'importance des flux de sédimentation de matière particulaire totale et leur augmentation avec la profondeur. Les valeurs obtenues étaient sensiblement plus élevées que celles obtenues en 88-89 par Stroffek (1990). Les flux de matières organiques étaient par contre, du même ordre de grandeur que ceux observés en 1988-89 et comparables à ceux mesurés dans d'autres lacs subalpins.

L'analyse des particules faisait apparaître des valeurs élevées des concentrations en phosphore, supérieures à celles mesurées en 1988-89 et supérieures à celles de nombreux lacs subalpins. Le rapport C/P y est d'ailleurs inférieur au rapport donné par Redfield pour des conditions non limitantes (Redfield et al, 1963). Le rapport C/N de ces particules est par contre, supérieur au rapport de Redfield.

Les concentrations en phosphore des particules avaient tendance à augmenter avec la

profondeur. Les flux de phosphore total étaient bien corrélés avec ceux de la matière organique et de la silice. La calcite représente le constituant majeur de la matière sédimentée dans le lac du Bourget. Elle n'apparaissait pas nettement corrélée avec les flux de P_{tot}.

L'étude a montré que les crues induisent une augmentation des flux de sédimentation et des changements dans leur composition. Une corrélation a d'autre part été mise en évidence entre les flux de manganèse et ceux du phosphore, les deux éléments étant associés au sein de particules de forme arachnoïdienne recueillies dans l'hypolimnion.

V. Conclusion générale sur l'état et le fonctionnement global du lac

Dix années après la dernière étude globale, les campagnes de mesures 1995-96 ont permis d'apporter les conclusions suivantes au sujet de l'évolution trophique du lac du Bourget :

⇒ En 1996, le niveau trophique du lac pouvait encore être qualifié d'eutrophe. Les concentrations des principaux nutriments dans la colonne d'eau avaient nettement diminué depuis 25 ans (-70% pour les orthophosphates, -25% pour les nitrates) essentiellement grâce à la réduction des apports externes (-68% pour le phosphore total, -70% pour les nitrates). Cette évolution semblait se traduire par un renouvellement de la qualité des populations planctoniques (bactérioplancton, phytoplancton, zooplancton) et par des modifications du fonctionnement trophique de l'écosystème (apparition d'une période des eaux claires, productions bactérioplanctonique et phytoplanctonique plus faibles, taille du phytoplancton et du zooplancton plus faibles, diminution de la sous-saturation en oxygène au niveau de la thermocline). Ces indices de "réoligotrophisation" étaient confirmés par les valeurs de certains compartiments fonctionnels qui se rapprochaient de celles de lacs de niveau trophique méso-eutrophe (production bactérienne, espèces zooplanctoniques, concentrations en COD). Le phosphore restait le facteur limitant de la production biologique du lac.

⇒ Outre la diminution des apports externes, deux autres phénomènes pouvaient expliquer la diminution de la concentration des principaux nutriments dans la colonne d'eau lacustre :

- les flux de sédimentation dont les valeurs apparaissaient très importantes. Une grande partie du stock de phosphore de la colonne d'eau du lac du Bourget semblait ainsi, sédimenter en association avec des débris organiques. L'importance de la sédimentation apparaissait également dans les tentatives de calcul du bilan en phosphore pour chacune des deux années de l'étude.
- les crues : la plupart des apports externes au lac du Bourget semblaient être liés aux épisodes de crues des affluents. Or l'étude faisait la démonstration du rôle de

filtre que joue la zone de confluence entre la rivière et le lac (interface rivière-lac) vis-à-vis des nutriments minéraux (orthophosphates) et organiques (CODB) notamment durant les périodes où les flux d'échange entre la rivière et le lac étaient importants.

⇒ Les valeurs obtenues au cours des deux campagnes 1995-96 ont pu être utilisées pour évaluer la performance du modèle mis au point en 1988-89 par le CERGREN (Vinçon Leite, 1991). La confrontation des valeurs simulées avec les valeurs effectives a montré ainsi que le modèle était correct vis-à-vis de certains épisodes du développement phytoplanctonique, tels que celui de la première population de printemps. Cette dernière était bien représentée en correspondance avec le fait que le modèle testé comporte une seule classe d'algues dont les caractéristiques correspondent effectivement à celles des diatomées de printemps. Ce résultat attestait également du bon fonctionnement du modèle thermique.

Par ailleurs, les données obtenues sur l'évolution annuelle du phytoplancton en 95-96 indiquaient clairement la nécessité de faire figurer dans le modèle au minimum 2 classes d'algues dominantes de caractéristiques différentes, les diatomées et les chlorophycées. La question de l'introduction des cyanophycées reste posée. Il est également apparu nécessaire d'introduire la silice comme nutriment puisque le déclin du pic de diatomées peut être dû à la limitation par la silice. La mise en évidence des améliorations à apporter au modèle faisait donc également partie des résultats à porter au crédit de l'étude. En retour le modèle devrait permettre de tester les hypothèses qui peuvent être formulées au sujet des profils de la concentration en orthophosphates

VI. Perspectives

Les résultats de l'ensemble de l'étude faisaient apparaître la nécessité d'améliorer le suivi de l'évolution du lac sur deux points principaux :

VI.1. Ajustement du suivi allégé

Le suivi allégé, dans sa forme de l'époque de l'étude, ne permettait pas de répondre à certaines des questions que peuvent se poser les gestionnaires, telles que les suivantes :

- quelle est l'efficacité des travaux de dépollution réalisés par les collectivités locales ?
- quels sont les travaux qui permettraient d'améliorer la qualité des eaux du lac ?

Trois modifications majeures du suivi allégé étaient proposées ainsi que le changement de sa dénomination pour l'expression : "Suivi hydrobiologique du lac du Bourget" :

1) ajouter 2 points de plus pour les analyses chimiques : au niveau de la thermocline et à 140 m et des descripteurs complémentaires : orthophosphates, phosphore total, phosphore total sur eau filtrée, nitrates, COD, silice pour toutes les campagnes.

2) un suivi fréquent des apports issus des principaux affluents du lac du Bourget avec la mise en place d'échantillonneurs automatiques pour une acquisition au pas de temps horaire. Les flacons seront relevés hebdomadairement en période de débits moyens ou de basses eaux (pour une analyse des orthophosphates, du phosphore total, des nitrates et du COD) ou quotidiennement en période de crues.

3) la réalisation d'une étude complète (semblable à celle du volet n°1 de ce travail) réalisée avec une périodicité liée à celle du renouvellement théorique des eaux du lac du Bourget c'est-à-dire 6-7 ans.

4) l'instauration d'une réflexion sur le niveau trophique "souhaitable" pour le lac du Bourget qui tient compte tout à la fois des réalités socio économiques et la valeur patrimonial de cet écosystème.

VI.2. La mesure du relargage de nutriments par les sédiments et celle des apports diffus

L'étude a montré une certaine stabilité des concentrations des nutriments de la colonne d'eau malgré la diminution des apports externes. Ce constat suggérait l'existence d'apports internes dont une estimation grossière laissait supposer qu'ils soient importants. Il apparaissait donc nécessaire d'évaluer les stocks de nutriments dans les sédiments du lac, de même que la pérennité et les ordres de grandeur de leur flux de relargage.

La stagnation des concentrations de nutriments dans la colonne d'eau pouvait également être due aux apports diffus qui n'ont pas été pris en compte dans l'étude. Leur estimation, plus que leur mesure directe (qui est en elle-même très difficile à mettre en œuvre) faisait donc partie des recommandations pour la planification des futurs suivis.

Bibliographie

- CEMAGREF, 1985. Apports au lac du Bourget (Savoie). Etude 1983. Rapport et annexes DQEPP, 85pp.
- Lepelletier, T., 1990. Etudes de diagnostics des réseaux d'assainissement de Chambéry et Aix les Bains en vue de la dépollution du lac du Bourget. TSM-L'Eau, 7-8 : 357-368.

- Redfield, A. C., Ketchum, B. H., and Richards, F.A., 1963. The influence of organisms on the composition of sea water, p. 26–77. *In* M. N. Hill [ed.], *The Sea*. Interscience.
- Stroffek, S., 1990. Les transferts verticaux de matière et leur modification par les bactéries hétérotrophes fixées sur particules en sédimentation dans les eaux de surface de deux grands lacs alpins (lac Léman, lac du Bourget, France). *Thèse de doctorat*, Université Claude Bernard, Lyon, 227pp.
- Vinçon Leite, B., 1991. Contribution de la modélisation mathématique à l'étude de la qualité de l'eau dans les lacs sub-alpins : Le lac du Bourget (Savoie). Doctorat de l'ENPC, Paris, 261pp.

Etat physico-chimique des eaux du lac du Bourget et des apports à ce lac

Ce chapitre présentera les résultats obtenus lors du suivi physico-chimique du lac du Bourget en 2004 et 2005. Le suivi des années 1980 avait indiqué une forte diminution des concentrations en certains éléments nutritifs d'origine minérale, et notamment en phosphore. Le suivi des années 2004 – 2005 doit déterminer si cette diminution s'était poursuivie ou non, et donc estimer la situation actuelle du potentiel trophique du lac du Bourget.

I. METHODES DE PRELEVEMENT ET D'ANALYSE

La station de prélèvement choisie pour le suivi des années 2004-2005 est la même que celle des suivis précédents : le point B situé au centre du lac avec une profondeur maximale de 140 m.

Les campagnes ont eu lieu 2 fois par mois en moyenne, soit 22 campagnes en 2004 et 21 campagnes en 2005, réparties selon les **tableaux 1 et 2**. Comme indiqué sur ces tableaux, les analyses et les profondeurs prélevées sont alternées entre les campagnes :

- Le premier type de campagne comporte 7 profondeurs de prélèvement (2 m, 6 m, 10 m, 15 m, 20 m, 30 m, et 50 m), sur lesquelles sont effectuées des analyses complètes (azote ammoniacal NH_4^+ ; azote nitrique NO_3^- ; azote total N_{tot} ; carbone organique total COT ; orthophosphate PO_4^{3-} ; phosphore total P_{tot} ; silice réactive SiO_2 ; carbone organique dissous COD ; matières en suspension MES ; phosphore total sur eau filtré P_{tef} ; chlorure Cl^- ; sulfate SO_4^{2-} ; calcium Ca^{2+} ; magnésium Mg^{2+} ; sodium Na^+ ; potassium K^+) ;
- Le second type de campagne comporte 11 profondeurs de prélèvement (2 m, 6 m, 10 m, 15 m, 20 m, 30 m, 50 m, 80 m, 110 m, 130 m et 140 m), sur lesquelles sont effectuées des analyses réduites (azote ammoniacal NH_4^+ ; azote nitrique NO_3^- ; azote total N_{tot} ; carbone organique total COT ; orthophosphate PO_4^{3-} ; phosphore total P_{tot} et silice réactive SiO_2).

Tableau 1. Dates des campagnes de prélèvements et de profils sonde en 2004 et détails des analyses effectuées

Date	Profil temp - O2	profil fluo	Transp. Secchi	Prélèvement intégré	Prélèvement NISKIN													
					SBE 19+	BBE	Chloro a	Nutriments - NO3 - PO4 - Ptot - COD - SiO2										
								Couche euphotique	2	6	10	15	20	30	50	80	110	130
14/01/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
11/02/04	X	X	X	X	X													
17/2/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
03/03/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
16/03/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x			x				
08/04/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x							
20/04/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
04/05/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x							
12/05/05	X	X	X	X	X													
18/05/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
25/05/04	X	X	X	X	X													
08/06/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
10/06/04			X															
15/06/04	X	X	X	X	X													
24/06/04	X	X	X	X	X													
30/06/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x							
06/07/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
20/07/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x							
29/07/04	X	X	X	X	X													
04/08/04	X	X	X	X	X													
11/08/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
23/08/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x							
08/09/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
22/09/04	X	X	X	X	X													
28/09/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x							
05/10/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x							
21/10/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
03/11/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x							
16/11/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
01/12/04	X	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x							
07/12/04			X															
13/12/04	X	X	X			x	x	x	x	x	x	x		x	x			
Total	30	30	32	28	22	22	22	22	22	22	22	12	11	13	12			

Tableau 2. Dates des campagnes de prélèvements et de profils sonde en 2005 et détail des analyses effectuées

Date	Profil temp - O2	profil fluo	Transp. Secchi	Prélèvement intégré	Prélèvement NISKIN										
	SBE 19+	BBE		Chloro a	Nutriments - NO3 - PO4 - Ptot - COD - SiO2										
				Couche euphotique	2	6	10	15	20	30	50	80	110	130	140
11/1/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x			x	x
8/2/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
24/2/05	X	X	X												
2/3/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x				
15/3/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
21/3/05	X	X	X	X											
1/4/05	X	X	X	X											
5/4/05	X	X	X		x	x	x	x	x	x	x				
14/4/05	X	X	X	X											
20/4/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
4/5/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x				
11/5/05		X	X	X											
16/5/05	X	X	X		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
19/5/05			X												
26/5/05	X	X	X	X											
2/6/05	X	X	X	X											
10/6/05	X	X	X												
16/6/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x				
23/6/05	X	X	X	X											
28/6/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
12/7/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x				
20/7/05	X	X	X	X											
26/7/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
3/8/05	X	X	X	X											
10/8/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x				
18/8/05	X	X	X	X											
24/8/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x				
1/9/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
6/9/05	X	X	X	X											
14/9/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x				
26/9/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
5/10/05	X	X	X	X											
11/10/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
24/10/05	X	X	X		x	x	x	x	x	x	x				
9/11/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
17/11/05	X	X	X	X											
30/11/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
12/12/05	X	X	X	X	x	x	x	x	x	x	x				x
Total	36	37	38	32	22	22	22	22	22	22	22	11	11	12	13

La station B est admise comme représentative du lac au point de vue physico-chimique, et les calculs de stock du lac seront effectués à partir de ce point.

Les prélèvements sont réalisés selon des techniques uniformisées, à l'aide de bouteilles cylindriques NISKIN. Les échantillons sont analysés par le laboratoire de la Station d'Hydrobiologie Lacustre (INRA - UMR CARTELE - Thonon-les-Bains) selon les méthodes normalisées décrites dans le **tableau 3**.

Tableau 3. Méthodes d'analyses physico-chimiques

Déterminations	Méthodes	Norme
		AFNOR
MeST	Filtration sur filtres fibres de verre	NF EN 872
Orthophosphates	Colorimétrie Murphy et Riley (Molybdate Sb tartrate et réd. acide ascorbique)	NF EN 1189
pH	Electrométrie	NF T 90-008
Sulfate	Chromatographie ionique avec suppresseur chimique	NF EN ISO 10304
Conductivité à 25 °C	Correction de température automatique	NFEN2788/ISO7888
Chlorure	Chromatographie ionique avec suppresseur chimique	NF EN ISO 10304
Cations Ca, Mg, Na, K	Spectrométrie d'absorption atomique sur flamme	NF T 90-005
Phosphore total	Minéralisation au peroxydisulfate en milieu acide	NF EN 1189
Azote ammoniacal	Bleu d'indophénol	NF T90-015
Azote nitrique	Colorimétrie réduction Cd	NF EN ISO 26777
Carbone organique total (COT) détection IR	Minéralisation : Persulfate à chaud 80°C	FDT 90-102
Titre Alcalimétrique complet	Titration par électrométrie, point équivalent	NF EN ISO 9963-1

Avec une fréquence plus importante que les campagnes de prélèvement, des profils verticaux (mesures à chaque mètre tout le long de la colonne d'eau) de température et d'oxygène dissous ont été réalisés à l'aide d'une sonde multiparamètres immergeable. De même, des profils verticaux de fluorescence a été effectué avec une sonde BBE afin de déterminer la composition algale de la colonne d'eau. La profondeur de la transparence est mesurée quant à elle avec un disque SECCHI. Au total, 30 profils sonde ont été obtenus en 2004 et 36 en 2005 ; la transparence a été déterminée quant à elle 32 fois en 2004 et 38 fois en 2005 (**Tableaux 3 et 4**).

II. REGIME DES EAUX ET STRATIFICATION

Le lac du Bourget subit un cycle annuel de réchauffement/refroidissement lié aux conditions climatiques. Au printemps, les couches superficielles se réchauffent ce qui marque le début de la stratification (**Figure 1**). La stratification thermique des eaux est bien marquée de la fin du printemps jusqu'en automne. Lorsque l'hiver arrive, le lac se refroidit jusqu'à ce que la colonne d'eau soit toute entière à la même température (de l'ordre de 6°C pour le lac du Bourget). Le lac est alors « brassé » : la colonne d'eau est homogénéisée par les vents, ce qui se traduit par une redistribution et donc une homogénéisation des concentrations des nutriments sur l'ensemble de cette colonne d'eau.

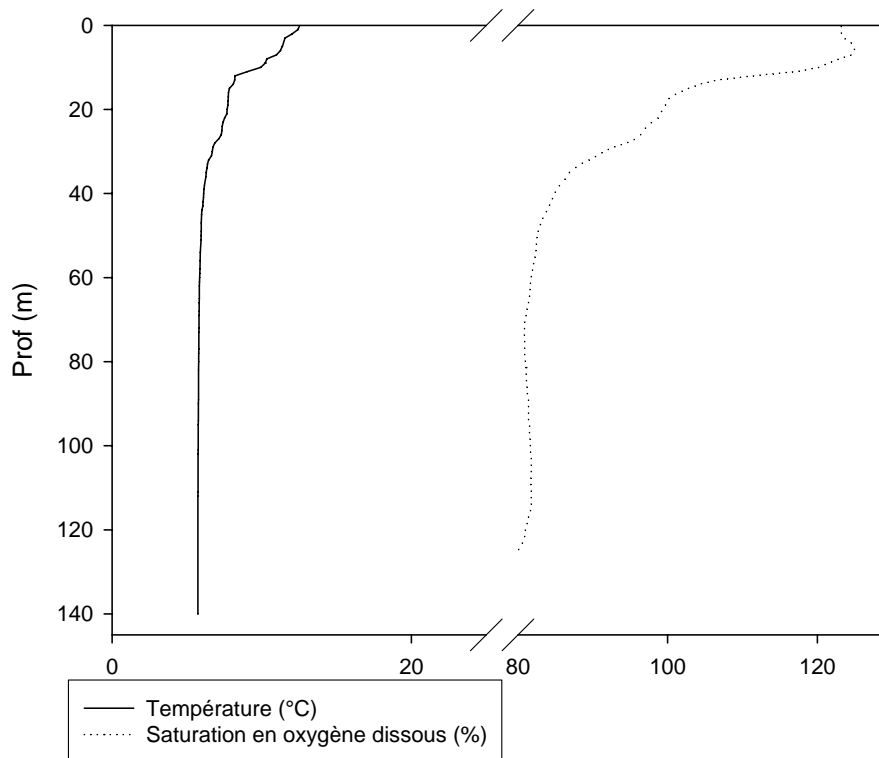


Figure 1. Profil en température et en oxygène du 4/5/04, lors de la stratification thermique

Les températures hivernales ont toujours été suffisamment froides pour assurer l'homogénéisation thermique du lac du Bourget, tant en 1995-96 qu'en 2004-05. Le **tableau 4** indique les périodes durant lesquelles est observée l'homogénéisation thermique ainsi que les températures correspondantes. On remarque que cette homogénéisation thermique de la colonne d'eau s'effectue légèrement plus tard dans les années 2004-05 que dans les années 1995-96, ce qui pourrait traduire un automne et un début d'hiver plus doux.

Tableau 4. Températures d'homogénéisation et températures maximum observées au point B en 1995, 1996 et 2004, 2005

Année	Température homogénéisation (°C)	Date	Température maximum (°C)	Période
1995	6,5	26/1/95	26	Juillet 95
1996	6,0	9/2/96	22	Juillet 96
2004	5,8	3/3/04	25	Août 04
2005	5,3	24/2/05	25	Juin 05

Le réchauffement des eaux de surface commence en avril pour former la thermocline qui atteindra une profondeur de l'ordre de 20 mètres, en 2004 et en 2005 (**figure 3**), et les températures maximales sont observées en surface en août 2004 avec 25°C et en juin 2005 avec 25°C aussi. Les deux périodes de réchauffement printanier et estival se déroulent de la même manière comme on l'observe sur la **figure 4**. Ces caractéristiques de réchauffement et de thermocline sont similaires, dans leurs dynamiques, à celles observées en 1995-96, mais le réchauffement a été plus précoce, indiquant des températures plus élevées au début du printemps.

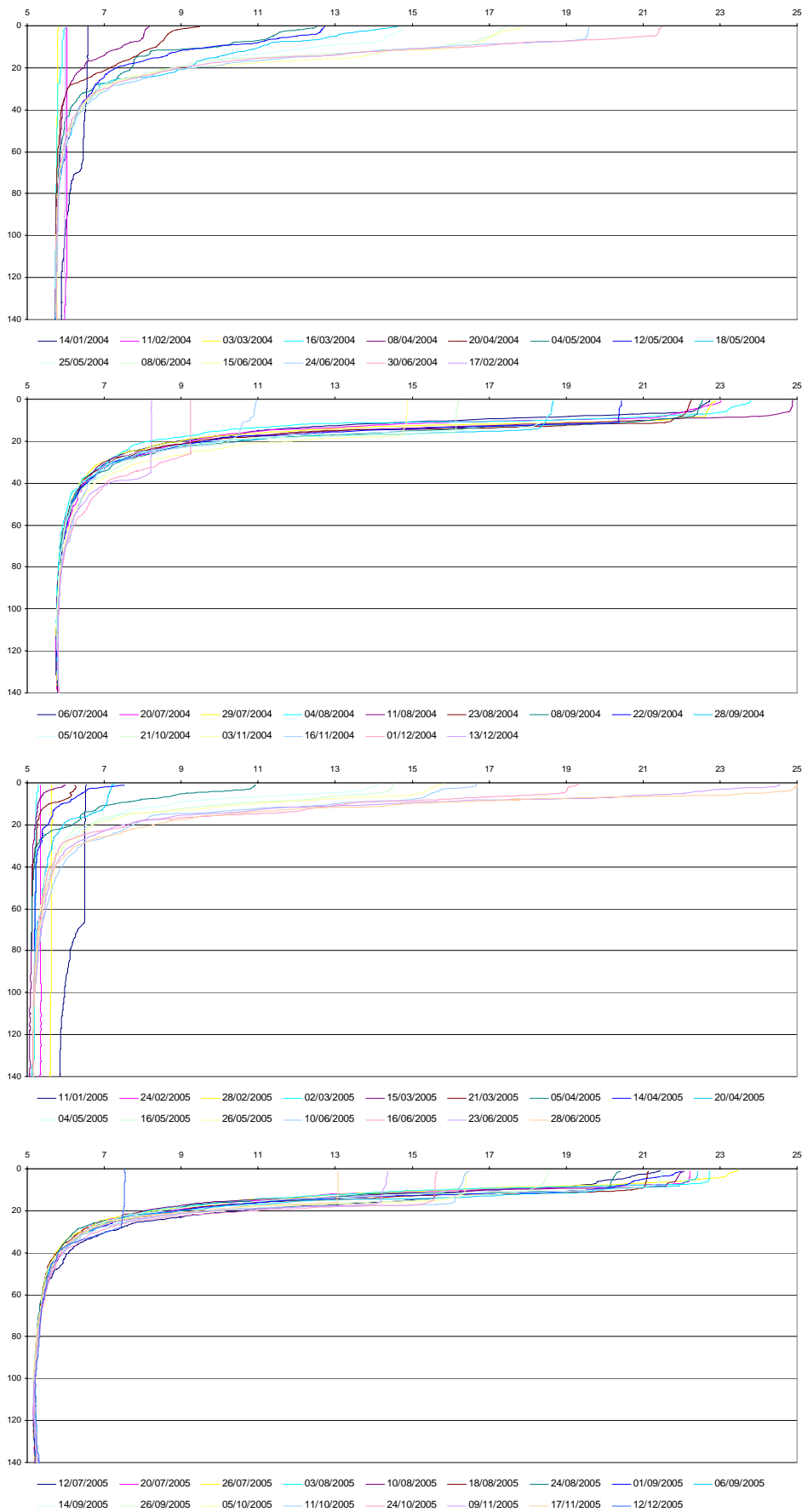


Figure 3. Evolution de la température de la colonne d'eau du point B en 2004-2005

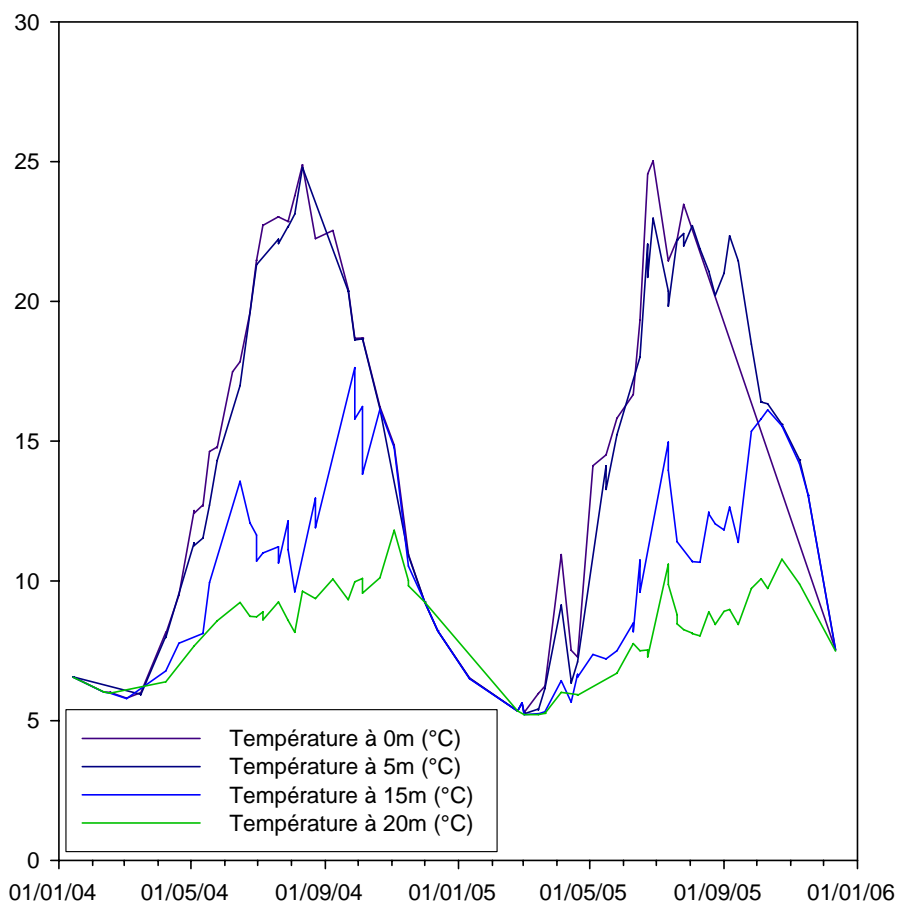


Figure 4. Evolution de la température à 0m, 5m, 15m et 20m au point B

L'évolution de la température des couches inférieures et profondes du lac est observée sur la **figure 5**. On constate que le refroidissement de l'hiver 2005 est beaucoup plus important que celui de 2004 : la température du fond atteint un minimum de 5,1 °C en mars 2005 contre 5,7 °C en mars 2004 ; le coeur de l'hiver 2005 a été particulièrement rigoureux avec une température moyenne en février de 1,1°C contre 3,8 °C pour la moyenne de 1974-2005. Ces valeurs sont inférieures à celles observées en 1995-96, où elles ne descendaient pas au-dessous de 6,0 °C.

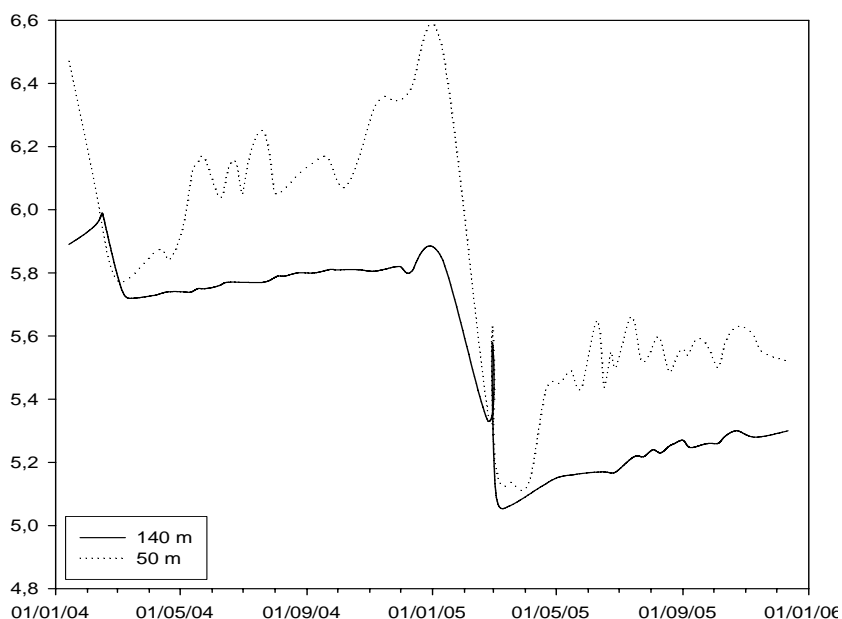


Figure 5. Evolution de la température à 50 m et à 140 m au point B

La **figure 6** indique une tendance au refroidissement du fond du lac depuis ces 10 dernières années, principalement due à une succession d’hivers froids. Cette tendance au refroidissement s’observe, de manière moins importante, jusqu’à la couche de 50 m. La température de surface est contrôlé par la météorologie estivale et n’indique pas d’évolution significative. Les suivis allégés à venir permettront de confirmer la mise en évidence de ce refroidissement du fond du lac.

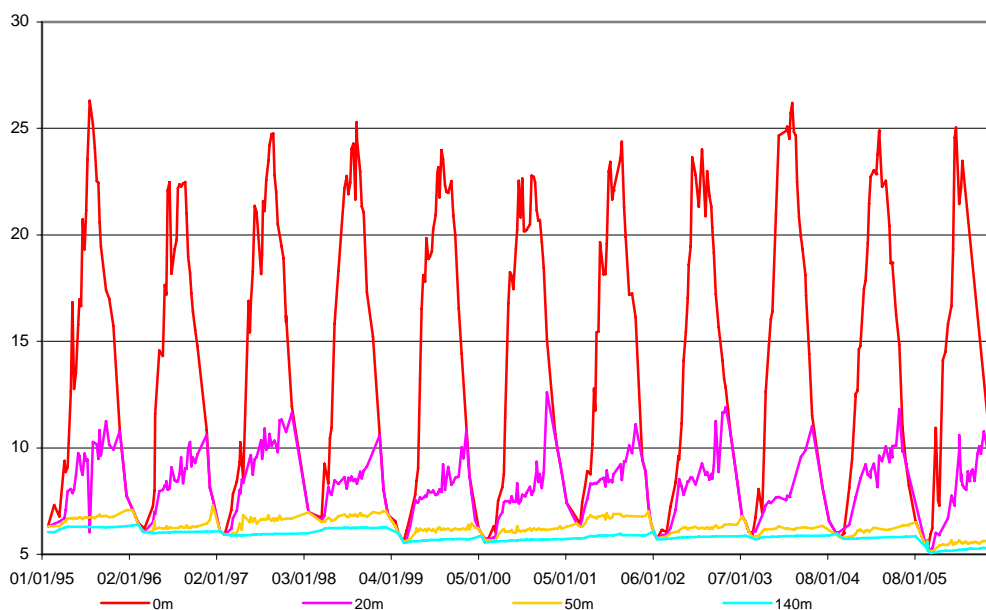


Figure 6. Evolution de la température à 0, 20, 50 et 140 m de 1995 à 2005 au point B

En conclusion, le refroidissement hivernal du lac permet chaque année une homogénéisation thermique qui a lieu en mars pour les deux années de suivi. Cette homogénéisation thermique est plus importante qu'il y a dix ans mais elle arrive plus tard ce qui traduirait des automnes et début d'hiver plus doux. Le réchauffement des couches de surface est observé à partir du mois d'avril. Le maximum des températures est de l'ordre de 25 °C avec une thermocline localisée entre 15 et 20m, comme cela avait aussi été observé lors du précédent suivi lourd en 1995-96.

III. TRANSPARENCE ET OXYGENE

L'oxygène et la transparence sont 2 paramètres physico-chimiques indicateurs du comportement biologique du lac.

Dans les eaux de surface, lorsque l'activité biologique débute avec la mise en place de la stratification, l'activité photosynthétique du phytoplancton produit de l'oxygène et la transparence de la colonne d'eau diminue du fait de la présence des algues (**Figure 7**). Le zooplancton se développe ensuite et broute les algues, ce qui provoque alors une augmentation de la transparence, c'est la période des eaux claires. Après cette période, on observe la reprise de l'activité phytoplanctonique avec à nouveau une diminution de la transparence.

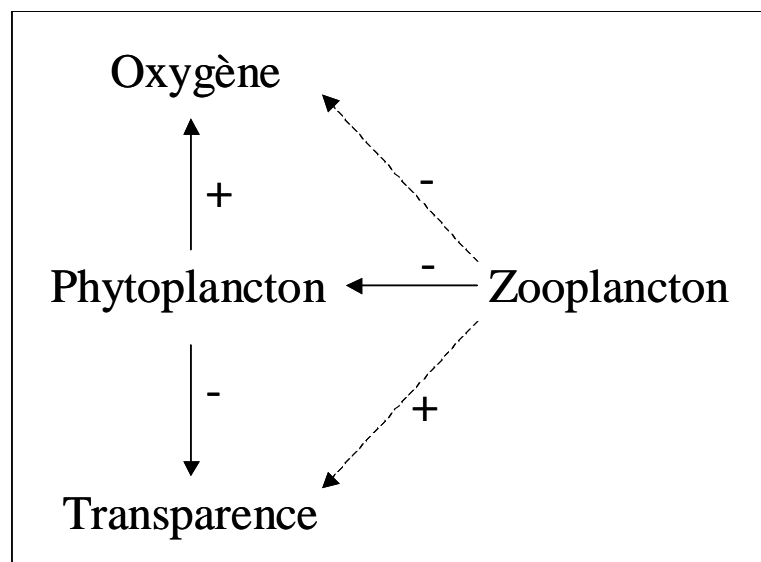


Figure 7. Schéma simplifié des relations entre deux paramètres physico-chimiques (oxygène et transparence des eaux) et deux compartiments biologiques (phytoplancton et zooplancton)
Traits pleins = liens directs; traits pointillés = liens indirects

Dans les eaux profondes, le brassage en hiver permet un ré-oxygénation complète des eaux du fond avec une redistribution des nutriments sur la colonne d'eau. Tout au long de l'année, les bactéries dans les couches profondes consomment l'oxygène dissous jusqu'à atteindre des conditions anaérobiques puisque le fond n'est quasiment pas réapprovisionné en oxygène entre deux brassages. Pour se procurer de l'oxygène, les bactéries doivent alors procéder à la réduction du fer et du manganèse présents dans les sédiments, ce qui entraîne un relargage du phosphore piégé dans ces sédiments. Ce phosphore remis en suspension pourra ensuite être redistribué sur toute la colonne d'eau lors du brassage suivant. Le phosphore étant le facteur limitant de l'eutrophisation, la désoxygénation du fond entretient le problème de l'eutrophisation des eaux du lac (cf. 4. Evolution des nutriments).

La transparence a été mesurée 32 fois en 2004 et 38 fois en 2005 (**Tableau 3 et 4**). Nous pouvons donc considérer disposer d'un pas de temps assez fin pour considérer cette transparence comme représentative de la transparence réelle ; chaque variation importante a donc très probablement été prise en compte par cette mesure. L'évolution de la transparence est représentée sur la **figure 8**.

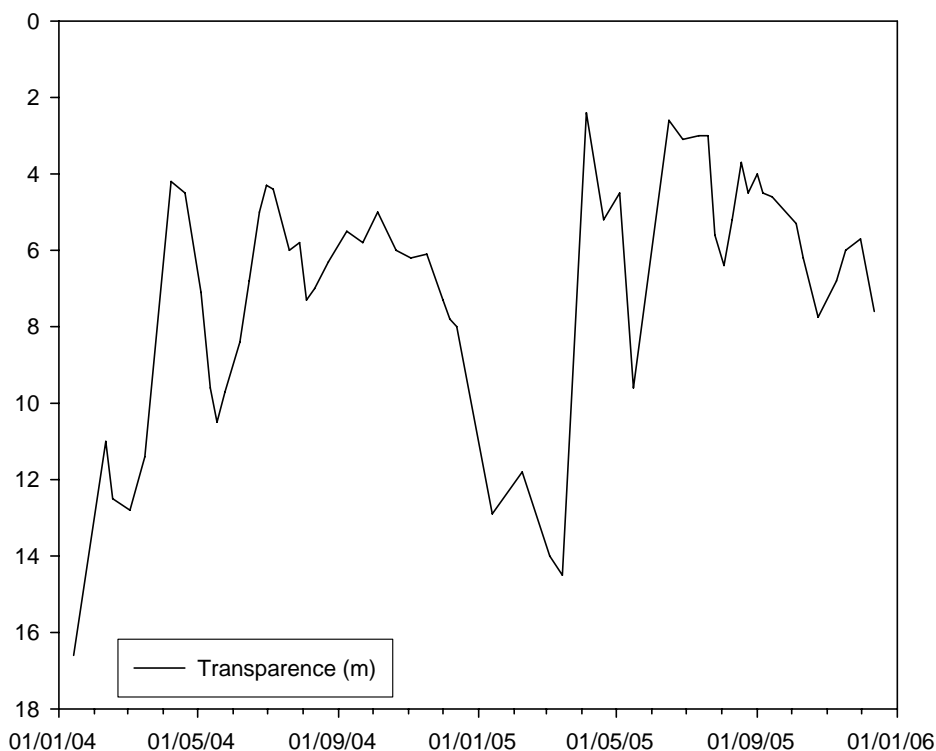


Figure 8. Evolution de la transparence (m) au point B en 2004-2005

Les transparences maximales et minimales sont indiquées dans le tableau 5. Les transparences maximales sont observées lors de l'hiver avec le refroidissement des eaux de surface et la réduction de l'activité biologique. Elles atteignent 16,6 m en 2004 et 14,5 m en 2005, soit du même ordre qu'en 1996, mais plus importante qu'en 1995. Il faut noter que la valeur très élevée de transparence observée en janvier 2004 est à rapprocher de l'absence exceptionnelle de la cyanobactérie *P. rubescens* lors de l'hiver 2003-2004.

Tableau 5. Transparences maximales et minimales au point B en 2004 et 2005

	Transparence minimale (m)		Transparence maximale (m)	
2004	4,2	14/01/2004	16,6	08/04/2004
2005	2,4	05/04/2005	14,5	15/03/2005

Les périodes des eaux claires sont bien visibles avec la brusque augmentation de la transparence après le début de l'activité phytoplanctonique, du 4 au 25 mai avec une transparence moyenne de 9,2 m en 2004 et, de manière beaucoup plus courte, en 2005 lors de la campagne du 16 mai avec une transparence de 9,6 m. Le chapitre sur l'étude du zooplancton indique bien à ces périodes une augmentation du zooplancton, et ceci de manière beaucoup plus forte en 2004 qu'en 2005, ce qui tend à expliquer le fait que la période des eaux claires était plus importante en 2004.

La transparence observée lors de la production phytoplanctonique, avant et après la période des eaux claires, est significativement plus élevée en 2004 qu'en 2005, ce qui peut laisser présumer une production plus importante en 2005, avec période mai-juin plus chaude en 2005 qu'en 2004, cependant la production primaire (chapitre phytoplancton) n'indique pas une de valeurs significativement différente entre 2005 et 2004. L'étude de la variabilité saisonnière des nutriments n'indique pas non plus de consommation excessivement plus importante en 2005 (cf. 4. Evolution des nutriments); la transparence plus faible en 2004 peut être donc principalement expliqué par une pression de broutage moindre en 2005.

Un indice de transparence est utilisé sur le lac du Bourget depuis plusieurs années, cet indice est aussi appelé « transparence estivale » et correspond à la moyenne de la transparence entre l'après-période des eaux claires à la fin de l'été. L'évolution de cet indice est représentée sur la **figure 9**.



Figure 9. Evolution de l'indice transparence (m) au point B de 1981 à 2005

L'évolution de la transparence estivale indique une nette augmentation de l'ordre de 10% par an depuis 1981 ce qui semble concorder avec la diminution de l'importance de diatomées observée dans les études sur le phytoplancton. Cette diminution pourrait correspondre à la réponse de l'écosystème à la diminution des apports externes en nutriments, et principalement en phosphore. On observe ponctuellement en 2005, 1996 et 1987 de plus faibles valeurs de transparence qui se situent en dehors de la tendance, ce qui est rapproché d'une période des eaux claires (due la pression de broutage du zooplancton) moins importante lors de ces trois années.

L'oxygène dissous a été mesuré lors de chaque profil sonde (Cf. **Tableau 3**), soit 30 fois en 2004 et 36 fois en 2005. La **figure 10** indique l'évolution de l'oxygène dissous tout le long de la colonne d'eau en 2004 et 2005. L'oxygène dissous s'exprime en mgO_2/L ou en % de saturation de l'oxygène dans l'eau.

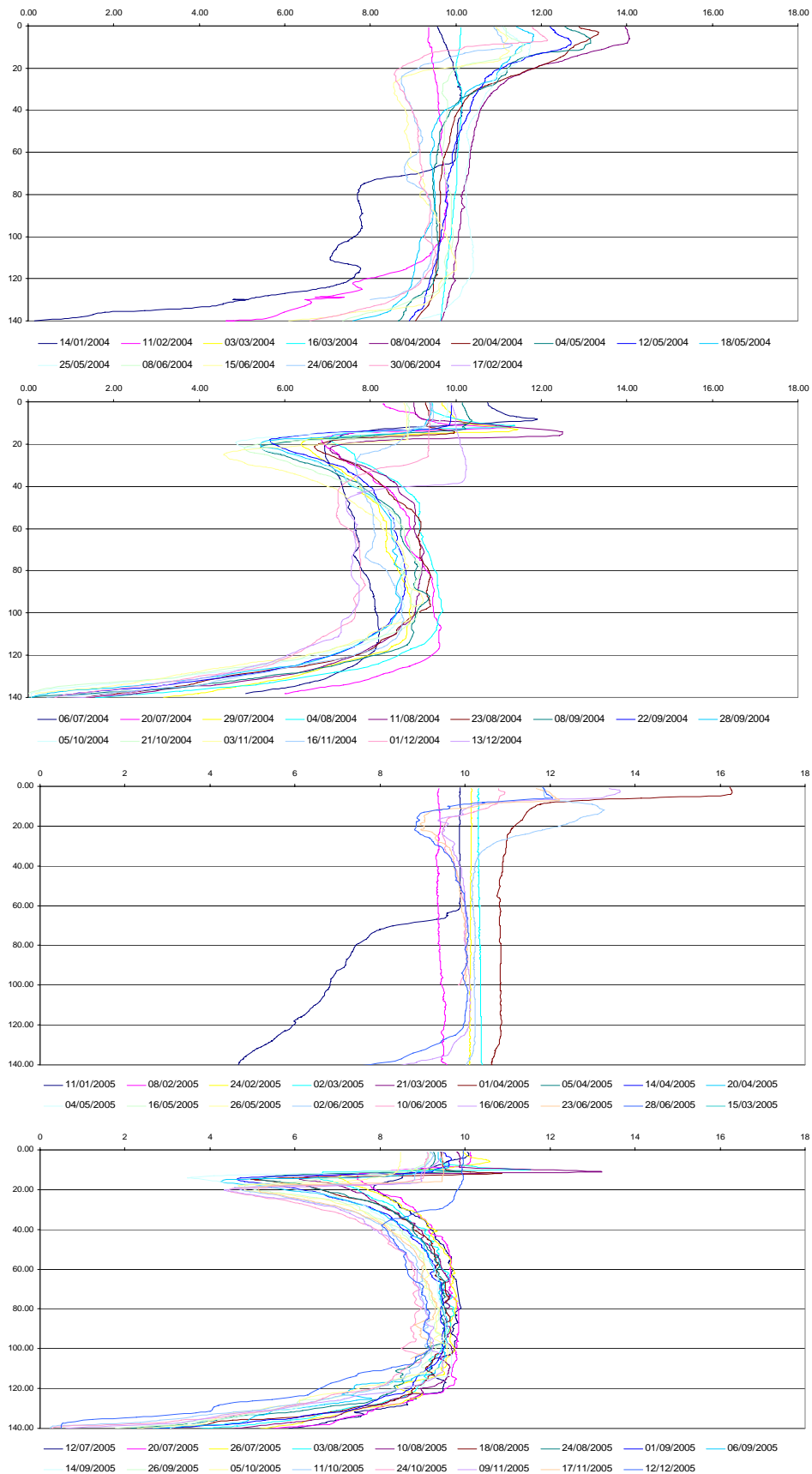


Figure 10. Evolution de l'oxygène dissous (échelle horizontale en mg.l^{-1}) sur la colonne d'eau (échelle verticale en m) du point B en 2004 et 2005

Le suivi de l'oxygène permet de bien observer les 3 phases du lac :

- a) en hiver après le brassage du lac, l'ensemble de la colonne d'eau est homogénéisée et oxygénée,
- b) au printemps, lors de l'activité phytoplanctonique, la photosynthèse produit de l'oxygène dans l'épilimnion, et les couches du fond du lac commencent à s'appauvrir en oxygène dissous du fait de l'activité bactérienne,
- c) à l'automne, l'activité phytoplanctonique ralentie et la consommation de l'oxygène dissous par la vie biologique du lac entraînent une diminution de l'oxygénation de l'ensemble de la colonne d'eau et surtout une désoxygénation des couches profondes.

Ces trois phases sont représentées sur la **figure 11**.

Le brassage est observé lors de la campagne du 16 mars en 2004 avec $9,64 \text{ mgO}_2/\text{L}$ (77%) au fond du lac, et le 2 mars 2005 avec $10,39 \text{ mgO}_2/\text{L}$ (82%) au fond du lac. Ce brassage a été beaucoup plus performant en 2005 qu'en 2004 comme on peut le constater sur la **figure 11** et avec les températures du fond du lac. Cependant, ces brassages ne sont pas complets, comme ceux observés en 1995 et 1996, de l'ordre de 80% de saturation en oxygène.

La sursaturation en oxygène dissous de l'épilimnion, du fait de la photosynthèse, atteint au maximum 136% le 30 juin 2004 à 5 m de profondeur et 147% le 16 juin 2005 à 2 m ; ces valeurs sont inférieures aux sursaturations maximales observées en 1995 (156% le 20 juin) et en 1996 (163% le 19 avril). Cependant, nous n'observons pas sur le long terme une tendance à la baisse de cette sursaturation (**Figure 12**). La sursaturation est importante du mois d'avril au mois de septembre en 2004 et 2005, durant cette période l'activité phytoplanctonique produit plus d'oxygène dissous que celui consommé par l'activité biologique.

2004

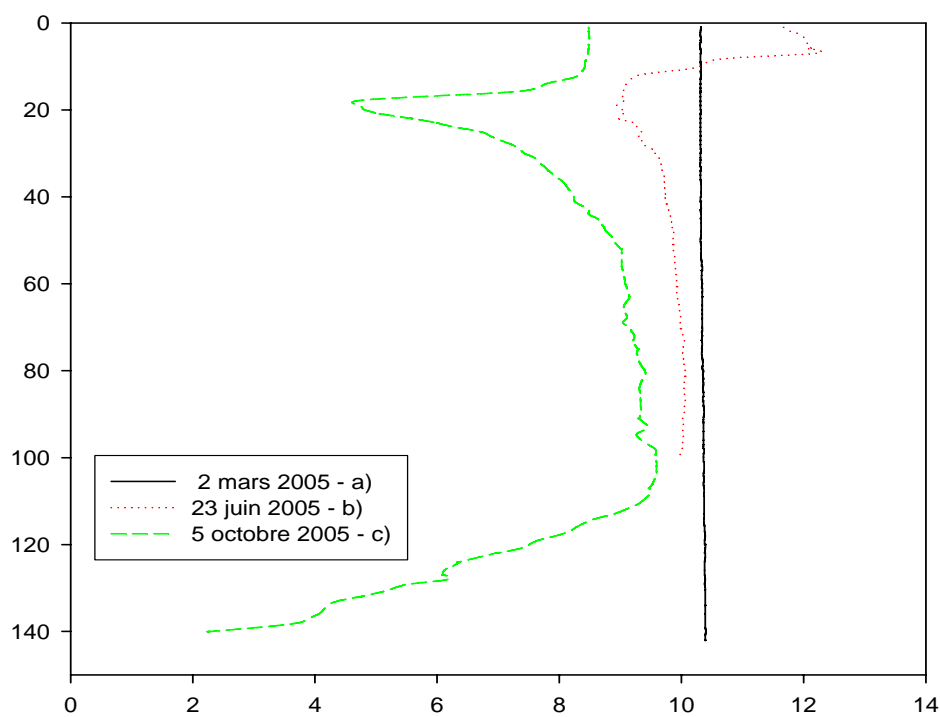
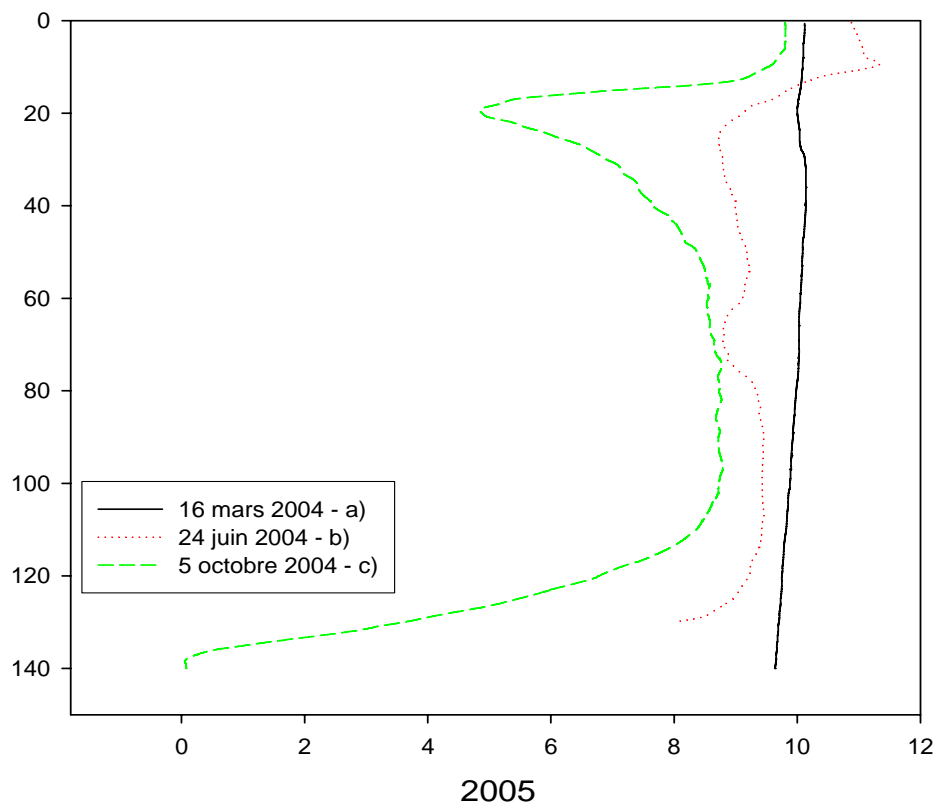


Figure 11. Profil de l'oxygène dissous (échelle horizontale en mg.l⁻¹) dans la colonne d'eau (échelle verticale en m) en hiver, au printemps et en automne au point B en 2004 et 2005

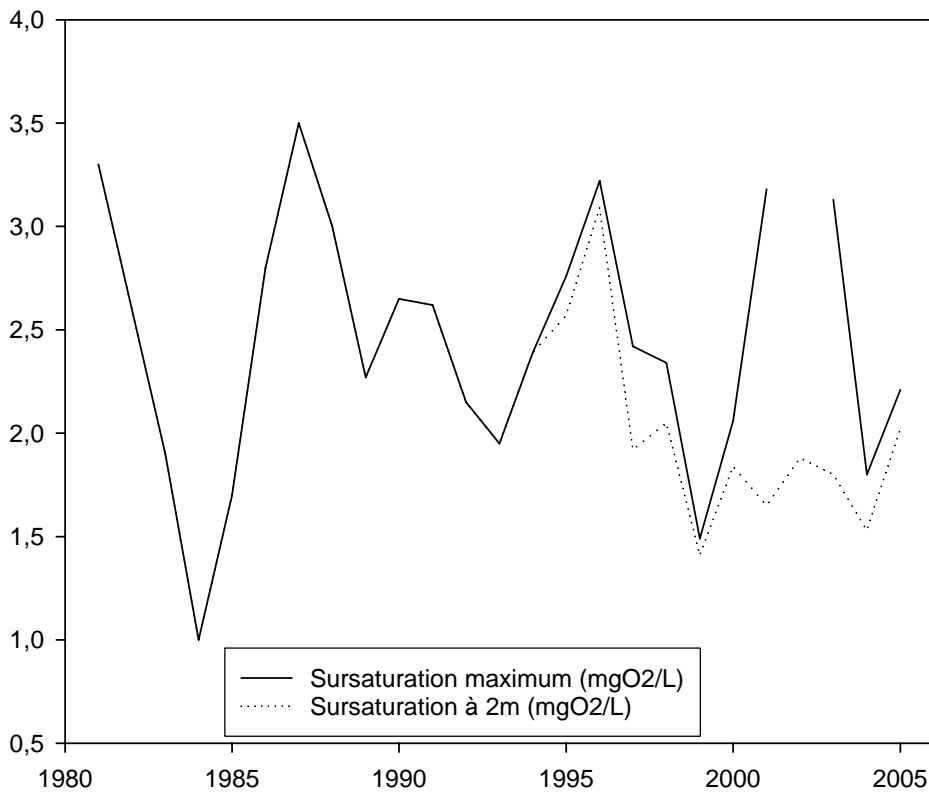


Figure 12. Evolution de la sursaturation (échelle verticale en $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) moyenne annuelle à 2 m et maximum au point B de 1981 à 2005

Les couches profondes du lac, réoxygénées à environ 80% par le brassage, subissent un appauvrissement progressif en oxygène pour atteindre au minimum $0,20 \text{ mgO}_2/\text{L}$ le 1 décembre 2004 et $0,24 \text{ mgO}_2/\text{L}$ le 11 octobre 2005 à 140 m. La **figure 13** permet de visualiser que la désoxygénation des eaux profondes devient très élevée à partir du mois de septembre. L'impact de cette désoxygénation sur le relargage du phosphore sera discuté dans la partie 3. La **figure 14** représente l'évolution de la teneur en oxygène des couches profondes. Nous observons ainsi que les brassages ne sont pas tous aussi efficaces pour réoxygéner les eaux du fond, la teneur en oxygène dissous après chaque brassage varie entre 6 et $12 \text{ mgO}_2/\text{L}$, et ces concentrations peuvent diminuer au cours de l'année jusqu'à $0 \text{ mgO}_2/\text{L}$. Seuls les brassages hivernaux de 1987, 1991 et 1993 ont permis de réoxygéner le fond du lac aux alentours de $12 \text{ mgO}_2/\text{L}$, il s'ensuit aux années suivantes une réoxygénation partielle des couches du fond et au cours de l'années l'oxygène diminue de manière importante comme en 1988, 1990 et 2002. Les brassages depuis l'hiver 2002-2003 ont été assez efficaces pour réoxygéner totalement les couches du fond.

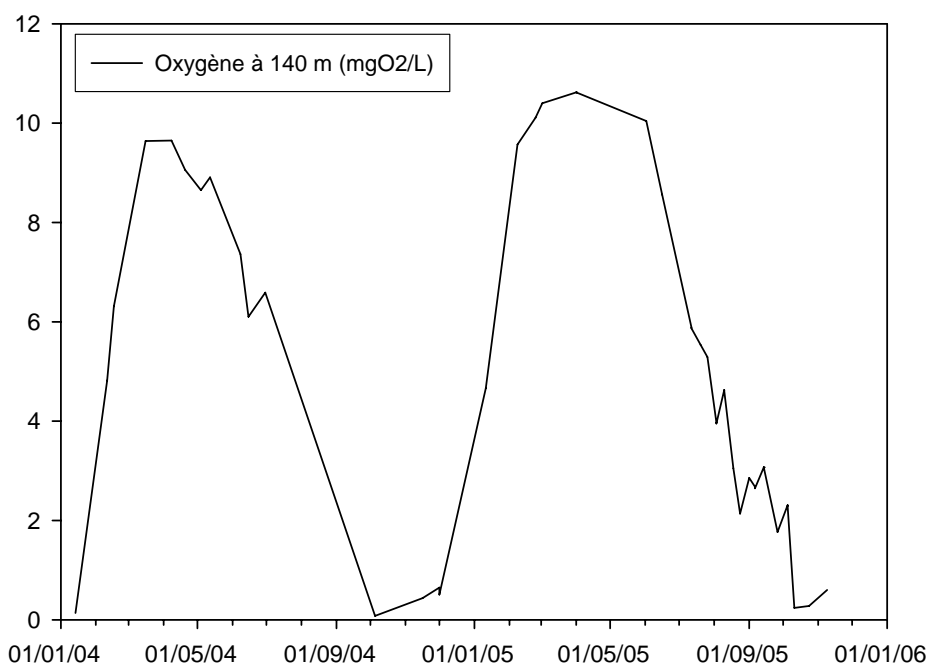


Figure 13. Evolution de la teneur en oxygène dissous (mg.l^{-1}) à 140m au point B de 2004 à 2005

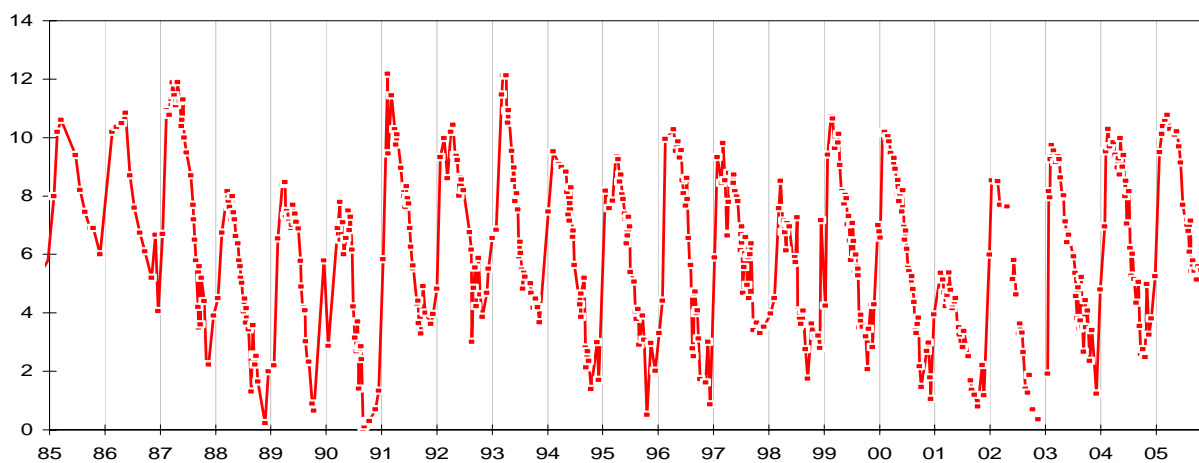


Figure 14. Evolution de la teneur en oxygène dissous (échelle verticale en mg.l^{-1}) à 130 m au point B de 1985 à 2005

L'évolution de l'indice de transparence (calculé sur les valeurs d'été) a augmenté de manière significative depuis 1981, ce qui traduit une moindre production phytoplanctonique dans la couche d'eau supérieure lorsque le lac est thermiquement stratifié.

La sursaturation, due à l'activité phytoplanctonique, est de l'ordre de 140 % dans la couche de surface, suivie de la période des eaux claires en mai, plus importante en 2004 qu'en 2005.

Les couches profondes subissent une désoxygénation importante à partir du mois de septembre pour atteindre en fin d'année des teneurs de l'ordre de 0,20 mgO₂/L. Les couches profondes sont réoxygénées par les brassages depuis 2002, les teneurs en oxygène dissous des couches profondes varient de 0 à 12 mgO₂/L. La sursaturation maximale moyenne annuelle n'a pas évolué significativement depuis les années 1980.

IV. EVOLUTION DES NUTRIMENTS : AZOTE, PHOSPHORE ET SILICE

Les nutriments suivent un cycle saisonnier : ils sont consommés dans les couches superficielles par le phytoplancton et dans une moindre mesure les bactéries, puis lors du brassage hivernal, ils sont redistribués de façon homogène le long de la colonne d'eau. Le réapprovisionnement en nutriments dans les couches supérieures est donc réalisé à partir de la redistribution lors du brassage mais aussi par les apports externes.

Ce cycle est visible sur les **figures 15, 16 et 17**. On observe en hiver après le brassage, une redistribution des nutriments le long de la colonne d'eau, soit :

- de 0,69 à 0,72 mgN/L en 2004 et de 0,52 à 0,61 mgN/L en 2005 pour l'azote nitrique,
- de 28 à 29 µgP/L en 2004 et de 21 à 24 µgP/L en 2005 pour l'orthophosphate,
- de 2,10 à 2,84 mg/L en 2004 et de 2,58 à 2,79 mg/L en 2005 pour la silice.

Lors de la stratification de la colonne d'eau, on observe alors jusqu'à la fin de l'année la consommation complète et rapide des nutriments dans les couches de surface en liaison avec le développement du phytoplancton principalement. De façon plus surprenante, la disparition de ces éléments s'observe jusqu'à au moins 30 m de profondeur pour l'orthophosphate et environ 20 m pour la silice et les nitrates, alors que le phytoplancton n'est plus présent à ces profondeurs, le phénomène de diffusion des nutriments à partir de l'hypolimnion est donc important.

Cette consommation des éléments nutritifs par le phytoplancton (pour la production primaire) se traduit par une augmentation directe du carbone organique total (COT) de manière directe ou indirecte par libération du COT lors de la rupture des cellules au cours du broutage (sloppy

feeding). Le COT passe de concentrations proches de 2 mg/L en hiver à des concentrations supérieures ou égales à 3 mg/L en été et au début de l'automne (**Figure 18**).

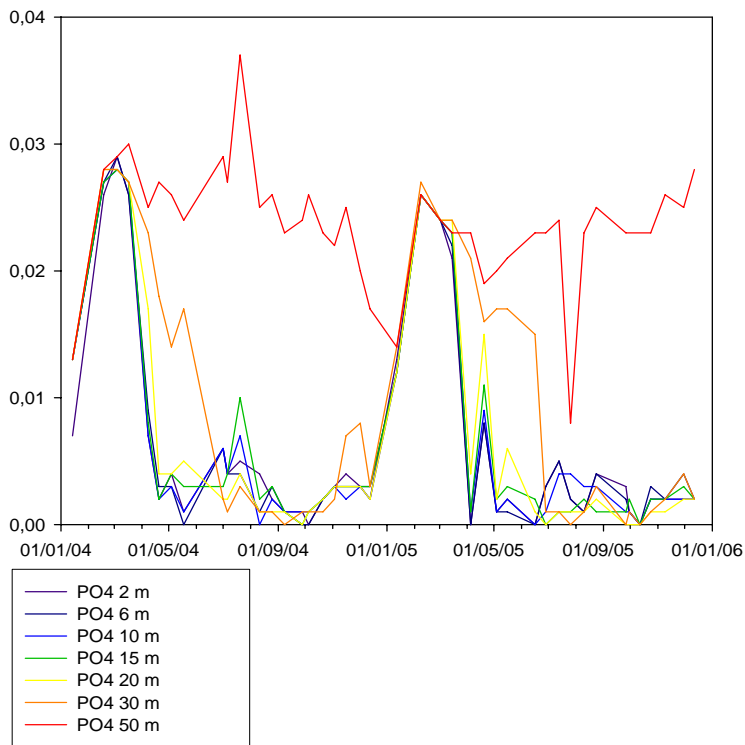


Figure 15. Evolution des orthophosphates (mgP.l⁻¹) au point B à 2, 6, 10, 20, 30 et 50 m en 2004 et 2005

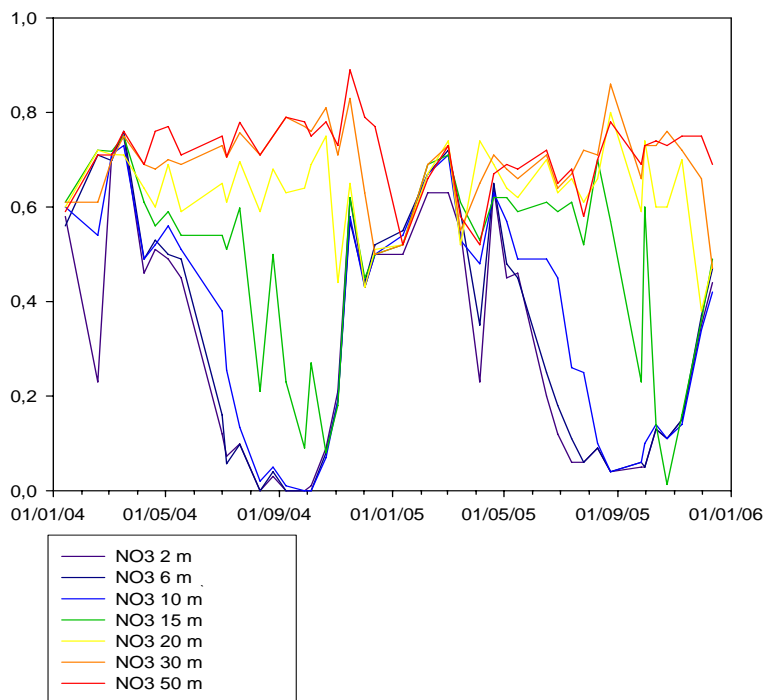


Figure 16. Evolution des nitrates (mgN.l⁻¹) au point B à 2, 6, 10, 20, 30 et 50 m en 2004 et 2005

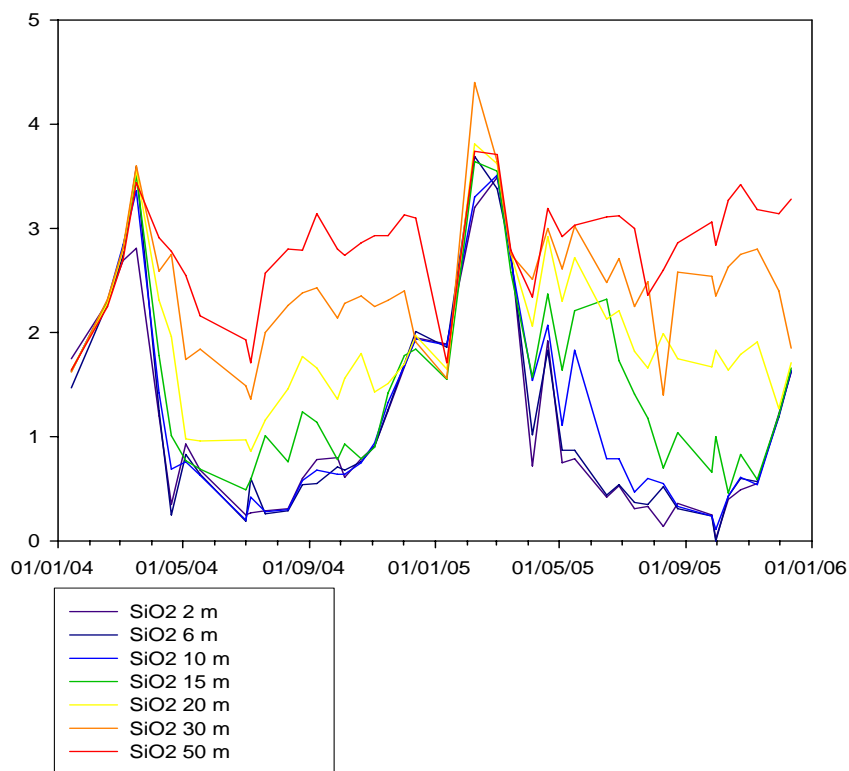


Figure 17. Evolution de la silice (mgSi.l⁻¹) au point B à 2, 6, 10, 20, 30 et 50 m en 2004 et 2005

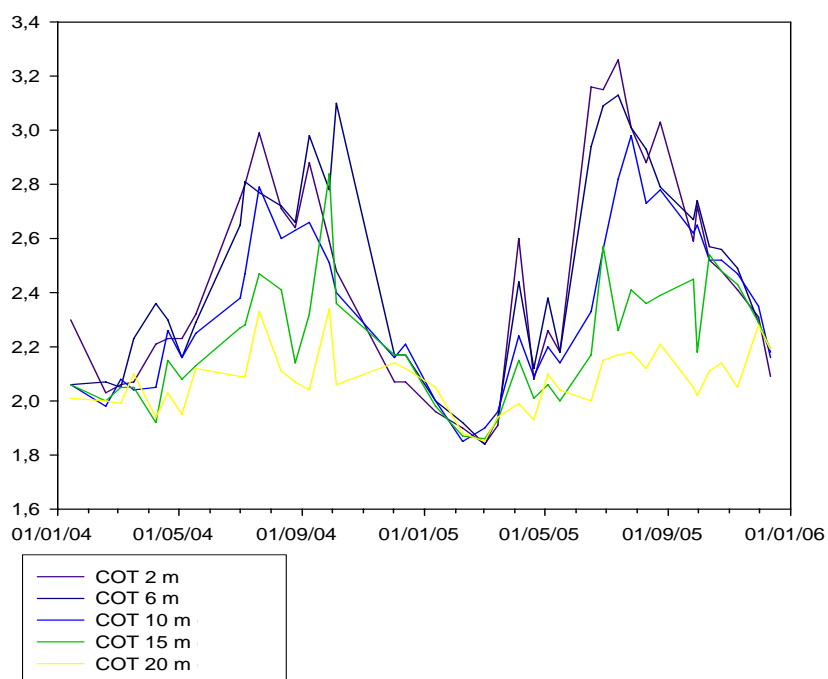


Figure 18. Evolution du carbone organique total (mg.l⁻¹) au point B à 2, 6, 10, 20, 30 et 50 m en 2004 et 2005

Pour les deux années 2004 et 2005, le phosphore apparaît comme étant le facteur limitant de la production algale. En effet, comme le montre la **figure 19** qui représente l'évolution du rapport NO_3/PO_4 , celui-ci est toujours supérieur à 7 (trait pointillé), valeur au-dessus de laquelle l'activité photosynthétique (et donc la croissance du phytoplancton) est limitée par le phosphore.

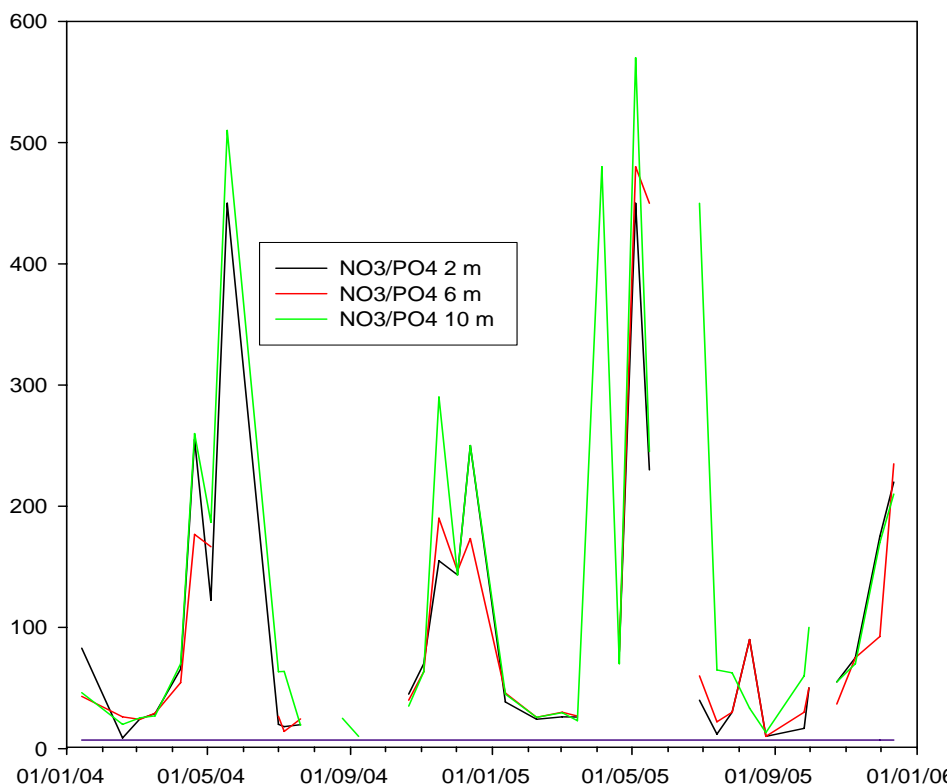


Figure 19. Evolution du rapport NO_3/PO_4 au point B à 2, 6 et 10m en 2004 et 2005

Les valeurs du phosphore en 2004-2005 sont légèrement plus faibles que celles observées durant le dernier suivi lourd de 1995-96 (**Tableau 6**), ce qui semble traduire une légère diminution du stock de P dans le lac du Bourget.

Tableau 6 : Concentrations moyennes en $\mu\text{gP.l}^{-1}$ en orthophosphate et en phosphore total au brassage en 1995, 1996, 2004 et 2005 au point B

	1995	1996	2004	2005
Orthophosphate	35	30	29	24
Phosphore total	-	34	33	31

La **figure 20** représente l'évolution des orthophosphates au moment du brassage chaque année depuis 1981, le phosphore ainsi représenté est la somme du stock remis à disposition chaque année par le brassage, et des apports du bassin versant du lac. On remarque que les mesures environnementales prises ont été très bénéfiques entre 1980 et 1998, mais que depuis, l'orthophosphate est stable aux entre 25 et 30 $\mu\text{gP.l}^{-1}$. Il est donc nécessaire de maintenir un effort de diminution des orthophosphates à la source.

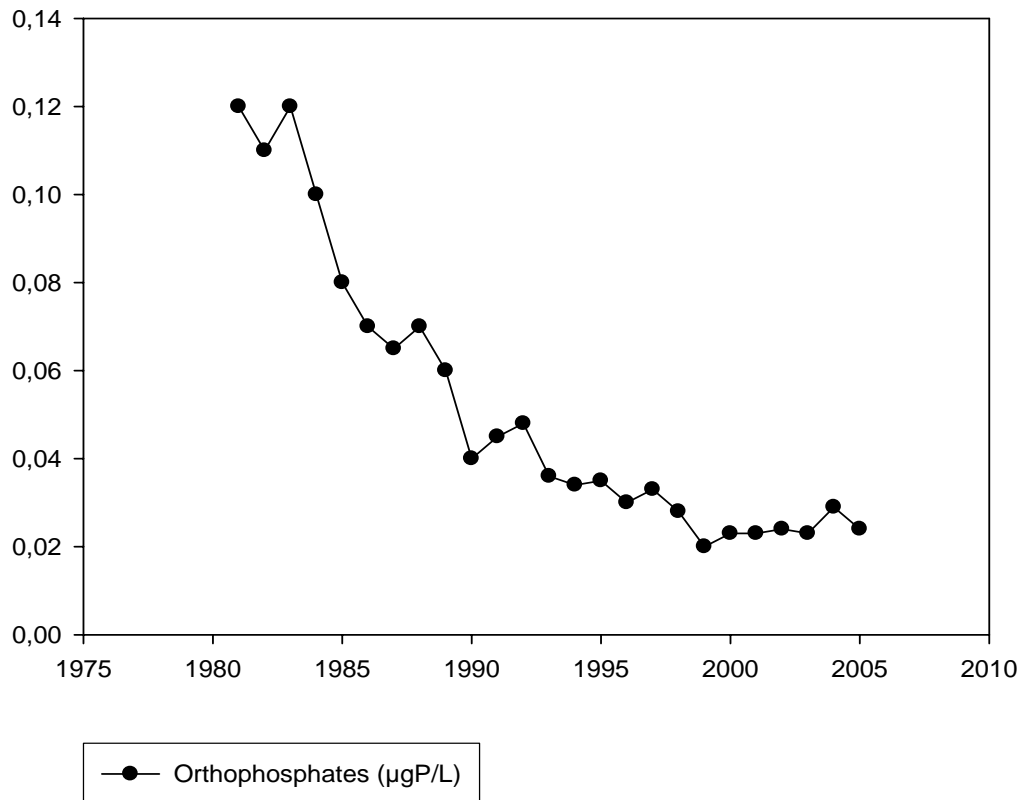


Figure 20. Evolution de 1981 à 2005 de la concentration moyenne en orthophosphates lors du brassage

Les apports internes de phosphore sont provoqués par le relargage du phosphore piégé dans les sédiments. Ce phénomène se produit lorsque les couches profondes sont fortement désoxygénées. Si les couches profondes, à l'interface eau-sédiment, sont désoxygénées, l'activité biologique effectue la réduction des sels de manganèse et de fer et remet en suspension ces sédiments ainsi que le phosphore qui était piégé dans les algues sédimentées et dans les matières en suspension apportées par le bassin versant ; le brassage hivernal permet ensuite la redistribution d'une partie de ce phosphore alors que l'autre partie va reprécipiter en liaison avec la réoxygénation du fond du lac. La **figure 21** montre que ce phénomène a été

important en octobre 2004 où les concentrations des couches profondes, de 130 m au fond, atteignent 204 $\mu\text{gP/L}$; le relargage observé en automne 2005 a été plus faible avec un maximum de 118 $\mu\text{gP/L}$ en décembre.

Les concentrations ainsi mesurées sur ces prélèvements ponctuels permettent d'estimer les apports internes en orthophosphates : en considérant le relargage homogène dans la couche 110 – 140 m, on soustrait la concentration moyenne de la colonne d'eau et on évalue le stock excédentaire de cette couche du fond avec son volume. Nous estimons ainsi un relargage d'environ 8 tonnes de P en 2004 et 4 tonnes de P en 2005, dont une partie est remis à disposition des organismes vivants lors du brassage hivernal. Les apports totaux de la Leyse et du Sierroz sont évalués à 3,5 tonnes de P en 2005, le relargage du phosphore piégé par les sédiments représenterait donc 1 à 2,5 fois les apports externes en orthophosphates. Ces phénomènes sont du même ordre que ceux observés en 1995 et 1996, de l'ordre de 200 $\mu\text{gP/L}$ de septembre à décembre 1995 et de l'ordre de 100 $\mu\text{gP/L}$ en octobre 1996.

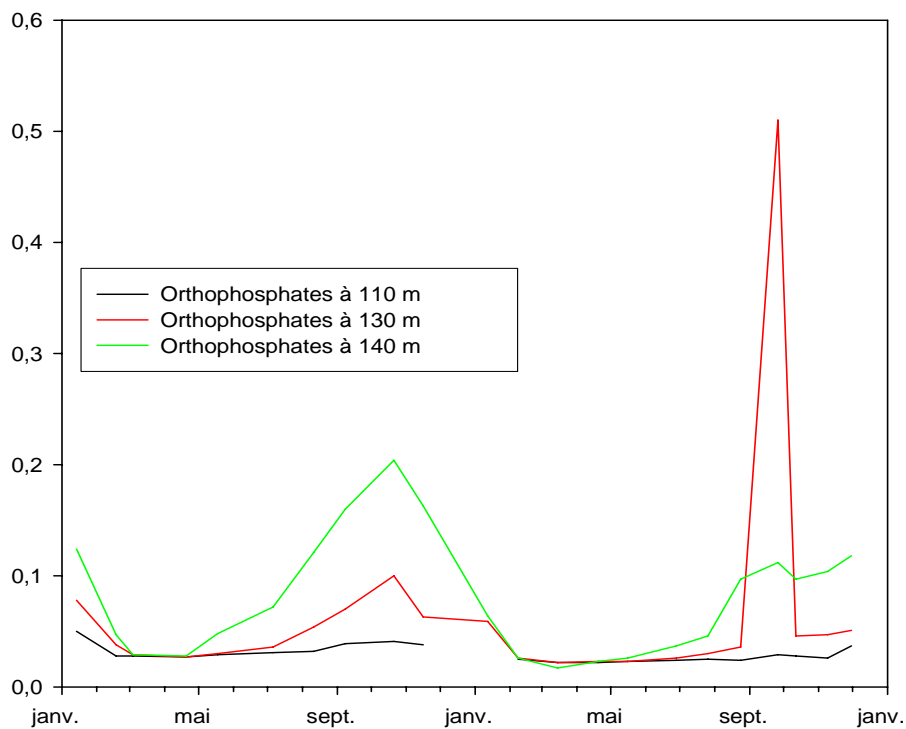


Figure 21. Evolution des orthophosphates (mg.l^{-1}) à 110, 130 et 140 m au point B en 2004 et 2005

Les apports de la charge interne sont en grande partie fonction de la météorologie :

- la rigueur hivernale garantit l'oxygénation du fond du lac ; plus il est rigoureux, plus le fond sera réoxygéné, plus le relargage sera faible.
- la pluviosité estivale qui apporte le phosphore particulaire et les matières en suspension qui peuvent fixer le phosphore le long de la colonne d'eau, et diminuer la charge nette du lac en piégeant ce phosphore dans les sédiments.

Le relargage peut donc être très variable d'une année à l'autre.

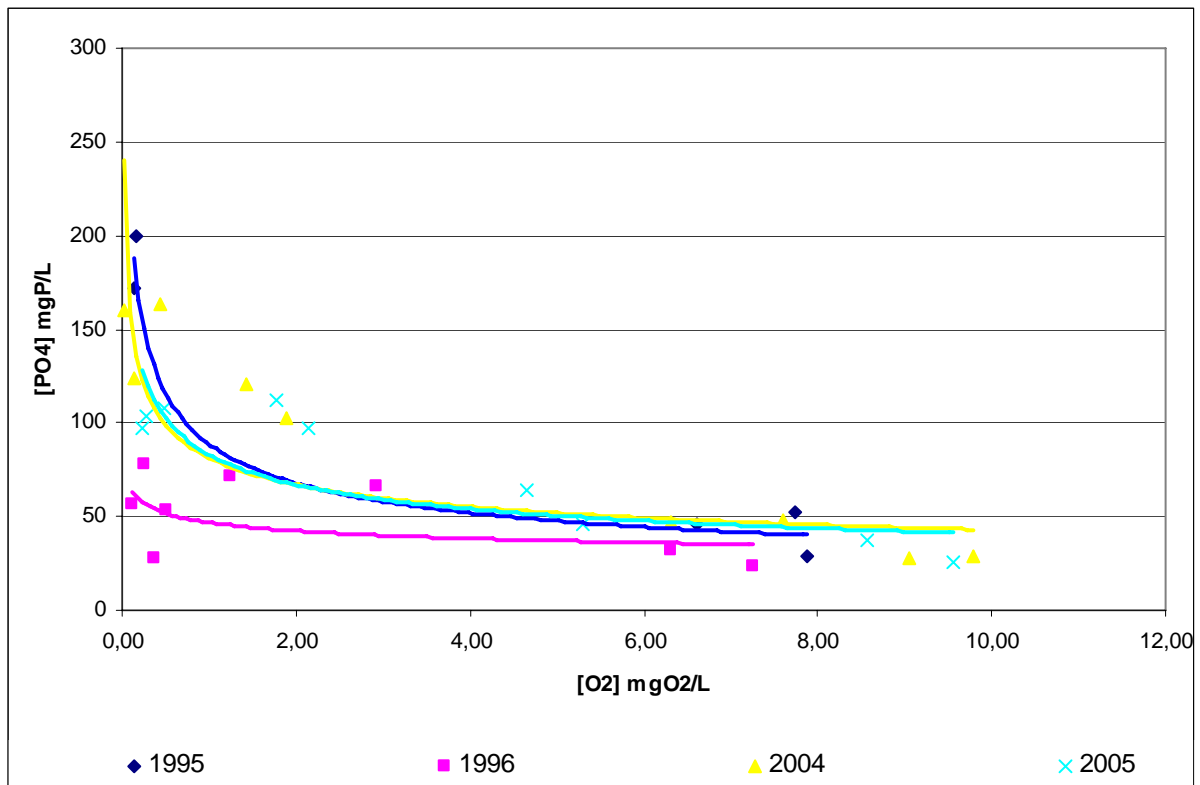


Figure 22. Evolution de la courbe $[PO_4] = a [O_2]^b$ au fond du lac en 1995, 1996, 2004 et 2005

La **figure 22** indique l'évolution du phosphore en fonction de l'oxygène entre 1995, 1996, 2004 et 2005 et permet de visualiser d'une part la réoxygénation du fond du lac lors du brassage et d'autre part le relargage de phosphore. Les courbes $[P] = a [O_2]^b$ n'indiquent pas de différence entre 1995, 2004 et 2005, l'année 1996 se distingue par un faible relargage hivernal et un fort pouvoir sédimentaire des particules fixant le phosphore, ou par moins d'apports de phosphore particulaire. Les caractéristiques du lac et de son bassin versant concernant la relation oxygène / phosphore au fond du lac n'ont pas évolué significativement depuis 1995. Pour une meilleure compréhension de ce phénomène, il serait intéressant lors

des prochains suivis allégés d'avoir des mesures du couple oxygène / phosphore au fond du lac plus fréquentes dans l'année.

A la différence des orthophosphates, les nitrates ne subissent pas de variations interannuelles majeures comme on peut le constater sur la **figure 23**.



Figure 23. Evolution des concentrations moyennes hivernales en nitrates de 1981 à 2005 au point B

Lors de son cycle biologique, le zooplancton rejette de l'azote ammoniacal ce qui se traduit par des pics de cet élément observés dans les couches superficielles de début avril à fin août en 2004, avec un maximum de 38 $\mu\text{gN/L}$ le 1 juillet 2004, et de mi-mars à fin novembre en 2005, avec un maximum de 42 $\mu\text{gN/L}$ le 4 mai 2005 (**Figure 24**).

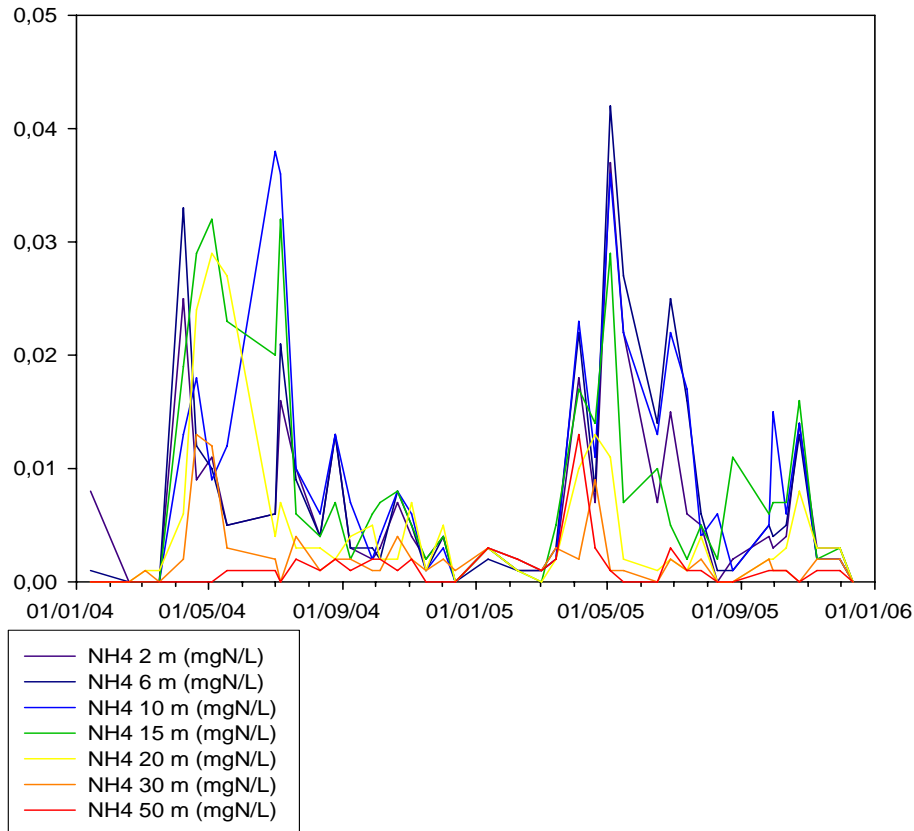


Figure 24. Evolution de l'azote ammoniacal au point B à 2m, 6m, 10m, 20 m, 30 m et 50 m en 2004 et 2005

Le cycle de consommation des nutriments par les microorganismes autotrophes notamment, est habituelle et comparable entre 2004-2005 et 1995-1996. Le brassage hivernal permet une redistribution homogène des nutriments à partir 1) de ceux du fond du lac qui sont non consommés et 2) de ceux apportés par le bassin versant. Les concentrations stock présentes au moment du brassage hivernal n'évoluent pas significativement depuis le dernier suivi lourd en 1995-1996. La charge interne et le relargage du phosphore à partir des sédiments est estimé à 4 tonnes de P en 2005 et 8 tonnes en 2004. Ces valeurs d'apport interne ne sont pas négligeables, car du même ordre de grandeur que les apports externes.

Le stock du lac en phosphore total est calculé à 31 µgP/L et confirme la ré-oligotrophisation en cours. La diminution du stock de phosphore total, facteur limitant de l'eutrophisation, est ralentie à cause d'une part de l'apport de la charge interne qui prend plus d'importance du fait de la diminution des apports externes, et d'autre part de l'inertie du stock dans les différents compartiments biologiques. Le long temps de renouvellement du lac participe également à cette stabilité dans les concentrations en P.

V. EVOLUTION DES IONS MAJEURS : Cl, SO₄, Ca, Mg, Na, K

Le **tableau 6** représente les stocks mesurés en 2004 et 2005 des ions majeurs : chlorures, sulfates, calcium, magnésium, sodium et potassium. On remarque que les concentrations du lac en ions majeurs n'ont pas changé depuis 1988, le lac du Bourget et ses apports n'ont donc pas subi de modifications majeures concernant ces ions.

Tableau 6. Stocks en 1988-89, 1995, 1996, 2004 et 2005 en ions majeurs

	<i>Calcium</i>		<i>Magnésium</i>		<i>Sodium</i>		<i>Potassium</i>		<i>Chlorures</i>		<i>Sulfates</i>	
	<i>mg/L</i>	<i>Stock t</i>	<i>mg/L</i>	<i>stock t</i>	<i>mg/L</i>	<i>t</i>	<i>mg/L</i>	<i>t</i>	<i>mg/L</i>	<i>t</i>	<i>mg/L</i>	<i>t</i>
1988-89	55	191400	5,5	19140	5,5	19140	1,9	6612	7,5	26100	16	55680
1995	50,9	177132	5,2	18096	4,9	17052	1,5	5220	6,8	23664	15,2	52896
1996	53,6	186528	5,3	18444	4,6	16008	1,4	4872	7	24360	15	52200
2004	51,3	178502	5,7	19721	5,1	17602	1,6	5488	7,64	26581	14	49669
2005	50,5	175739	5,7	19781	5,1	17705	1,5	5390	8,23	28633	15	50779

Les concentrations en ions Ca, Mg, Na, K, SO₄ et Cl du lac du Bourget n'ont pas subi de modification majeure depuis 1988.

VI. ETUDE DES APPORTS DE LA LEYSSE ET DU SIERROZ

Le bassin versant du lac du Bourget a une superficie de 560 km², composé de 4 sous-bassins principaux :

- le sous-bassin de la Leysse, d'une superficie de 320 km², et de son affluent, l'Hyères, au Sud.
- le sous-bassin du Sierroz, d'une superficie de 120 km², et de son affluent, la Deysse à l'Est.
- le sous-bassin du Tillet au Sud-Est. D'une superficie de 40 km², il est dévié en partie par une galerie directement dans le lac avant la traversée d'Aix-les-Bains.
- le sous-bassin de Chautagne au Nord.

Le bassin aval de la Leysse a une densité plus importante que les autres et concentre les activités humaines et industrielles de Chambéry. Les autres bassins versant sont des sources de pollution diffuses avec des activités rurales (agriculture et élevage) et des forêts.

Durant ce suivi 2004-2005, les deux principaux cours d'eau, la Leysse et le Sierroz, ont été suivis au niveau hydrologique (débit, pluie) et chimique (azote ammoniacal, azote Kjeldahl, azote nitrique, azote total, carbone organique dissous, carbone organique total, orthophosphate, phosphore total, matières en suspension total). La Leysse et le Sierroz génèrent 70 % du débit évacué par l'exutoire, le canal de Savière. Les événements de débit important (les crues) sont majoritairement expliqués par les précipitations comme le montrent les figures 25a et 25b.

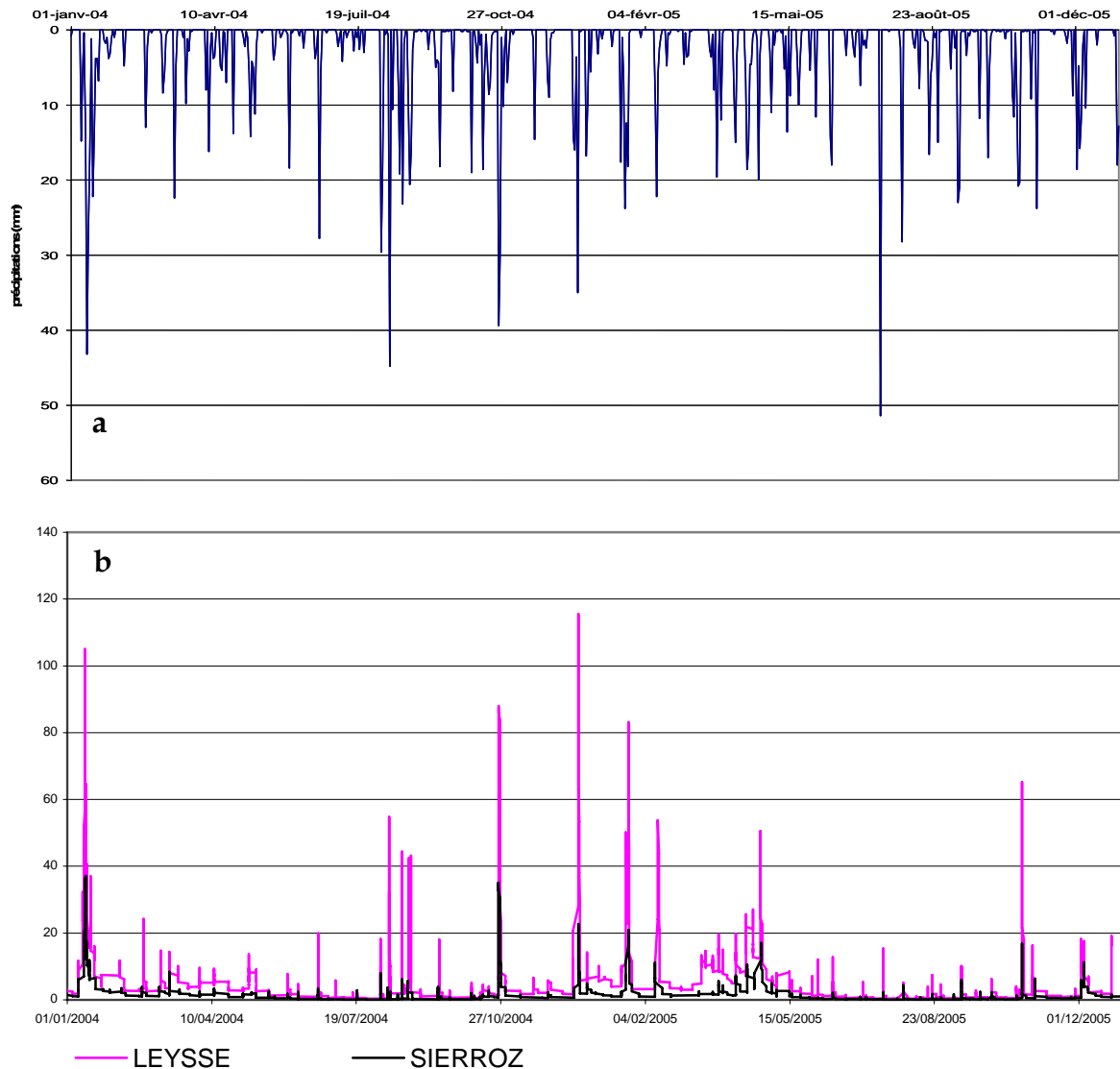


Figure 25. a) Précipitations en 2004-2005. b) Débit en m³/s de la Leysse et du Sierroz en 2004 et 2005

Le débit de la Leysse est toujours supérieur à celui du Sierroz. La Leysse présente un débit moyen de 6,9 m³/s, un écart type de 12 m³/s, un maximum de 116 m³/s et un minimum de 0,06 m³/s. Le Sierroz présente pour sa part un débit moyen de 2,4 m³/s, un écart type de

4,2 m³/s, un maximum de 37 m³/s et un minimum de 0,06 m³/s. Le débit du Sierroz est du même ordre que celui estimé pour les derniers suivis lourds.

Les apports externes en nutriments proviennent principalement de la Leyse et du Sierroz. Les **figures 24 à 30**, présentent les évolutions en 2004 et 2005 des concentrations des principaux paramètres dans ces deux rivières, ainsi que les concentrations limites du référentiel SEQ-Eau. Il est important de considérer les apports pour les flux de nutriments qu'ils apportent au lac mais aussi pour les concentrations réellement observées dans ces cours d'eau. Le SEQ-Eau permet une évaluation de la qualité de ce cours d'eau de très bon à mauvais, de bleu à rouge.

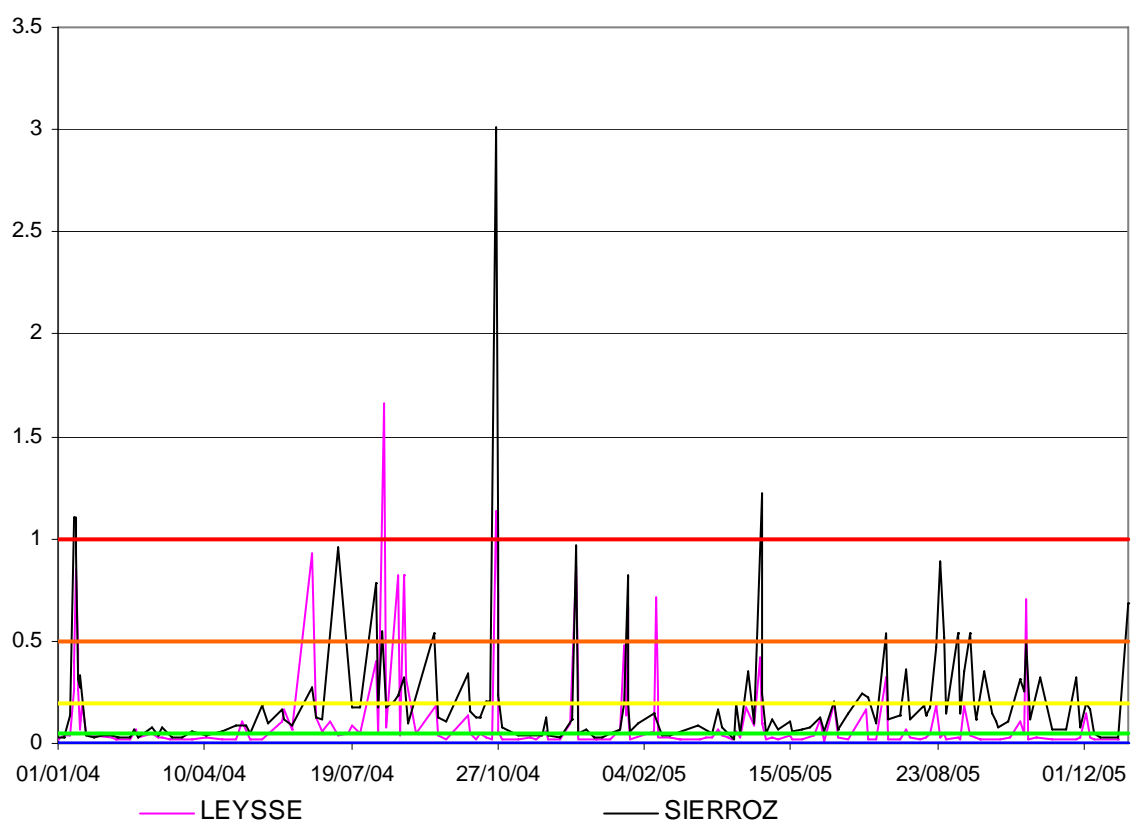
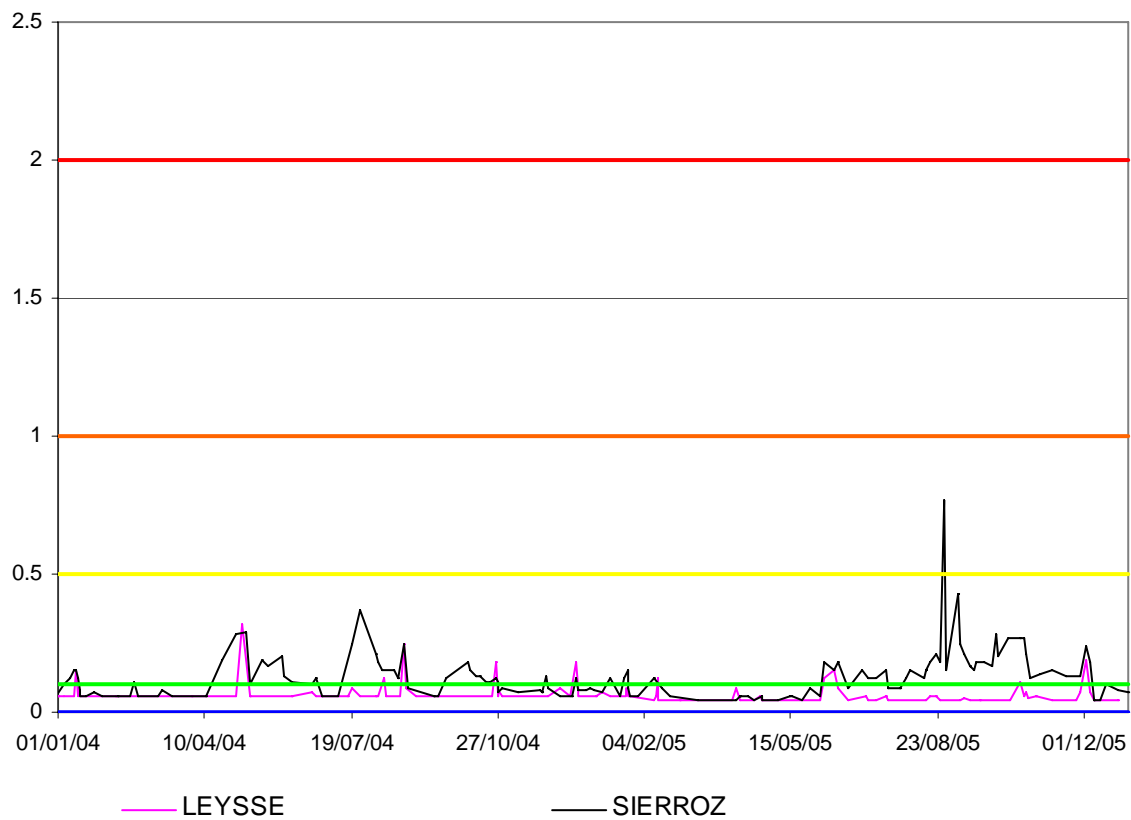


Figure 26. Apport en orthophosphate et phosphore total (mg.l⁻¹) de la Leysse et du Sierroz en 2004 et 2005

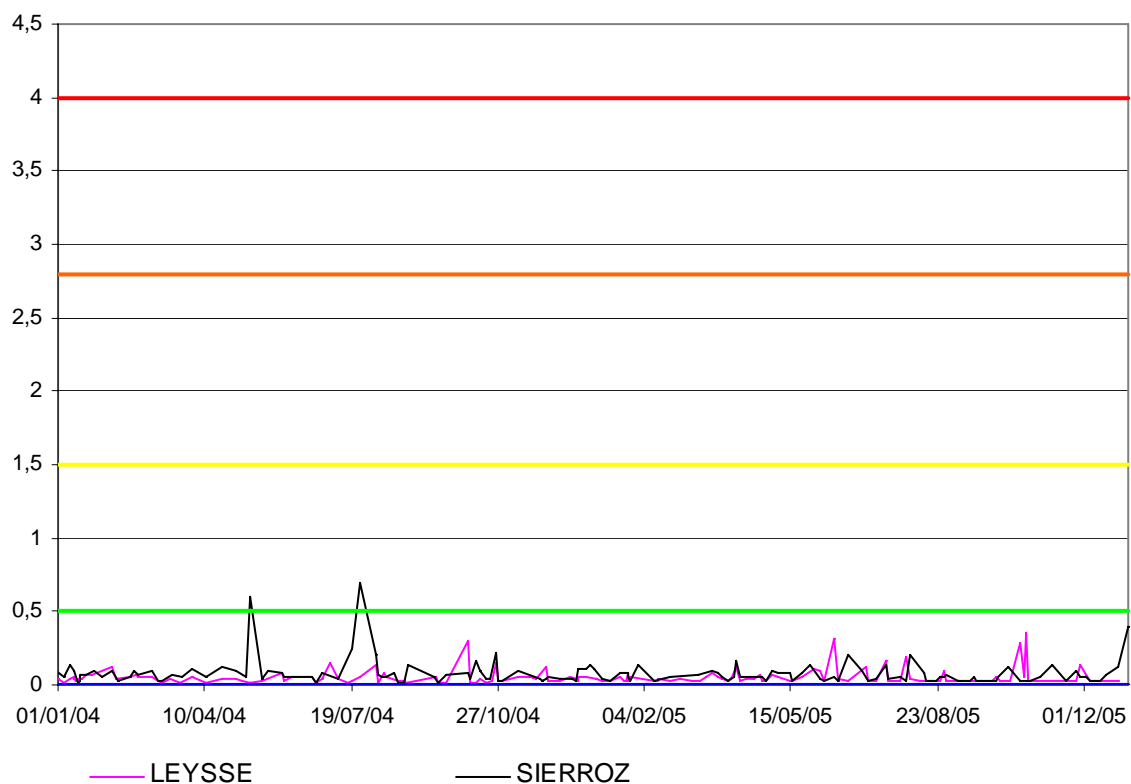


Figure 27. Apport en azote ammoniacal de la Leysse et du Sierroz en mgN.l^{-1} en 2004 et 2005

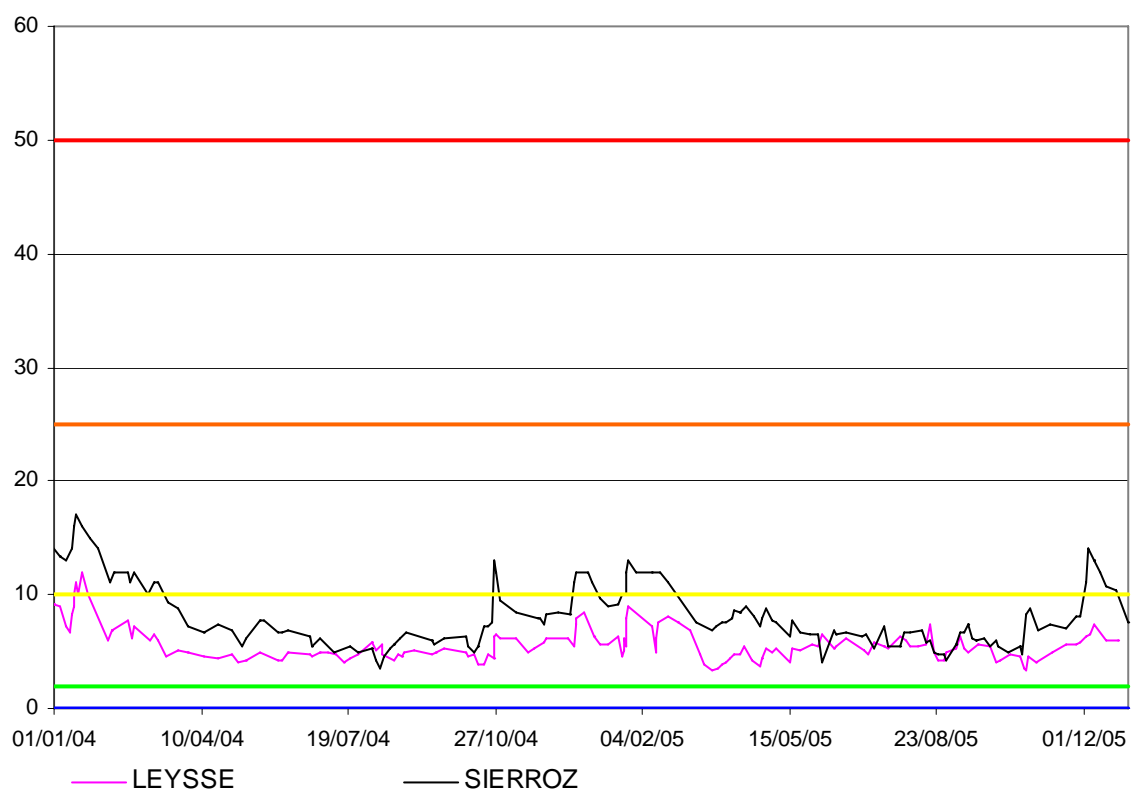


Figure 28. Apport en azote nitrique de la Leysse et du Sierroz en mgN.l^{-1} en 2004 et 2005

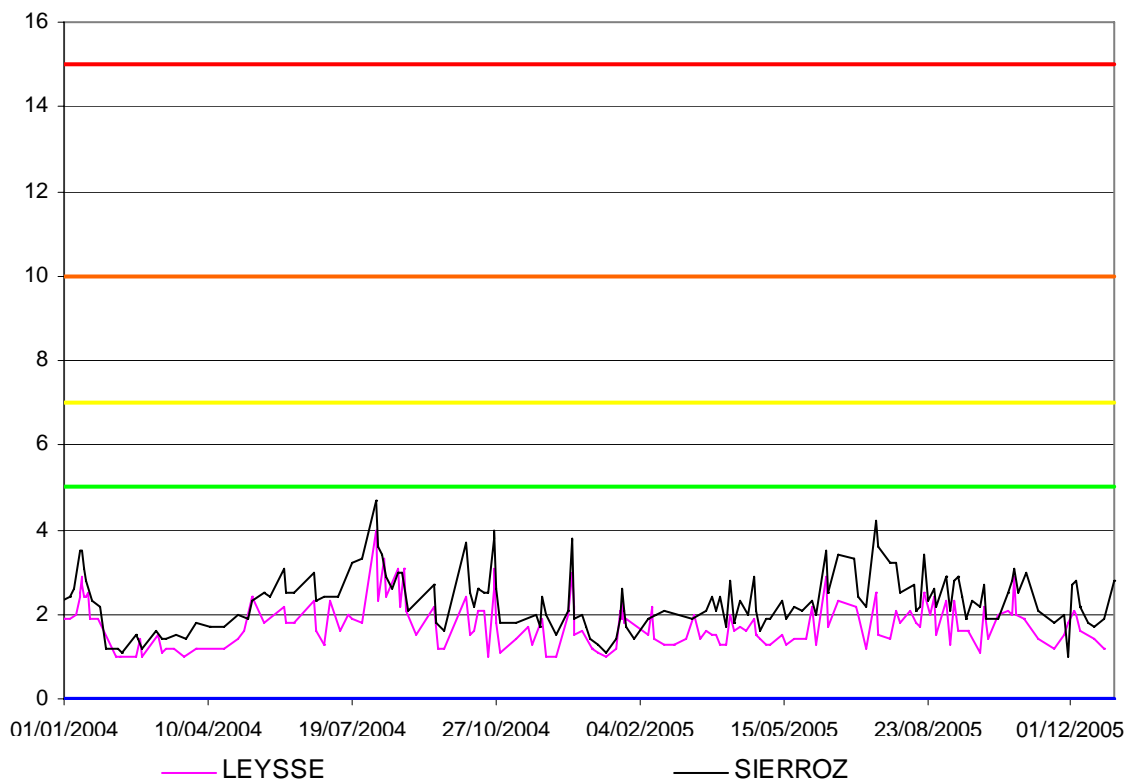


Figure 29. Apport en carbone organique dissous de la Leysse et du Sierroz en mg.C.l⁻¹ en 2004 et 2005

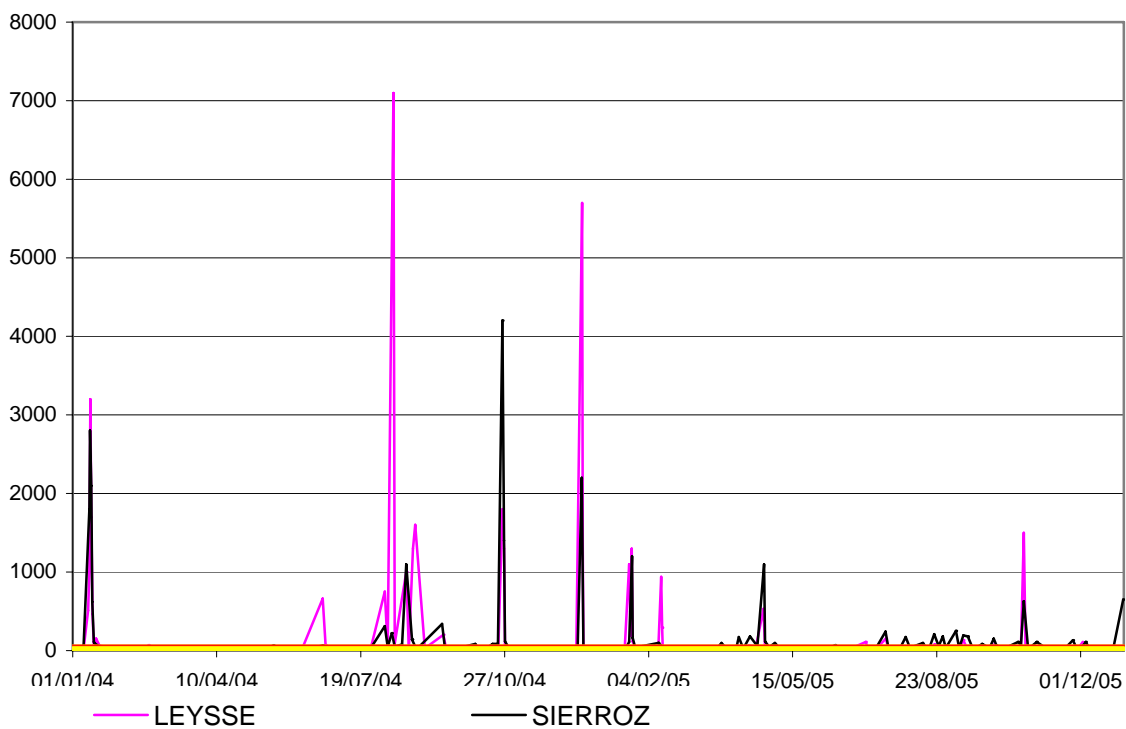


Figure 30. Apport en matières en suspension de la Leysse et du Sierroz en mg/L en 2004 et 2005

D'une manière générale, les concentrations des différents éléments analysés sont plus élevées dans le Sierroz que dans la Leyse (**tableaux 7 et 8**). L'état de ces deux cours d'eau se situe entre bon et moyen, les paramètres le plus déclassant étant les matières en suspension et le phosphore total dans une moindre mesure. Les crues sont plus fréquentes et nettement plus fortes sur la Leyse.

Tableau 7. Concentrations moyennes non pondérées des principaux paramètres sur la Leyse

		PO4 ($\mu\text{gP/L}$)	Ptotal ($\mu\text{gP/L}$)	NO3 (mgN/L)	COD (mgC/L)	COT (mgC/L)
<i>1995-1996</i>	moyenne	45	103	1.00	4.3	
	min-max	7-84	15-1018			
	ecart type					
<i>2004</i>	moyenne	24	182	1.34	1.87	2.83
	min-max	20-104	20-1660	0.86-2.71	1.00-4.00	1.20-10.0
	ecart type	16	311	0.41	0.66	1.75
<i>2005</i>	moyenne	18	90	1.23	1.81	2.85
	min-max	13-62	10-710	0.75-2.01	1.00-2.90	1.40-14.7
	ecart type	9	148	0.27	0.42	1.62
<i>2004-2005</i>	moyenne	21	135	1.28	1.88	2.78
	min-max	13-104	10-1660	0.75-2.71	1.00-4.00	1.2-14.7
	ecart type	12	243	0.34	0.55	1.68

Tableau 8. Concentrations moyennes non pondérées des principaux paramètres sur le Sierroz

		PO4 ($\mu\text{gP/L}$)	Ptotal ($\mu\text{gP/L}$)	NO3 (mgN/L)	COD (mgC/L)	COT (mgC/L)
<i>1995-1996</i>	moyenne	111	145	1.33	4.5	
	min-max	39-159	14.7-1018			
	ecart type					
<i>2004</i>	moyenne	38	252	2.03	2.37	3.34
	min-max	20-120	30-3010	0.81-3.84	1.10-4.70	1.50-11.0
	ecart type	21	430	0.79	0.78	1.63
<i>2005</i>	moyenne	43	204	1.75	2.30	3.62
	min-max	13-251	20-1220	0.90-3.16	1.00-4.20	1.60-10.3
	ecart type	34	216	0.52	0.60	1.51
<i>2004-2005</i>	moyenne	40	228	1.88	2.34	3.50
	min-max	13-251	20-3010	0.81-3.84	1.00-4.70	1.5-11.0
	ecart type	29	336	0.68	0.69	1.57

Les concentrations en orthophosphate sont globalement faibles pour la Leysse (inférieures à 100µg/L) alors que celles du Sierroz sont légèrement plus fortes. Les concentrations en phosphore total indiquent que seulement quelques événements pluvieux dans l'année apportent la plus grande partie de phosphore total ; ainsi lors de fortes crues, ces concentrations sont souvent au dessus de 500 µg/L et dépassent parfois 1 mg/L.

Les relations entre les concentrations de phosphore et le débit indiquent d'une part des apports de sources ponctuelles plus importants pour le Sierroz et d'autre part des pics de sources diffuses plus importants sur la Leysse, mais avec des concentrations extrêmes dans les normes de ces types de bassins (1 mgP/L en phosphore total et 250 µgP/L en orthophosphate). Les concentrations moyennes observées sont considérées comme faibles à moyennes et confirment les efforts entrepris dans la diminution de ces apports, la fraction la moins contrôlable étant le phosphore particulaire apporté lors des crues de façon diffuse. En ramenant le flux total de P à la surface totale du bassin versant, on mesure 0,73 kgP/ha/an en 2004 et 0,38 kg/ha/an en 2005, ces flux sont considérés comme faibles au regard des activités sur ce bassin versant, entre les flux spécifiques de la littérature naturels (0,15 kgP/ha/an), prairiaux (0,15 kgP/ha/an) et urbains (1 kgP/ha/an).

Les concentrations en azote ammoniacal et ses évolutions sont proches entre la Leysse et le Sierroz aux alentours de 50 µg/L, avec deux très fortes valeurs en 2004 sur le Sierroz, au-delà de 500 µgN/L. Les concentrations en azote nitrique sont très stables aux alentours de 5 mg/L et toujours plus fortes pour le Sierroz.

Les concentrations en carbone organique dissous sont assez stables et réduites pour les deux cours d'eau tout au long de ce suivi, ce qui indique une influence constante et limitée des zones de forêt.

Les apports en matières en suspension sont directement contrôlés par les crues et, comme ces dernières, sont plus fréquentes et plus importants pour la Leysse puisqu'elles dépassent à plusieurs reprises 1 g/L.

Les **tableaux 7 et 8** indiquent que les concentrations en orthophosphate des deux cours d'eau ont significativement diminué par rapport à 1995-1996, les autres paramètres ont peu varié.

Le **tableau 9** indique les apports totaux en phosphore et en azote, calculés en pondérant les concentrations des apports avec les débits.

Tableau 9. Apports externes totaux de la Leysse et du Sierroz

	Estimation 1974	Estimation 1983	Estimation 1995-1996	Résultats 2004	Résultats 2005
Ptot	300 T	150 T	94 T	41 T	21 T
PO₄	140 T		18 T	5,11 T	3,5 T
NO₃	1.500 T	580 T	450 T	327 T	252 T
Ntotal				552 T	361 T

Seul le phosphore directement ou indirectement assimilable par les algues, dit biodisponible, joue un rôle dans l'eutrophisation. La fraction dissoute est la plus importante au plan biologique : l'orthophosphate est directement assimilable, ainsi que certains composés phosphorés dissous des eaux usées. Dans certaines conditions, des algues peuvent métaboliser certaines formes organiques dissoutes du phosphore.

Le phosphore dissous apporté par le bassin versant est donc à disposition des algues sous condition que :

- l'apport soit à une période de croissance algale (printemps, été).
- les particules en présence dans l'apport ne fixent pas ce phosphore dissous.

Ces apports en phosphore, bien que fortement variables d'une année à l'autre selon l'hydrologie, ont fortement diminué depuis 1974; cependant l'inertie du lac et les apports de la charge interne tamponnent cette diminution comme on l'observe sur la **figure 20**. Les apports d'azote ont principalement diminué de 1974 à 1983, et dans une moindre mesure de 1983 à 2005.

Les apports du bassin versant en phosphore sont significativement diminué depuis 1974 pour atteindre 3,5 t d'orthophosphate et 21 t de phosphore total, pour un stock lacustre de 90 t à 100 t.

La Leysse et du Sierroz présentent des concentrations assez faibles pour les paramètres principaux, avec des concentrations souvent plus élevées pour le Sierroz. La qualité de ces cours d'eau est de bon à moyen selon la grille SEQ-Eau, avec comme principaux paramètres déclassant les matières en suspension, et dans une moindre mesure le phosphore total. Les matières en suspension peuvent cependant améliorer la situation du lac en piégeant l'orthophosphate le long de la colonne d'eau, si elles ne sont pas déjà saturées en phosphore

particulière. Il apparaît important de maintenir les efforts remarquables pour la maîtrise et la diminution des apports en phosphore.

VII. COMPARAISON AU LÉMAN ET AU LAC D'ANNECY

La physico-chimie du lac du Bourget est proche des deux autres grands lacs alpins (lac d'Annecy et Léman).

Les cycles de température et de brassage sont similaires entre ces trois lacs monomictiques, bien que le lac d'Annecy soit le seul à être complètement ré-homogénéisé chaque hiver.

Les données comparées ci-dessous correspondent à l'année 2004. En terme de phosphore, indicateur chimique et facteur limitant de l'eutrophisation, le Léman a actuellement une concentration moyenne de 30 µgP/L, celle du lac d'Annecy est de 6,3 µgP/L, et celle du lac du Bourget est de 31 µgP/L. Les cycles des nutriments sont du même ordre pour ces lacs. Le lac du Bourget est dans un stade mésotrophe, en cours de ré-oligotrophisation comme le Léman. Au brassage, les concentrations atteignent en azote nitrique 0,25 mgN/L dans le Grand Lac d'Annecy, 0,63 mgN/L dans le Léman et 0,71 mgN/L dans le lac du Bourget, la silice augmente au brassage jusqu'à 3,86 mg/L dans le Grand Lac d'Annecy, 3,35 mg/L dans le Léman et 3,56 mg/L dans le lac du Bourget. Ces nutriments sont fortement consommés dès le printemps, jusqu'à la quasi-totalité pour l'orthophosphate et la silice dissoute pour ces trois lacs.

La réoxygénation du fond du lac est beaucoup plus importante dans le lac d'Annecy, du fait d'un brassage complet chaque année car ce lac est considérablement moins profond. A contrario, les brassages du Léman sont moins efficaces que ceux du Bourget, avec une réoxygénation totale observée 4 fois en 50 ans. En conséquence, la part des apports internes pour le Léman et le lac du Bourget est plus importante que pour le lac d'Annecy.

La couche supérieure des sédiments du lac du Bourget (0 à 25 cm, soit depuis le début de l'eutrophisation) présente des teneurs en phosphore biodisponible (Phosphore inorganique non apatitique : PINA ; Williams et al., 1980) de l'ordre de 1000 à 1500 mgP/kg d'après un carottage réalisé au centre du lac. Des analyses plus anciennes (1978) sur le Léman indiquent que ce dernier présentait des concentrations sédimentaires en PINA variant de 150 à 500 mgP/kg, avec une forte hétérogénéité spatiale. Les données de la littérature pour les grands

lacs donnent des valeurs se situant entre 20 et 1500 mgP/kg, sachant que la plus faible de ces valeurs est observée dans des zones ne recevant que des apports naturels et la plus forte dans des zones subissant les apports des sédiments fluviaux et anthropiques. Ainsi, il apparaît que les sédiments du lac du Bourget semblent assez fortement chargés en phosphore biodisponible sans qu'il soit possible, pour l'instant, d'évaluer précisément ce stock potentiel (hétérogénéité spatiale ? Profondeur jusqu'à laquelle les sédiments peuvent être mobilisés ?).

Le chlorure augmente tous les ans d'environ 4% dans le Léman pour atteindre 8,12 mg/L en 2004, dans le lac d'Annecy la concentration moyenne en chlorure est de 3,96 mg/L. La concentration en chlorure du lac du Bourget est proche de celle du Léman avec 8,23 mg/L, avec une augmentation du même ordre de grandeur certainement due au salage des routes.

Les autres ions majeurs sont à des concentrations comparables dans ces trois lacs, mais comme pour le chlorure, les concentrations du lac du Bourget sont plus proches de celles du Léman, probablement du fait des apports plus importants dans ces deux lacs que dans le lac d'Annecy.

Le lac du Bourget se comporte de manière similaire aux deux autres grands lacs alpins, le Léman et le lac d'Annecy. Les concentrations des principaux paramètres du lac du Bourget sont très proches de celles du Léman, et ils semblent se situer tous les deux, sur la base de l'analyse physico-chimique, dans un stade avancé de ré-oligotrophisation.

VIII. CONCLUSIONS GENERALES

Depuis le début du suivi du lac du Bourget, le brassage hivernal n'est pas toutes les années suffisant pour réoxygéner complètement l'ensemble de la colonne d'eau jusqu'aux eaux les plus profondes. Cependant, les brassages en 2004-2005 ont eu lieu en mars, et ont quand même permis une bonne réoxygénation des eaux profondes.

Le départ de l'activité phytoplanctonique commence lors de la stratification thermique des eaux, avec le réchauffement des couches de surface à partir du mois d'avril. Le maximum de température de l'ordre de 25 °C avec une thermocline localisée entre 15 et 20 m. Le début de cette activité phytoplanctonique provoque d'une part la sursaturation des eaux de surface et d'autre part, la consommation des nutriments. Les valeurs observées pour cette consommation sont du même ordre que lors du dernier suivi lourd de 1995-1996.

A la suite de l'activité phytoplanctonique printanière, le zooplancton se développe entraînant le broutage du phytoplancton et la période des eaux claires qui se traduit par une transparence élevée des eaux. L'activité phytoplanctonique reprend ensuite avec une consommation poussée des nutriments qui atteignent alors des valeurs quasi-nulles de concentrations en phosphore et en azote jusqu'à 20-30 m de profondeur, et ce, jusqu'à la fin de l'année.

Les couches profondes subissent une désoxygénation importante à partir du mois de septembre pour atteindre en fin d'année des teneurs de l'ordre de 0,20 mgO₂/L. Cette désoxygénation provoque un relargage non-négligeable du phosphore, du même ordre de grandeur que les apports externes du bassin versant. Les caractéristiques du lac et de son bassin versant pour de la relation oxygène / phosphore au fond du lac n'ont pas évolué significativement depuis 1995. Pour une meilleure compréhension de ce phénomène, il sera intéressant, lors des prochains suivis allégés, d'effectuer plus fréquemment des mesures du couple oxygène / phosphore au fond du lac.

Des études sont actuellement en cours, en collaboration entre l'INRA UMR CARTELE et EDYTEM sur des carottes du Bourget afin de connaître, entre autres, les spéciations du phosphore dans les sédiments ; ces études indiquent une fraction importante de phosphore biodisponible (de 1000 à 1500 mgP/kg de phosphore inorganique non apatitique) dans les 25 premiers centimètres, soit après le début de l'eutrophisation du lac. Plusieurs études sédimentologiques ont indiqué que les premiers centimètres des sédiments constituent le stock maximal de phosphore pouvant être libéré. En regard de ces résultats et de ceux de DYLACHEM, une étude plus importante de ce phénomène paraît donc pertinente en considérant l'ensemble des phénomènes géostatiques / hydrologiques / courantologiques / chimiques et en évaluant les relations $[P]=f[O_2]$ au fond du lac.

Avec le refroidissement des eaux et les vents, les brassages hivernaux permettent une redistribution homogène des nutriments dans toute la colonne d'eau. Les concentrations stock présentes au moment du brassage hivernal n'évoluent pas depuis le dernier suivi lourd en 1995-1996. Les couches profondes sont réoxygénées par les brassages depuis 2002, les teneurs en oxygène dissous des couches profondes varient de 0 à 12 mgO₂/L. Le refroidissement du fond du lac tend à diminuer depuis les années 1980, les prochains suivis légers permettront de confirmer ou non, cette diminution.

Les concentrations en ions majeurs Ca, Mg, Na, K, SO₄ et Cl n'ont pas subi de modification depuis 1988, ce qui indique que les apports n'ont pas changé significativement depuis.

Après avoir constaté une forte diminution du stock de phosphore de 1980 à 2000, on observe, depuis 2000, que celui-ci reste constant aux alentours de 30 µgP/L de phosphore total. Cet élément apparaît toujours comme le paramètre limitant de la photosynthèse, et donc du phénomène d'eutrophisation, il faut donc continuer les efforts de lutte à la source. Malgré la diminution des apports externes depuis 1995-1996, le stock du lac se maintient aux environs de 31 µgP/L, sans doute en raison du processus de relargage depuis les sédiments, mais aussi à cause de l'inertie du stock de phosphore dans les différents compartiments biologiques. Le lac, en l'état mésotrophe, est bien en cours de ré-oligotrophisation, mais le stock net en phosphore va diminuer plus lentement que lors des précédentes décennies.

Bibliographie

- AFNOR 2005. Qualité de l'eau – Tome 1 et 2. AFNOR – Tour Europe – Paris.
- Arnaud F., et al. 2006. L'eutrophisation récente du Lac du Bourget : mise en perspective historique par une étude paléolimnologique. Coll. Autour du Lac du Bourget, Le Bourget du Lac 15-17 mai 2006.
- Balvay G., Druart J.-C., Lazzarotto J. & Guichard V. 2004. Suivi de la qualité des eaux du lac d'Annecy en 2003. SILA Annecy. Thonon : Station d'Hydrobiologie Lacustre ; rapport 246/03.
- Barroin G. 1986. Relation phosphore-oxygène : un outil mathématique pour caractériser le métabolisme phosphoré de lacs profonds. *Sciences de l'Eau* 5, 29-42.
- Dorioz J.M., Quetin P., Lazzarotto J. & Orand A. 2004. Bilan de phosphore dans un bassin versant du lac Léman : conséquences pour la détermination de l'origine des flux exportés. *Revue des Sciences de l'Eau* 17, 229-354.
- Lazzarotto J., Rapin F. & Corvi C. 2004. Evolution physico-chimique et recherche de métaux et de quelques micropolluants dans les eaux du Léman/Physical-chemical changes and tests for metals and some micropolluants in the waters of lake Geneva. Campagne 2003 ; p. 31-58. In : Rapports sur les études et recherches entreprises dans le bassin lémanique. Programme quinquennal 2001-2005, CIPEL.
- Williams J.D.H., Shear H. & Thomas R.L. 1980. Availability to *Scenedesmus quadricauda* of different forms of Phosphorus in sedimentary materials from the great lakes. *Limnology and Oceanography* 25, 1-11.
- Projet DYLACHEM – site Internet : <http://www.ipgp.jussieu.fr/rech/lge/>

Composition et dynamique des communautés phytoplanctoniques

Dans ce chapitre seront présentées les données du suivi global de la communauté phytoplanctonique du Bourget, y compris les valeurs de production primaire, ainsi que celles se rapportant plus spécifiquement à la cyanobactérie *Planktothrix rubescens*. En effet, cette dernière a fait l'objet d'une étude spécifique sur sa dynamique, sa localisation dans la colonne d'eau et sa production de toxines compte tenu des conséquences entraînées par ses phases de proliférations sur les usages du lac.

I. Méthodes d'étude globale du Phytoplancton

En 2004 et 2005, 38 campagnes de prélèvements ont été effectuées dans le lac du Bourget (22 campagnes en 1995-96). Les échantillons d'eau brute ont été prélevés dans la couche 0-20 m avec un appareil intégrateur développé par Pelletier et Orand (**Photo 1**, Brevet INRA, 1978). Après la récolte, les échantillons sont immédiatement fixés au lugol, réactif iodo-ioduré qui assure la conservation du phytoplancton et colore l'amidon des cellules, ce qui rend leur identification plus aisée.



Photo 1. Appareil intégrateur de Pelletier

Les échantillons d'eau brute fixés au lugol sont préparés selon la technique d'Utermöhl. Un sous-échantillon de 50 ml est versé dans un cylindre surmontant une chambre de sédimentation et laissé à sédimenter pendant 24 heures à l'abri de la lumière (le lugol se dégrade à la lumière et perd son effet conservateur) et de la chaleur. Ce laps de temps permet aux algues, même les plus légères, de sédimenter au fond de la cuvette (**Photo 2**). On glisse ensuite la partie cylindrique sur le côté de la chambre pour la remplacer par une lamelle de

couverture en verre. Enfin, la lame est déposée délicatement sur un microscope inversé ZEISS AXIOVERT 135 afin de procéder à l'examen qualitatif et quantitatif du phytoplancton.



Photo 2. Chambre de sédimentation (Photo J.C Druart)

Les abondances sont exprimées en nombre de cellules algales ou de colonies par millilitre d'eau brute, puis transformées en biomasse (mg/m^3). Une valeur arbitraire de 0,2 donnée à quelques taxons indique la présence d'organismes rencontrés en dehors des dénombrements.

Les estimations des concentrations cellulaires de la cyanobactérie *P. rubescens* ont été réalisées avec cette même méthode de comptage.

La production primaire a été évaluée classiquement à travers l'estimation de la quantité de carbone marqué incorporé par la communauté phytoplanctonique, au cours d'un temps d'incubation donné. Concrètement, dans chaque bouteille contenant un échantillon d'eau collecté à chacune des profondeurs étudiées (6, 10, 15 & 20 m), on injecte en début d'incubation une quantité connue de bicarbonate radioactif ($\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$). Ce carbone inorganique marqué (^{14}C) est assimilé par les algues et les cyanobactéries de la même façon que le carbone inorganique non marqué (^{12}C) dissous initialement dans l'eau. Le protocole et la méthode de calcul étaient les mêmes que ceux utilisés dans les mesures CIPEL du Léman, à l'exception du fait que le temps d'incubation était fixe (environ 3h00) et donc que le calcul de production a pondéré la valeur obtenue pour qu'elle soit proportionnelle à la durée d'éclairement journalière pour chacune des dates étudiées.

II. Richesse spécifique du phytoplancton

Les nombres de taxons recensés par grandes classes de microorganismes photosynthétiques dans le lac du Bourget sont répartis pour 2004 et 2005 dans le **tableau 1** (le détail des listes taxonomiques se trouve en annexe A) et comparés à ceux obtenus lors de l'étude effectuée en 1995-1996.

Tableau 1. Nombre de taxons phytoplanctoniques observés en 2004-2005 et comparaison avec 1995-1996 (Données du rapport 1995-1996).

	1995-1996	2004-2005
Cyanobactéries	15	19
Dinophycées	13	13
Cryptophycées	6	5
Chrysophycées	16	14
Diatomophycées	62(13)	58(13)
Chlorophycées	45	55
Conjuguées	15	10
Euglénophycées	0	2
Xanthophycées	1	0
Total	173	176

En 2004-2005, 176 espèces (voir liste complète en annexe A) ont été recensées dans le lac du Bourget. Cette valeur est extrêmement proche de celle enregistrée en 1995-96 puisque 173 espèces avaient alors été identifiées. Une analyse statistique par test de Chi2 montre d'ailleurs qu'il n'y a pas de différence significative entre les deux séries temporelles (1995-96 *versus* 2004-05). Cette richesse spécifique est importante puisqu'en comparaison, nous n'avons rencontré que 137 taxons à Annecy et 122 au Léman sur la même période.

Les diatomées regroupent le plus grand nombre de taxons (58 en 2004-05 contre 62 en 1995-96). Viennent ensuite les chlorophycées (55 taxons contre 45), les cyanobactéries (19 taxons contre 15), les chrysophycées (14 taxons contre 12), les dinophycées (13 taxons contre 13) et les conjuguées (10 taxons contre 15). Les autres classes ont des valeurs numériques très faibles et ne représentent que des espèces rares dans nos prélèvements.

Ainsi, la composition de la communauté phytoplanctonique du lac du Bourget n'a pas évolué de façon significative entre l'enquête de 1995-96 et la présente étude. La communauté reste dominée en terme de richesse spécifique, par deux classes, les diatomées et les chlorophycées.

III. Abondances relatives et absolues des différents taxons

Les variations des abondances absolues et relatives des diverses classes phytoplanctoniques estimées en 2004-2005 entre 0 et 20 m de profondeur, sont rapportées dans les **figures 1 et 2**. Elles révèlent une dynamique saisonnière assez classique et qui est marquée par un pic printanier de diatomées principalement, puis par une phase des eaux claires très évidente en 2005, et enfin par une reprise estivale où les chlorophycées puis les cyanobactéries dominent la communauté.

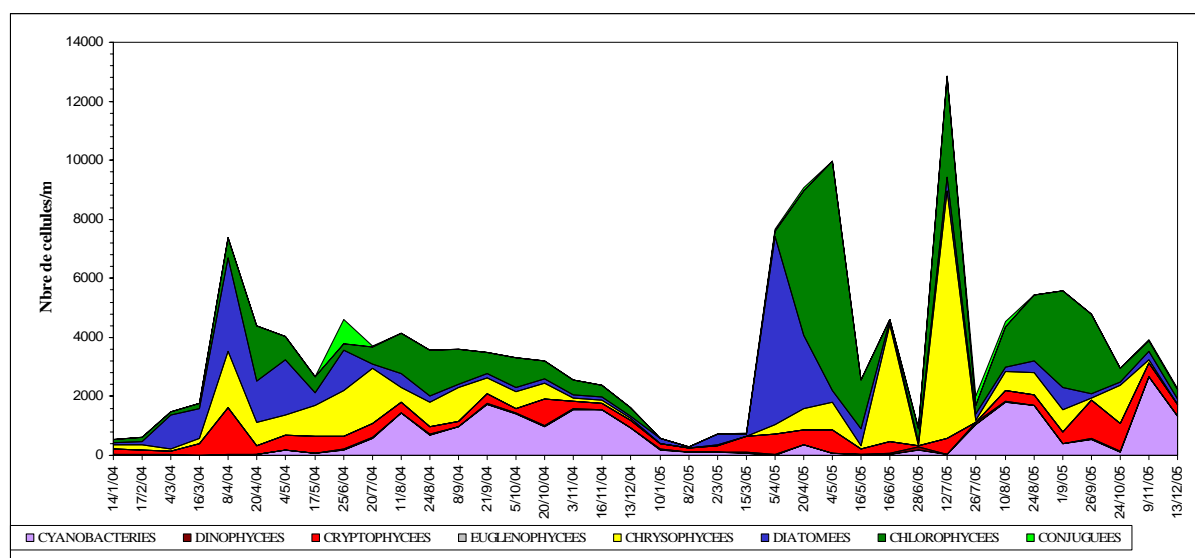


Figure 1. Variations saisonnières de l'abondance du phytoplancton (nombre de cellules par ml) dans la strate 0-20 m au cours des années 2004-2005

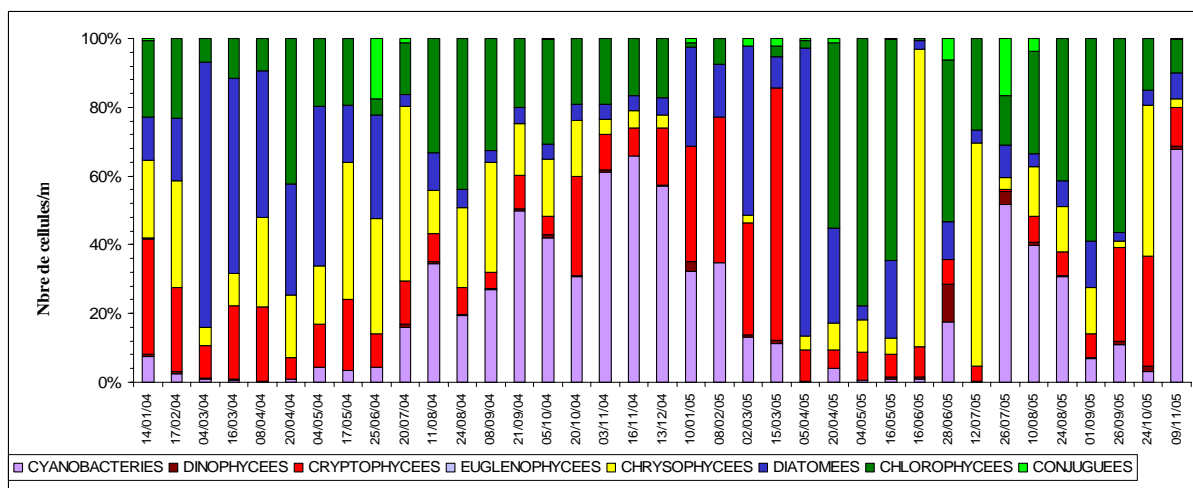


Figure 2. Variations saisonnières de l'abondance relative du phytoplancton (exprimée en pourcentage) dans la strate 0-20 m au cours des années 2004 et 2005

En 1995-96, les mêmes observations avaient été réalisées dans la couche 0-10 m ; elles sont rapportées dans les **figures 3 et 4**. Les communautés phytoplanctoniques du Bourget étaient alors très clairement dominées par les diatomées, aussi bien en terme d'abondances absolues que relatives.

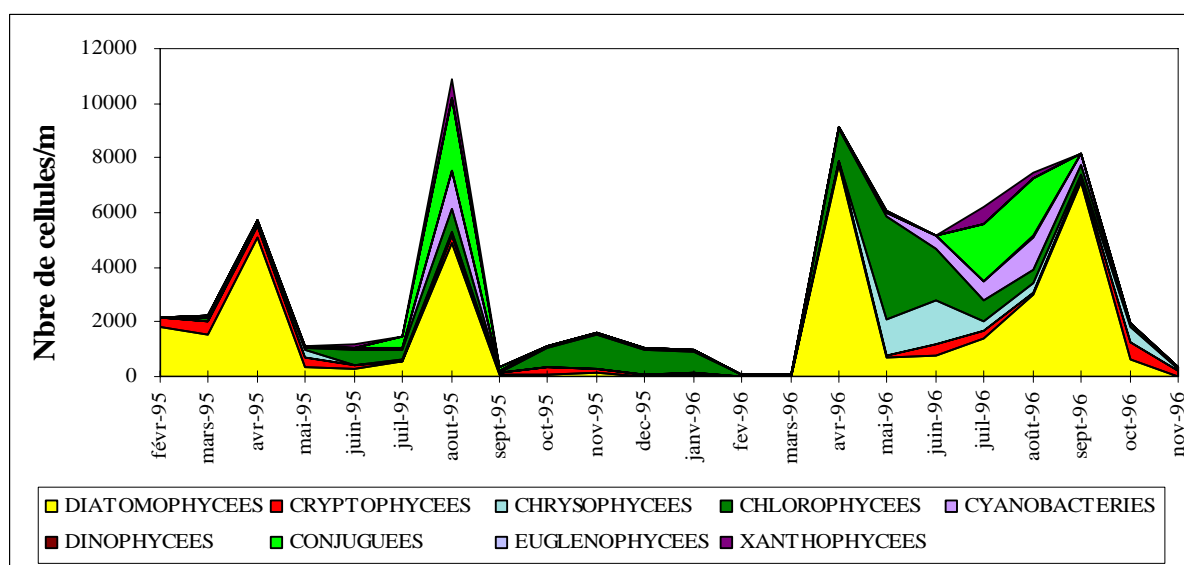


Figure 3. Variations saisonnières de l'abondance du phytoplancton (nombre de cellules par ml) dans la strate 0-10 m au cours des années 1995-1996.

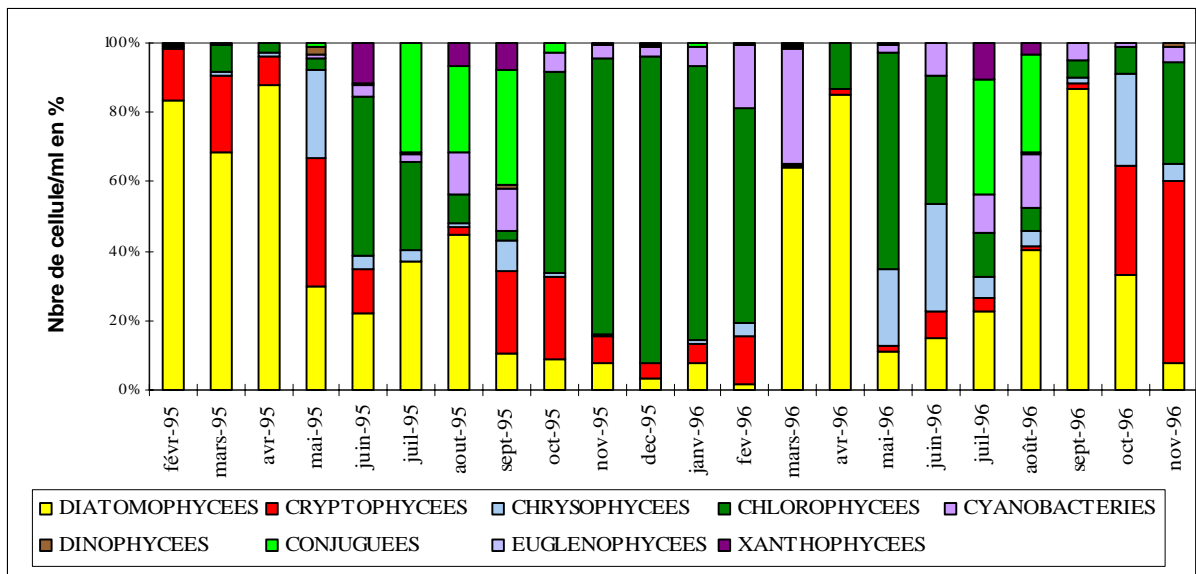


Figure 4. Variations saisonnières de l'abondance relative du phytoplancton (exprimée en pourcentage) dans la strate 0-10 m au cours des années 1995-96.

Ainsi, il apparaît que les abondances relatives et absolues des diverses espèces phytoplanctoniques du lac du Bourget ont subi une forte évolution entre les deux études. Cette évolution se traduit par le fait que les cyanobactéries ont pris une grande importance en 2004-2005, corrélativement à la diminution des abondances des diatomées.

Une modification très importante s'est donc opérée au niveau des abondances absolues et relatives entre 1995-96 et la présente étude. Cette modification concerne essentiellement les diatomées dont l'importance a diminué, et les cyanobactéries qui, inversement, ont vu leurs abondances relative et absolue augmentées de façon considérable en automne et en hivers.

Une étude plus détaillée des différentes classes phytoplanctoniques rencontrées dans le Bourget pendant les deux années de suivi est ensuite présentée.

Cyanophycées : Représentées par 19 espèces, elles montrent un très fort développement en 2004-05, puisqu'elles atteignent 16,4 % de l'abondance totale contre seulement 6,4 % en 95-96. Avec 13 % de la population algale totale, la cyanobactérie filamenteuse *Planktothrix rubescens* est l'espèce dominante la communauté phytoplanctonique du Bourget.

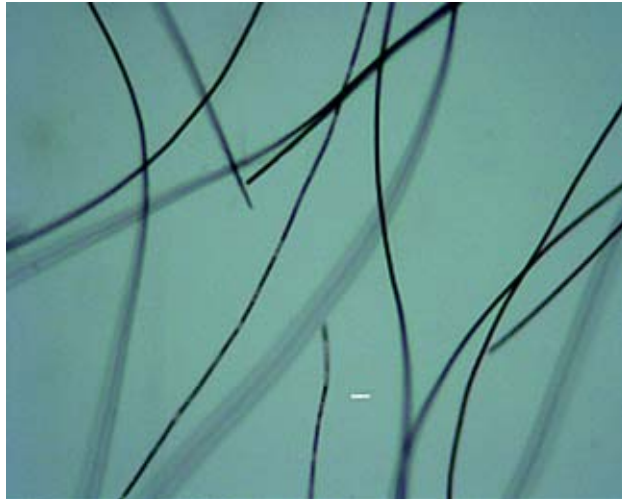


Photo 3. *Planktothrix rubescens* (Photo J.C. Druart)

Dinophycées (ou péridiniens) : Les dinophycées sont des algues brunes faiblement présentes quelle que soit la période de l'année. Treize espèces sont identifiées mais aucune ne présente une abondance dépassant 1 %. En moyenne, elles représentent 0,5 % de la population algale.

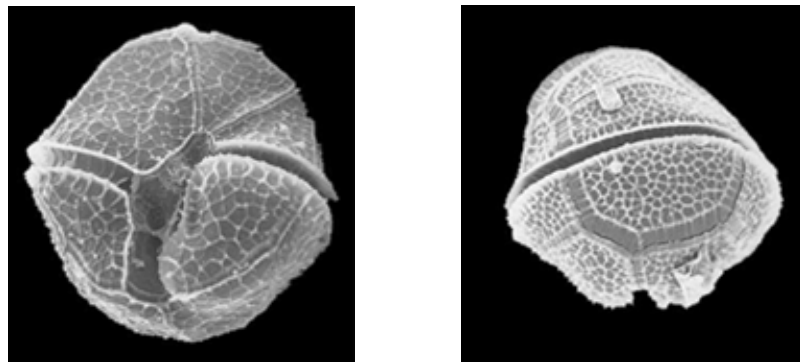


Photo 4. *Peridinium willei* (SEM BY SUSAN CARTY, COPYRIGHT 1997)

Cryptophycées : Cette classe est toujours représentée par un nombre réduit d'espèces (6 espèces). En revanche, avec 11,5 % de la population totale, représente une abondance importante (quatrième position). Cette valeur est comparable à celles enregistrées dans le lac d'Annecy et dans le Léman (11 %). Ces espèces de petite taille sont présentes presque toute l'année mais elles sont plus abondantes à la fin de l'hiver (73 % le 15 mars 2005). *Rhodomonas minuta* var. *nannoplanctonica* qui représente 8 % de l'abondance totale du phytoplancton, est le taxon le dominant au sein de cette classe.

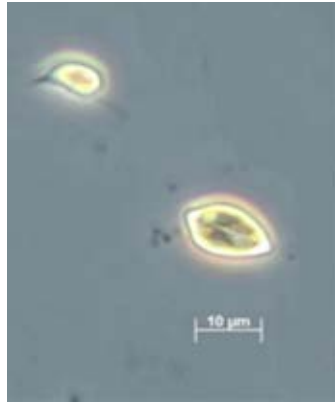


Photo 6. *Rhodomonas minuta* et sa var. *nannoplanctonica* (Photo JC Druart)

CHRYSOPHYCEES : 14 taxons sont observés dans le Bourget (16 en 1995-96) ; ils regroupent 22 % de la communauté algale. Les principaux genres (*Dinobryon* spp, *Erkenia subaequiciliata*, entre autres) se développent tout au long de l'année. Parmi ces genres, *Erkenia subaequiciliata* est majoritaire au sein de cette classe puisqu'il représente plus de 11 % du peuplement algal annuel.



Photo 7. *Dinobryon divergens* (Photo J.C. Druart)

Diatomophycées (ou diatomées) : Comme en 1995-96, ces algues brunes dominent nettement le peuplement phytoplanctonique en terme de richesse spécifique. Avec 58 taxons rencontrés (62 en 1995-96), dont 13 de diatomées centriques, et 18,3 % du peuplement phytoplanctonique, cette classe est en effet la plus diversifiée. Les diatomées sont présentes dans le Bourget tout au long de l'année mais cependant avec un pic d'abondance au printemps (77 % le 4/3/04). Les espèces principales sont *Cyclotella cyclopuncta* (4 % du phytoplancton), *Stephanodiscus minutulus* (4 %), *Fragilaria crotonensis* (3,3 %) et *Asterionella formosa* (2,7 %).

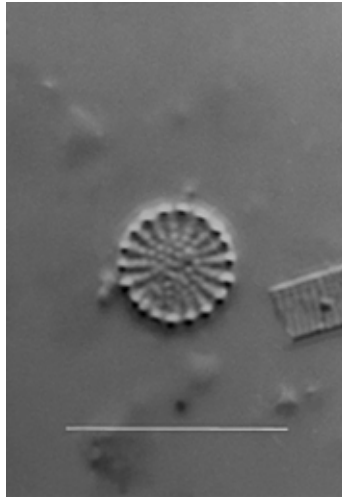


Photo 8. *Stephanodiscus minutulus* (Photo J.C. Druart)

Chlorophycées : Cette classe est représentée par 55 taxons en 2004-2005 dans le Bourget et elle regroupe 30% de la communauté algale. Sa richesse spécifique est en augmentation par rapport à 1995-96 où 45 taxons avaient été indentifiés. *Choricystis* cf *minor*, petite espèce nouvelle pour le lac, est dominante dans cette classe (17 %). Il faut faire remarquer que cette petite forme avait peut-être été confondue précédemment avec une autre petite chlorophycée : *Chlorella vulgaris*.

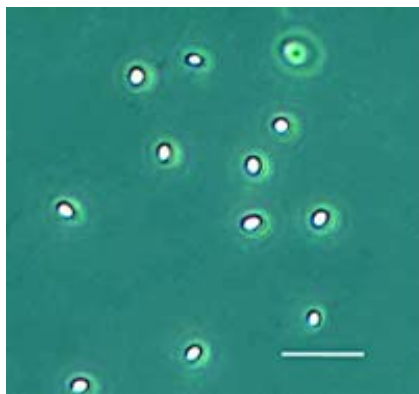


Photo 9. *Choricystis minor* (Photo J.C. Druart)

Zygophycées (= Conjuguées ou Desmidiacées) : Avec 10 taxons (15 en 1995-96), cette classe a une diversité et une abondance faibles (1,2 %). La filamenteuse *Mougeotia gracillima*, avec 1,2 % de la classe, est l'espèce la plus fréquente.



Photo 10. *Mougeotia gracillima* (Photo J.C. Druart)

Euglénophycées : Deux espèces d'eugléniens ont été répertoriées en 2004-2005, *Euglena* sp et *Phacus acuminatus*. Malgré sa faible abondance (0,01% du total), elle est présente dans plus de 50% des prélèvements.



Photo 11. *Phacus acuminatus* (Photo J.C. Druart)

IV. VARIATIONS DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

La production primaire est un estimateur du métabolisme photosynthétique des cellules phytoplanctoniques. Elle traduit donc très directement l'activité de photosynthèse de ces cellules en mesurant les flux d'entrée de carbone et permet donc de déterminer le degré "d'activité" des cellules. Cet estimateur est indépendant de la biomasse initiale dans le sens où il peut y avoir des phases de production primaire très forte en condition de faibles biomasses, et inversement une faible production primaire pendant une période où la biomasse phytoplanctonique est très élevée.

L'influence de l'énergie lumineuse sur le processus photosynthétique est très importante, c'est pourquoi la production primaire est évaluée à quatre profondeurs différentes (6, 10, 15 et 20 m).

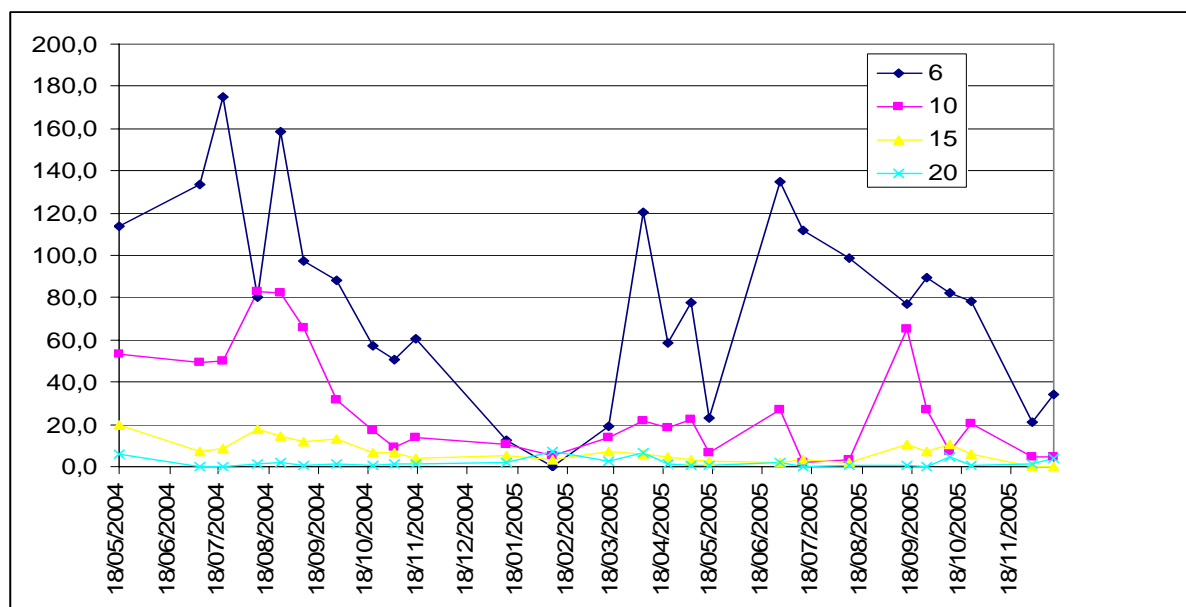


Figure 5. Variations de la production primaire exprimée en mgC fixé par m³ et par jour au cours des deux années de suivi (2004-2005)

Comme attendu, l'essentiel de la production primaire s'effectue en surface (6 m) mis à part quelques exceptions où des valeurs importantes de production sont observées à 10 m de profondeur (**Figure 5**). L'année 2005 se caractérise par un premier pic de production à la fin du mois de mars qui correspond à la croissance du pic printanier de diatomées. La diminution drastique de la production primaire un mois plus tard correspond ensuite à la phase des eaux claires. Enfin, on observe une reprise de cette production en juin et son maintien jusqu'en octobre. Lors de l'année 2004, des problèmes de mise en place du protocole n'ont pas permis d'obtenir des estimations en début d'année. De juin jusqu'en décembre, les niveaux de production primaire sont restés à peu près constants et comparables à ceux de l'année suivante pour la même époque. Il est à noter que les valeurs encore importantes de production en automne et au début de l'hiver correspondent à l'activité de la cyanobactérie *P. rubescens*.

La comparaison avec les valeurs de 1995-1996 est très difficile car celles-ci sont très élevées lors de la première année de suivi (à profondeurs égales) et extrêmement faible lors de la seconde année. En revanche, une comparaison avec les données du Léman montre que les valeurs obtenues sur le Bourget se situent dans le même ordre de grandeur.

*Ainsi, il apparaît que la dynamique et les niveaux de production primaire sont assez classiques et correspondent à ce que l'on observe dans les autres lacs alpins, à l'exception des valeurs relativement élevées obtenues en automne et début d'hiver. Cette activité correspond spécifiquement au développement de la cyanobactérie *P. rubescens*.*

V. VARIATIONS DE LA BIOMASSE DU PHYTOPLANCTON

Le calcul des biovolumes cellulaires (biovolume d'une espèce = volume cellulaire x nombre d'individus dénombrés) permet d'obtenir une évaluation de la biomasse du phytoplancton. Ainsi, à partir d'une masse volumique du phytoplancton voisine de l'unité, la connaissance des biovolumes individuels permet l'évaluation de la biomasse de chaque espèce, puis par cumul celle des diverses classes du phytoplancton : classes de taille (nano- et microplancton) et classes taxonomiques des algues planctoniques.

Les normes adoptées pour le Léman par la CIPEL (Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman) définissent le nanoplancton comme l'ensemble des espèces dont la longueur et le volume de la cellule ou de la colonie sont inférieurs respectivement à 50 μm et à 10.000 μm^3 . Le microplancton est constitué d'algues de plus grande taille, bien que visibles seulement au microscope. Ces limites de taille pour distinguer le nano du microplancton ont été changées en 2006 pour tenir compte de l'abondante littérature parue sur cette question.

V.1. Biomasses du nano et du microplancton

L'évolution de la part relative du nano et du microplancton dans la communauté phytoplanctonique est rapportée dans le **tableau 2**. Contrairement à ce qui pouvait être attendu (diminution des concentrations en nutriments et notamment en phosphore qui favoriserait le nanoplancton), la proportion du microplancton (espèces de "grande" taille) a augmenté entre les deux études. Ainsi, en 2004-2005, la biomasse nanoplanctonique n'est plus que de 10 mg/m^3 alors qu'elle atteignait 21 mg/m^3 en 1995-96.

Tableau 2. Evolution du microplancton et du nanoplancton dans la couche 0-10m en 1995-96 et dans la couche 0-20 m en 2004-2005

	1995-1996	2004-2005
Microplancton	79%	90%
Nanoplancton	21%	10%

L'examen des variations saisonnières en 2004-2005 (**Figure 6**) montre que le microplancton domine largement tout au long de l'année, contrairement à 1995-96 (**Figure 7**) où une forte proportion de nanoplancton était observée en automne et au printemps. En 2004-2005, le nanoplancton (10 %) est surtout représenté par *Cyclotella cyclopuncta* (1,1 %), *Rhodomonas minuta* (1,8 %) et *Cryptomonas* sp (1,4 %). Avec 90 %, le microplancton est surtout composé par la cyanobactérie filamenteuse *Planktothrix rubescens* qui, à elle seule, représente 40 % de la biomasse algale moyenne sur la période 2004-2005 (12 % en 1995-96). Les autres taxons *Cyclotella bodanica*, *Ceratium hirundinella*, *Dinobryon divergens* et *Aphanocapsa delicatissima* accompagnent *P. rubescens* mais avec des biomasses nettement plus faibles (entre 5 et 12,5 %).

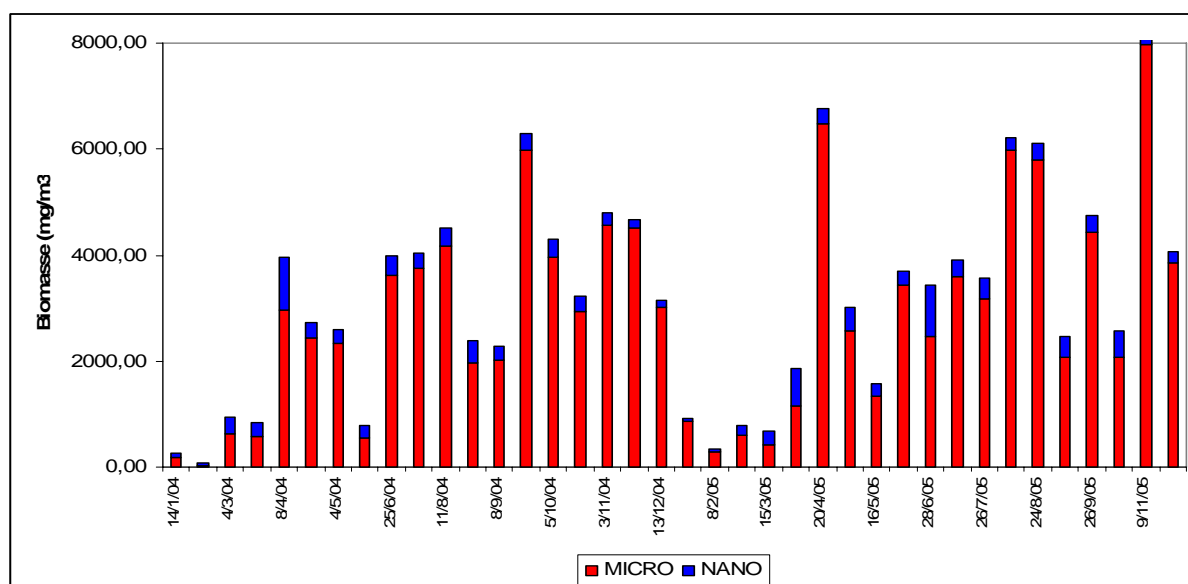


Figure 6. Variations saisonnières de la biomasse (matière fraîche) par classes de taille dans le lac du Bourget en 2004-2005

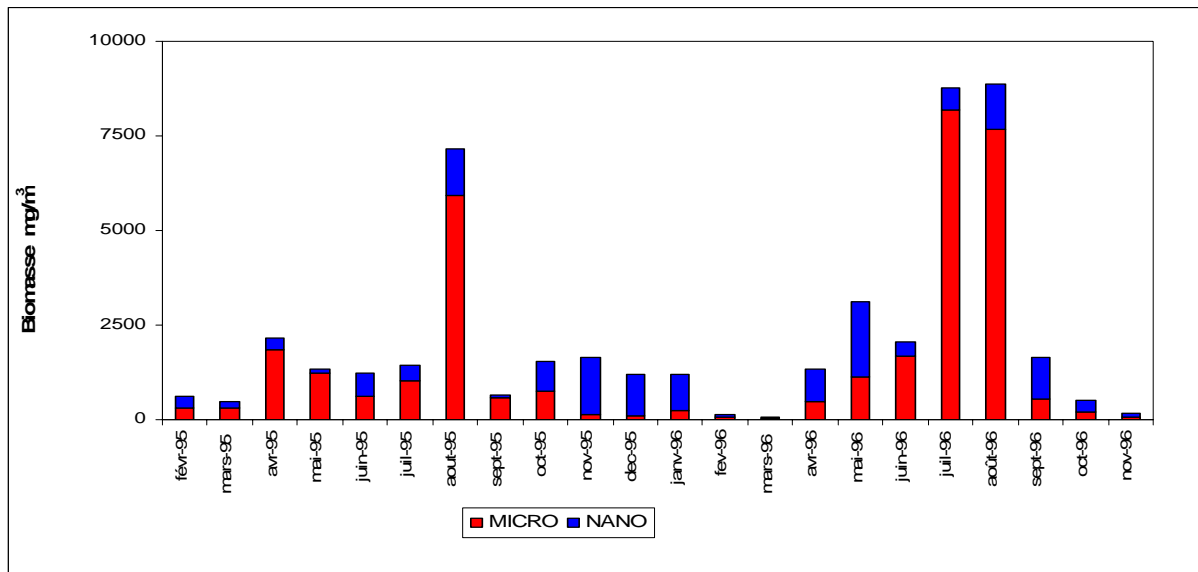


Figure 7. Variations saisonnières de la biomasse (matière fraîche) par classes de taille dans le lac du Bourget en 1995-1996.

Ces résultats ont donc montré que, paradoxalement, alors que la diminution des concentrations en nutriments devrait favoriser le nanoplancton, le phénomène contraire est observé dans le lac du Bourget, à savoir que la proportion de ce nanoplancton a diminué depuis 1995-96. Des conséquences potentielles sur le fonctionnement du réseau trophique sont attendues car le nanoplancton est une nourriture importante pour le zooplancton.

V.2. Importance relative des différentes classes d'algues.

La biomasse phytoplanctonique dans le lac du Bourget est en très forte augmentation en 2004-2005 (3180 mg/m^3 contre 2051 mg/m^3 en 1995-96) (**Tableau 3**). Les cyanobactéries dominent très largement cette biomasse (48 % contre 17 % en 1995-96), suivie par les diatomées (23% contre 28 %), les dinophycées (9 % contre 6 %), les chrysophycées (9 % contre 3%). Les desmidiacées avec 2% montrent une très forte régression par rapport à 1995-96, années où elles constituaient une proportion importante de la biomasse totale (27 %). Les autres classes peuvent être considérées comme rares dans nos échantillons.

Tableau 3. Evolution des proportions des différentes classes d'algues dans la couche 0-10m en 1995-96 et dans la couche 0-20 m en 2004-2005

	1995-1996	2004-2005
Cyanobactéries	17%	48%
Péridiniens	6%	9%
Cryptophycées	3%	4%
Chrysophycées	3%	9%
Diatomophycée	28%	23%
s		
Chlorophycées	10%	5%
Conjuguées	27%	2%
Euglénophycées	0	0
Xanthophycées	6%	0

V.3. Les principales espèces et leur biomasse relative

En 2004-2005 et comme en 1995-1996, sur 176 espèces (172 en 1995-96), 5 espèces microplanctoniques (**Tableau 4**) constituent environ 70 % (58 % en 1995-96) de la biomasse totale. Aucune espèce nanoplanctonique ne participe à cette biomasse maximale. Seulement deux espèces maicroplanctoniques sont communes aux deux études. Il s'agit de *Planktothrix rubescens* et *Ceratium hirundinella*. La première montre une très forte augmentation de sa biomasse en 2004-2005 (40%) par rapport à 1995-1996 (12%). La deuxième, avec respectivement 6.5% et 4%, montre une relative stabilité. Par contre, trois autres espèces présentes en 1995-1996, régressent fortement ou disparaissent en 2005-2006 : *Mougeotia* sp + *Mougeotia gracillima* (30.5%), *Tabellaria flocculosa* (11%), et *Tribonema ambiguum* (6%). Elles sont remplacées par : *Cyclotella bodanica* (13%), *Dinobryon divergens* (6%) et *Aphanocapsa delicatissima* (5%).

Tableau 4. Liste comparée des 5 espèces ayant les plus fortes biomasses lors des deux études

2004-2005	1995-1996
<i>Planktothrix rubescens</i> (40%)	<i>Mougeotia</i> sp + <i>Mougeotia gracillima</i> (30.5%)
<i>Cyclotella bodanica</i> (13%)	<i>Planktothrix rubescens</i> (12%)
<i>Ceratium hirundinella</i> (7%)	<i>Tabellaria flocculosa</i> (11%)
<i>Dinobryon divergens</i> (6%)	<i>Tribonema ambiguum</i> (5.7%)
<i>Aphanocapsa delicatissima</i> (5%)	<i>Ceratium hirundinella</i> (4%)

L'annexe V (sur le CD) donne la liste de toutes les espèces composant la biomasse totale du phytoplancton.

V.4. Variations saisonnières de la biomasse phytoplanctonique

On peut distinguer plusieurs phases dans les variations saisonnières de la biomasse phytoplanctonique en 2004-2005 (**Figure 8**) :

* Une phase hivernale à faible production phytoplanctonique (minimum hivernal le 17 février : 89 mg/m³).

* Une phase printanière présentant des valeurs variables avec des maxima de biomasse atteints en 2004 le 8 avril (3970 mg/m³) et en 2005 le 20 avril (près de 7000 mg/m³). Ces valeurs sont essentiellement la conséquence de la croissance de la diatomée pennée filamenteuse *Aulacoseira islandica* subsp. *helvetica* pour 2004 et *Cyclotella bodanica* et *Diatoma tenuis* pour 2005. Puis, les biomasses montrent encore des valeurs très irrégulières jusqu'à la fin du printemps (maximum de 3978 mg/m³ le 5 juin 2004) mais avec un minimum le 17 mai (775 mg/m³), ce qui semble représenter la phase des eaux claires. Les transparences étant sensiblement identiques à cette période, il est difficile de positionner cette phase des eaux claires si ce n'est par une biomasse plus faible.

* La phase estivale qui succède perdure jusqu'au 8 septembre et montre des valeurs de biomasse relativement élevées avec un maximum le 20 juillet 2004 (4044 mg/m³). Les valeurs de 2005 se situent dans le même ordre de grandeur mais avec des espèces différentes impliquées dans ces biomasses. En comparaison, en 1995, le maximum de biomasse estivale était observé en août à 7843 mg/m³.

* La phase automnale qui prolonge la phase estivale, montre des valeurs soutenues avec un maximum de biomasse le 21 septembre 2004 avec 6307 mg/m³, représenté entre autres par le développement important de la cyanobactérie filamenteuse *P. rubescens*. En 2005, une biomasse supérieure à 8000 mg/m³ due essentiellement à cette même cyanobactérie, est observée début novembre.

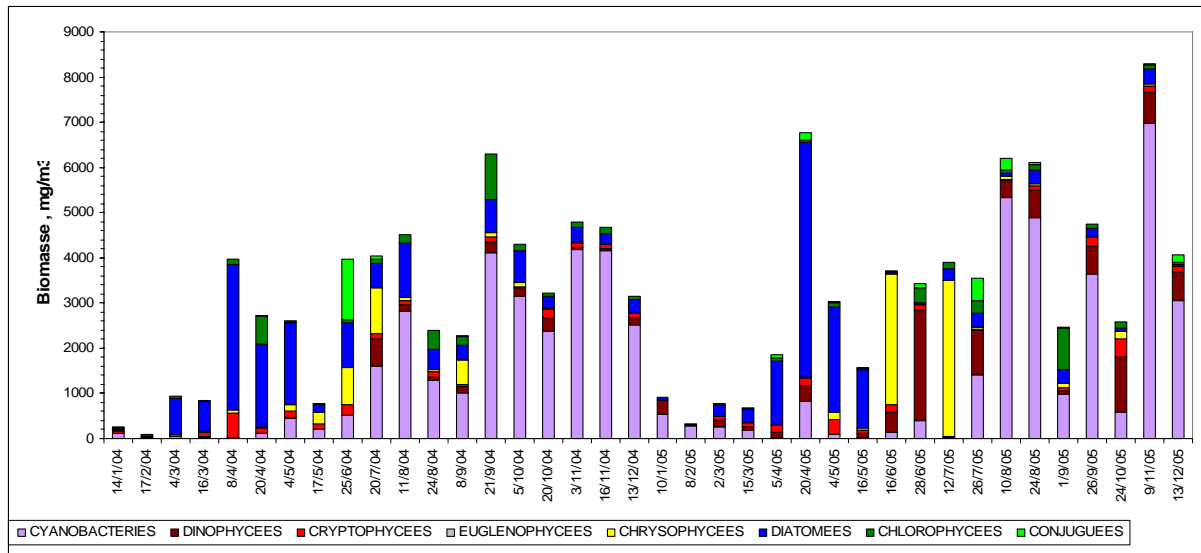


Figure 8. Variations saisonnières de la biomasse du phytoplancton (matière fraîche) par classes d'algues dans le lac du Bourget à 0-20 m en 2004-2005.

La comparaison avec les biomasses évaluées en 1995-96 (**Figure 9**) montre des différences importantes, ainsi que cela avait déjà été évoqué pour les abondances absolues et relatives. En 1995-96, les cyanobactéries contribuaient peu à cette biomasse à la différence des conjugués. De même, les valeurs moyennes sont plus faibles lors de cette période. Le développement important de *P. rubescens* se traduit désormais par le fait que des biomasses importantes sont désormais observées en hiver et que la répartition de cette biomasse dans la colonne d'eau est sans doute différente.

La valeur du rapport BP/BE (Biomasse printanière moyenne/Biomasse estivale moyenne), qui avait atteint 1,06 en 1995-1996, chute fortement en 2004-2005 pour atteindre 0,44. Cela s'explique par un fort développement printanier du microplancton en 1994-1995, alors que la période 2004-2005 a vu ce même développement se dérouler pendant la période estival. Ce phénomène est important à suivre, car le développement très printanier de microplancton de grande taille, faiblement brouté par le zooplancton, peut avoir une influence sur la qualité de la nourriture pour ce niveau trophique supérieur.

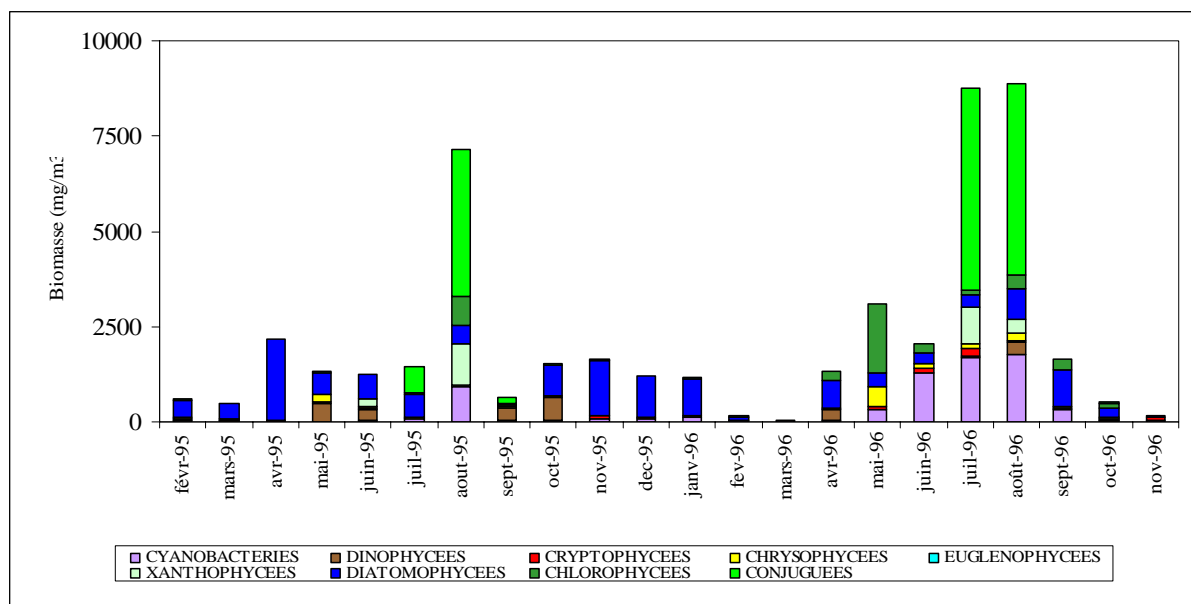


Figure 9. Variations saisonnières de la biomasse du phytoplancton (matière fraîche) par classes d'algues dans le lac du Bourget à 0-10 m en 1995-1996.

*Comme déjà souligné précédemment, alors qu'une diminution de la biomasse phytoplanctonique aurait pu être attendue en raison de la diminution des concentrations en phosphore dans le lac, nous observons au contraire une augmentation de ce paramètre. Cette augmentation s'explique en large partie par le développement massif de la cyanobactérie *P. rubescens* dans le Bourget, notamment en automne et en hivers.*

V.5. Comparaison avec les données phytoplanctoniques des lacs Léman et Annecy

La biomasse annuelle moyenne du lac du Bourget en 2004-2005 est très forte, en comparaison de celles observées sur les autres lacs alpins (**Tableau 5**). Cette forte biomasse annuelle moyenne est essentiellement due à la présence de *P. rubescens* car cette espèce est présente pendant tout l'hiver ce qui influence largement le calcul de la moyenne. Le reste de l'année, les valeurs obtenues dans le Bourget en 2004-2005 se situent dans le même ordre de grandeur de celles observées dans le Léman et même à Annecy au printemps. Comme déjà souligné dans un paragraphe précédent, le nanoplancton représente une proportion faible de la biomasse, en régression par rapport à 2004-2005.

Tableau 5. Biomasses phytoplanctoniques (mg/m^3) estimées dans les lacs d'Annecy, du Bourget et dans le Léman

	Annecy 2004	Léman 2004	Bourget	Bourget
	Grand Lac	Grand Lac	1995-1996	2004-2005
	0-20 m	0-20 m	0-20 m	0-20 m
Biomasse annuelle moyenne	2033	2666	2051	3498
Biomasse printanière moyenne (BP)	2524	847	2277	1630
Biomasse estivale moyenne (BE)	1664	4154	2142	3704
BP/BE	1.52	0.20	1.06	0.44
Biomasse printanière maximale (mois)	4612 (5)	1790(5)	2295(3)	3970(4)
Biomasse estivale maximale (mois)	2885(6)	7082 (8)	7843 (8)	4522(8)
Biomasse nanoplanctonique annuelle moyenne	842	353	428	318
Biomasse microplanctonique annuelle moyenne	1190	2313	1624	3180

BP = biomasse moyenne de janvier à la phase des eaux claires exclue

BE = biomasse moyenne de la phase des eaux claires incluse à décembre

(..) = mois où le phénomène s'est produit

*Ainsi, il apparaît que le lac du Bourget se caractérise par une biomasse annuelle plus élevée que celle des deux autres lacs (Annecy et Léman). Ce résultat était attendu par rapport à Annecy qui est dans un état oligotrophe. Il est plus surprenant par rapport au Léman qui partage pourtant le même état trophique (concentrations en phosphore autour de 30-35 µg/L). Ce phénomène s'explique une nouvelle fois par le développement, spécifique au lac du Bourget, de la cyanobactérie *P. rubescens*.*

VI. DYNAMIQUE ET PRODUCTION DE TOXINES PAR *P. RUBESCENS*

Les résultats précédents obtenus sur l'ensemble de la communauté phytoplanctonique ont montré combien la cyanobactérie *P. rubescens* jouait un rôle important au sein de cette communauté dans le Bourget tant en terme d'abondances que de biomasse. En raison de son caractère toxique, cette cyanobactérie fait l'objet d'une surveillance particulière depuis

plusieurs années qui consiste à tout d'abord à quantifier ses concentrations cellulaires en sept profondeurs (2, 6, 10, 15, 20, 30 et 50 m) afin de connaître sa répartition ainsi que sa dynamique spatiales dans la colonne d'eau. La connaissance de ces paramètres est fondamentale aussi bien d'un point de vue fondamental pour la compréhension du cycle annuel de ce microorganismes, que d'un point de vue appliqué pour évaluer l'impact potentiel des proliférations sur les divers usages du plan d'eau (activités récréatives, production d'eau potable...).

Les concentrations intracellulaires en microcystines (toxines hépatiques) sont estimées quant à elles, sur les prélèvements réalisés à 10, 15 et 20 m de profondeurs. Ces profondeurs ont été choisies en raison de la localisation préférentielle de la cyanobactérie dans cette partie de la colonne d'eau pendant une large partie de son cycle annuel comme nous le verrons dans le paragraphe suivant.

*VI.1. Dynamique saisonnière de *P. rubescens**

La figure 10 montre qu'au cours des deux années de suivi, les dynamiques saisonnières de *P. rubescens* ont été très similaires. Cette dynamique saisonnière s'est caractérisée par :

- Une phase stratifiée (encadrée sur la figure) de juin à septembre au cours de laquelle *P. rubescens* se localise entre 10 et 20 m de profondeur, c'est à dire au niveau du métalimnion (couche intermédiaire entre la couche chaude de surface et la couche froide de profondeur lorsque le lac est thermiquement stratifié). Des pics importants de concentrations cellulaires (jusqu'à 70000 cellules/ml en 2005) peuvent être ponctuellement observés pendant cette phase. Les cyanobactéries sont en effet concentrées sur une couche de 1 à 2 m d'épaisseur. Le caractère discret des prélèvements fait aussi que l'on peut totalement ignorer ce pic s'il se situe juste au dessus ou juste en dessous de la profondeur de prélèvement.
- Une phase dispersée à partir d'octobre au cours de laquelle la cyanobactérie gagne l'épilimnion, dans un premier temps, puis se disperse dans toute la colonne d'eau au fur à mesure que s'opère le mélange entre les couches d'eau. Ce mélange dépend de facteurs climatiques (température de l'air et vent essentiellement). Les concentrations cellulaires au cours de deux années de

suivi se situaient autour de 10000 cellules/ml en automne et en hiver. Ces concentrations ne résultent pas seulement de la dispersion des cellules qui étaient précédemment fortement stratifiées dans le pic métalimnique. En effet, ces cellules peuvent encore connaître des phases de croissance après qu'elles aient gagné l'épilimnion.

- Une phase où les concentrations de la cyanobactérie sont très faibles (< 1000 cellules/ml), de la fin de l'hiver à la mise en place de la stratification thermique des eaux en fin de printemps sous l'action du réchauffement des eaux en surface. La disparition des cellules dans la colonne d'eau s'effectue de façon assez progressive. A la fin de cette phase, les cellules restantes semblent se regrouper au niveau du métalimnion où elles constituent probablement l'inoculum pour le pic métalimnique suivant.

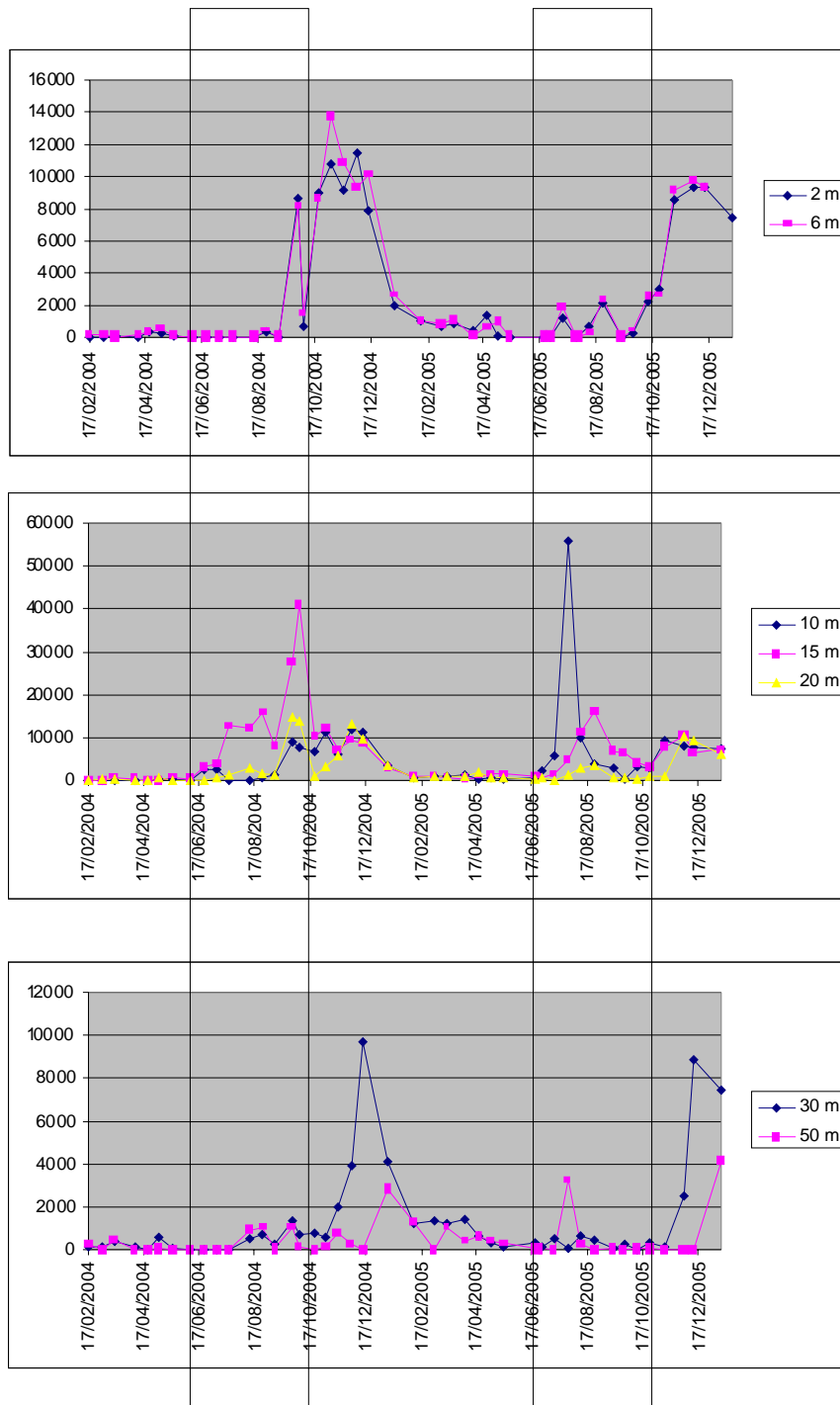


Figure 10. Dynamiques saisonnières en 2004 et 2005 des concentrations cellulaires (exprimées en nombre de cellules/ml) de *P. rubescens* dans le Bourget à 7 profondeurs. Les encadrés dans la figure correspondent à la phase stratifiée de la cyanobactérie

Aucune comparaison n'est possible avec les données de 1995-96 car la cyanobactérie n'était alors pas ou peu présente. Il serait possible d'évoquer les différences de profondeurs de

prélèvements pour expliquer son absence lors de ces suivis. En effet, en 1995-96, ces derniers étaient réalisés sur la couche 0-10m. La cyanobactérie se localisant sous cette couche pendant une bonne partie de l'année, sa présence pouvait donc potentiellement rester totalement ignorée. Tel ne semble pas avoir été le cas, car les prélèvements hivernaux n'ont pas non plus révélé sa présence massive à l'exemple de ce que l'on observe à cette même période en 2004-2005. Il est donc très probable que *P. rubescens* ne connaissait pas encore de prolifération importante en 1995-96. Deux autres éléments confirment cette hypothèse. Le premier est que les traitants d'eau ont été les premiers à s'apercevoir de la présence de l'espèce lorsque la première prolifération a été détectée. Le second est que de la même façon, les pêcheurs n'avaient pas non plus signalé de problèmes de coloration de leurs filets les années précédents le premier bloom.

Nous avons rassemblé dans la **figure 11** l'ensemble des résultats obtenus sur la dynamique spatiale et temporelle de cette cyanobactérie depuis 1999, date à laquelle sa surveillance systématique a débuté dans le Bourget.

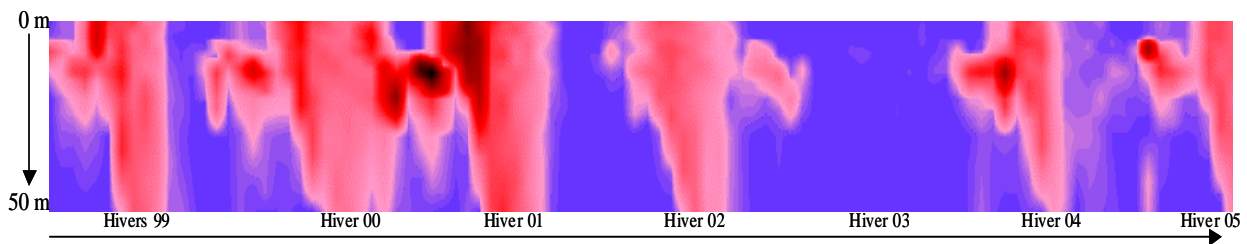


Figure 11. Evolution des concentrations cellulaires de *P. rubescens* et de leur distribution dans la colonne d'eau entre 0 et 50 m de profondeur dans le Bourget depuis 1999. Une couleur rouge foncée-brune indique une concentration maximale

Cette figure montre que le schéma global (phase stratifiée puis phase dispersée) de la dynamique annuelle de la cyanobactérie est le même depuis qu'elle s'est installée de façon significative dans le lac du Bourget. Les seules différences importantes concernent l'année 2001 qui a été marquée par des concentrations cellulaires exceptionnellement élevées pendant toute l'année, mais aussi l'année 2003, au cours de laquelle la cyanobactérie a totalement disparu pendant l'été pour ne réapparaître qu'au printemps suivant. Nous travaillons actuellement sur l'interprétation de ces variations annuelles qui sont probablement liées à des paramètres climatiques.

Pour tenter de mieux comparer les données de 2004-2005 à celles disponibles depuis 1999, nous avons rassemblé dans la **figure 12** les évaluations des concentrations cellulaires de *P. rubescens* aux 7 profondeurs d'échantillonnage.

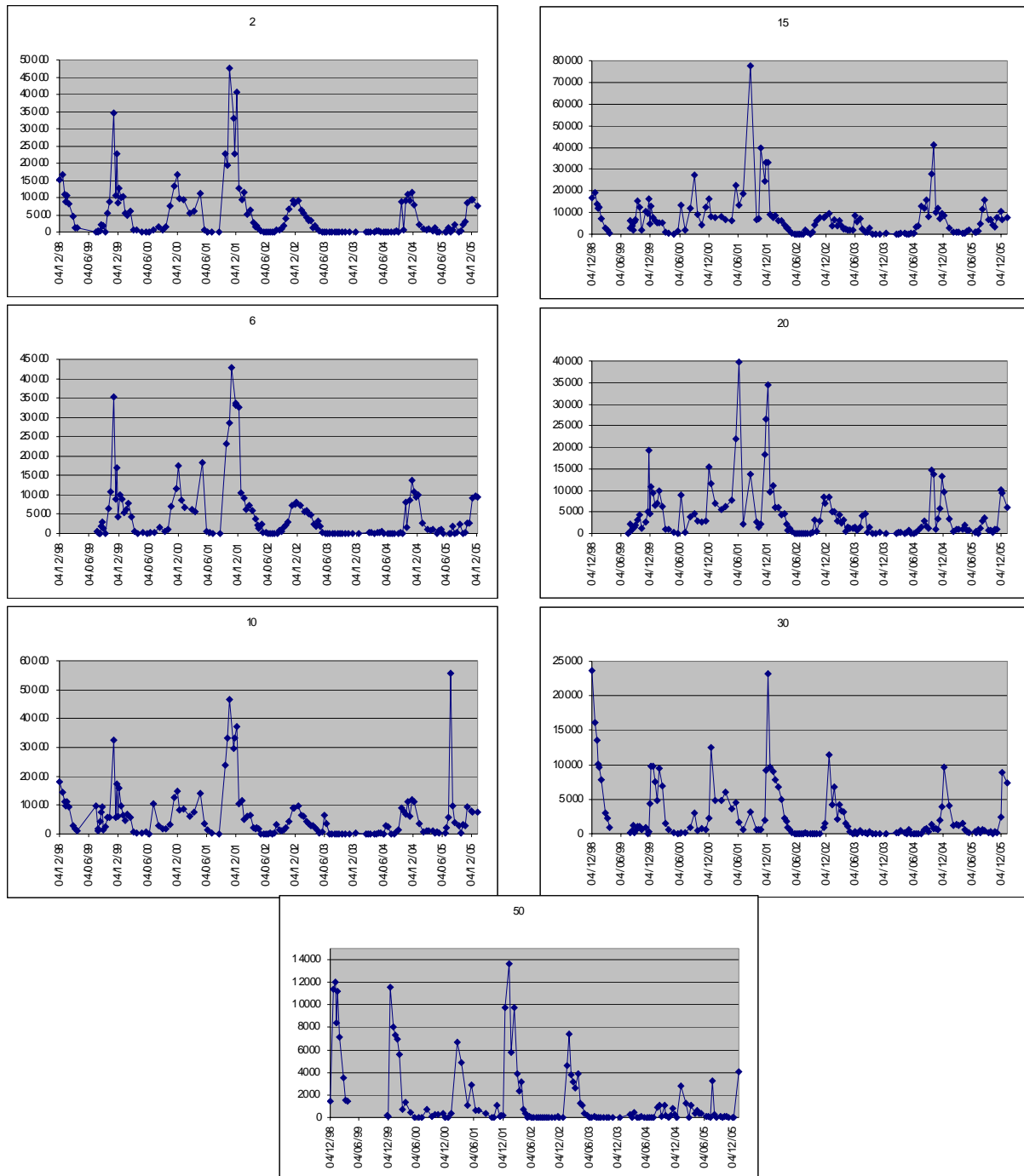


Figure 12. Evolution des concentrations cellulaires (exprimées en nombre de cellules/ml) de *P. rubescens* aux 7 profondeurs étudiées (2, 6, 10, 15, 20, 30 et 50 m)

Il est difficile d'interpréter les variations de concentrations cellulaires à 10, 15 et 20 m de profondeur car elles dépendent de la coïncidence entre la profondeur du prélèvement et la localisation du pic dans la colonne d'eau (qui est elle-même sujette à des phénomènes hydrodynamiques tels que les ondes internes). Il est donc plus intéressant de s'intéresser aux variations dans les autres profondeurs de prélèvements car elles traduisent les concentrations cellulaires pendant la phase dispersée de la cyanobactérie et ne sont pas sujettes aux phénomènes évoqués précédemment. Cette analyse semble suggérer une diminution des concentrations de *P. rubescens* depuis 2001 qui a été l'année où cette espèce s'est le plus développée. Les résultats récents obtenus pendant l'hivers 2006-2007 suggère que cette diminution n'était que temporaire puisque de très fortes valeurs d'abondance sont observées au début de cet hivers.

Ainsi, depuis bientôt 10 ans, P. rubescens s'est installée dans le lac où elle connaît une dynamique spatiale et temporelle qui s'organise toujours autour d'un même schéma. Au cours des 4 dernières années (2002-2006), les proliférations de cette cyanobactérie semblaient moins importantes que lors des premières années. Les premiers résultats de l'hivers 2006-2007 semble infirmer cette tendance puisque de très fortes valeurs d'abondance sont actuellement observées

IV.2 Dynamique annuelle des concentrations en microcystines (toxines hépatiques)

Les concentrations en microcystines intracellulaires (filtration d'un litre d'eau puis extraction des toxines dans les cellules retenues sur le filtre) ont été déterminées par un dosage en HPLC-DAD en utilisant la méthode décrite dans Briand *et al.* (2005). Comme précisée dans cet article, trois microcystines différentes sont présentes dans le *Planktothrix* du Bourget. Les concentrations de ces trois microcystines sont d'abord converties en équivalent microcystine-LR (pour pouvoir être comparées à la norme OMS et aux données de la littérature) puis elles sont sommées. Ces microcystines sont des toxines hépatiques synthétisées par plusieurs genres de cyanobactéries et souvent impliquées dans des intoxications animales et même humaines (Puschner et Humbert, 2007).

Au cours des deux années de suivi (**Figure 13**), la concentration maximale observée a dépassé 14 µg/L de microcystine. Cette très forte valeur a été obtenue pendant la phase stratifiée d'août 2005, lorsqu'un pic de biomasse très important de *P. rubescens* était présent au niveau du métalimnion.

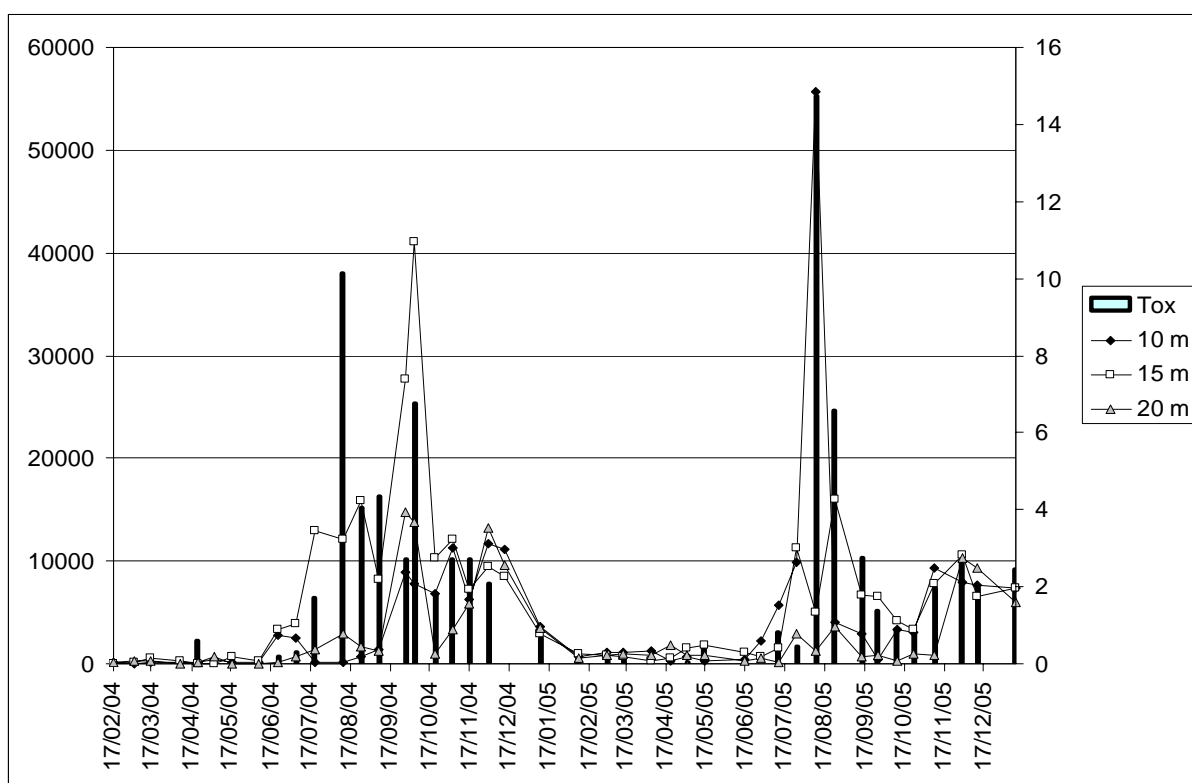


Figure 13. Variations des concentrations cellulaires de *P. rubescens* (exprimées en nombre de cellules par millilitre, échelle de gauche) et des concentrations maximales en microcystines (exprimées en μg d'eq. MC-LR par litre, échelle de droite) aux trois profondeurs de prélèvements (10, 15 et 20 m)

Pour les deux années, la limite définie par l'OMS de $1 \mu\text{g}/\text{l}$ de microcystine LR pour consommer l'eau, a été dépassée pendant 5 à 6 mois chaque année (juillet-décembre). Cependant, ces toxines ne rentrent dans les filières d'eau destinées à la potabilisation qu'à partir du mois de novembre, lorsque les cyanobactéries s'enfoncent dans la colonne d'eau. A cette époque, les concentrations en microcystines se situent autour de $2 \mu\text{g}/\text{L}$, ce qui ne pose pas de problème aux traiteurs d'eau pour les éliminer.

Ces travaux ont donc montré que les concentrations en microcystines par litre d'eau peuvent atteindre des valeurs très élevées notamment pendant la phase stratifiée. A cette époque la localisation en profondeur de la cyanobactérie fait que ces concentrations ne présentent pas un danger ni pour les activités récréatives estivales ni pour la production d'eau potable. En revanche, en hiver, malgré des concentrations en toxines moindres, il convient de rester

vigilant car les cyanobactéries se trouvent alors aux profondeurs où les pompages pour la production d'eau potable sont effectués.

VII. CONCLUSIONS GENERALES

Si la richesse spécifique de la communauté phytoplanctonique a peu varié depuis 1995-96, le compartiment phytoplanctonique est cependant celui qui a subi le plus de transformations au cours de ces dernières années. En effet, son fonctionnement est désormais marqué par la dominance, en terme de biomasse, de la cyanobactérie toxique *P. rubescens* pendant une large partie de l'année (de l'été à la fin de l'hiver). Cette cyanobactérie apparaît en début d'été et elle remplace en automne notamment, *Mougeottia gracillima* (Conjuguée) qui a vu sa biomasse considérablement diminuer par rapport à l'étude 1995-1996. Cette espèce qui occupe une niche écologique proche de celle de *P. rubescens*, peut cependant encore sporadiquement constituer des biomasses importantes, à l'exemple de ce que nous avons observé pendant l'été 2003 où *P. rubescens* avait progressivement disparu. Il existe donc très probablement une compétition forte entre ces deux espèces. Cette compétition est sous la dépendance de facteurs environnementaux qui semblent actuellement plus favorables à la cyanobactérie. Des résultats non publiés par notre équipe montrent aussi que *P. rubescens* est capable d'inhiber la croissance de ses compétiteurs potentiels (dont *M. gracillima*) par la synthèse de substances allélopathiques, ce qui lui conférerait un avantage sélectif.

Au niveau des abondances des diverses espèces, un changement très important s'est aussi opéré dans le compartiment phytoplanctonique depuis le dernier suivi lourd réalisé en 1995-1996. Les diatomées qui constituaient la classe d'algue majoritaire en terme d'abondance dans le Bourget, au printemps et en été-début d'automne, ne connaissent désormais plus qu'un unique pic printanier. Le deuxième pic estival de diatomées a désormais disparu, ce qui se traduit par une diversité des espèces plus grande en été que lors des années 1995-96 où les diatomées étaient dominantes. Cette diversité s'observe notamment au niveau des espèces de petite taille (Chlorophycées en particulier).

Il est difficile d'aller plus loin dans l'interprétation des données obtenues sur le compartiment phytoplanctonique car celui-ci connaît de grandes variations interannuelles. Seules des séries continues de données telle que celle disponible sur le Léman, peuvent permettre de minimiser l'importance de ces fluctuations interannuelles. C'est pour cette raison que nous insistons beaucoup dans ces conclusions, sur le développement de *P.*

rubescens car ce phénomène discrimine vraiment les deux études lourdes effectuées sur le lac du Bourget.

Paradoxalement, alors que les concentrations en nutriments et notamment en phosphore ont diminué et que l'on aurait pu s'attendre à une évolution de la communauté phytoplanctonique se caractérisant par une augmentation de la proportion relative du petit phytoplancton (nanophytoplancton) par rapport aux formes de grande taille (microphytoplancton), le phénomène inverse a été observé.

Il semble en fait que l'on se situe dans une phase intermédiaire dans laquelle la quantité de nutriments disponibles est limitante pour générer des biomasses phytoplanctoniques importantes en surface (10 premiers mètres de la colonne d'eau) mais suffisante cependant, pour permettre à une espèce comme *P. rubescens* de se développer au niveau du métalimnion à partir de la fin du printemps. Celle-ci est en effet particulièrement apte à se développer à des températures basses et dans des conditions d'éclairement limitées et dominées par les longueurs d'onde vertes (Oberhaus *et al.*, 2007).

Le lac Léman qui se situe dans le même état trophique ne connaît pas ces proliférations récurrentes de *P. rubescens* très probablement en raison d'une structuration thermique moins bien marquée que dans le Bourget (Jacquet *et al.*, 2005). Cette moins bonne structuration des masses d'eau limite l'installation de la cyanobactérie au niveau du métalimnion en lui imposant une dépense d'énergie trop importante pour s'installer à ce niveau.

D'autres lacs de l'arc alpin connaissent en revanche une situation comparable à celle du Bourget à l'exemple en France du lac de Nantua, en Suisse du lac de Zürich et du lac Murten. Cette espèce est aussi présente dans différents lacs en Italie, en Allemagne et en Slovénie. En Suisse, des descriptions très précoces de proliférations de cette cyanobactérie ont été réalisées dès 1825 (De Candolle, 1825).

Le problème de la cyanobactérie *P. rubescens* n'est donc pas spécifique au seul lac du Bourget. Si l'on prend en compte l'évolution du lac de Nantua qui s'est trouvé dans les années 1980 dans une situation comparable à celle actuelle du Bourget, on peut espérer à l'instar de ce qui s'est passé dans ce lac, que la poursuite de la lutte contre les apports en nutriments (en particulier en phosphore) se traduise à terme, par la disparition progressive de la cyanobactérie.

Bibliographie

- Briand J.-F., Jacquet S., Flinois C., Avois-Jacquet C., Maisonnette 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.
- De Candolle, 1825. Notice sur la matière qui a coloré en rouge le lac de Morat. Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève III, 29-42.
- Humbert J.F., Paolini G. & Le Berre B. 2001. Monitoring a cyanobacterial bloom and its consequences for water quality. In Harmful Algal Bloom 2000, Hallegraeff, G., et al. (Eds), *Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO 2001*, 496-499.
- Jacquet S., Briand J.F., Leboulanger C., 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.
- Oberhaus L., Briand J.F., Jacquet S., Leboulanger C. & Humbert J.F. Comparative effects of the quality and the quantity of light on the growth of *Planktothrix agardhii* and *P. rubescens*. Acceptée dans *J. Phycol.*
- Puschner B. & Humbert J.F. 2007. Cyanobacterial (blue-green algae) toxins. Sous presse dans *Veterinary Toxicology: Basic & Clinical Principles*.

Dynamique et Fonctionnement de la boucle microbienne

Ce chapitre est consacré à l'étude de la structure et du fonctionnement de la boucle microbienne du lac du Bourget. Il y est donc question de l'état et de l'évolution des abondances des organismes bactériens, flagellés, ciliés ainsi que des virus. Des résultats d'activité et de production bactérienne sont également présentés. Les composantes biologiques dont il est question ici étant moins bien connues que le phyto- et le zooplancton, un effort a été fait pour les présenter au mieux.

I. GENERALITES SUR LA BOUCLE MICROBIENNE

Par leur position clef à la base de la chaîne alimentaire, leur abondance et leur diversité structurelle, génétique et fonctionnelle, les microorganismes jouent un rôle prépondérant dans les flux de matière et d'énergie au sein des écosystèmes aquatiques. Les relations trophiques entre ces microorganismes forment un véritable réseau à l'intérieur duquel la boucle microbienne (incluant bactéries auto- et hétérotrophes, protistes flagellés et ciliés, et les virus) permet le transfert d'une partie de la production picoplanctonique (organismes de taille inférieure à 2-3 μm) vers les niveaux trophiques supérieurs (**Figure 1**).

Le concept de la boucle microbienne est utilisé afin d'expliquer la participation des microorganismes i) dans le recyclage des nutriments et ii) au sein du réseau trophique des écosystèmes aquatiques. La boucle microbienne représente un réseau trophique à part entière, connecté de manière plus ou moins étroite et complexe à la chaîne alimentaire classique (phyto-zoo-poissons). La composante biologique clef de la boucle microbienne est représentée par les bactéries hétérotrophes ou bacterioplancton.

Composant essentiel du picoplancton, le bactérioplancton est le principal agent de recyclage des nutriments et de la décomposition de la matière organique dans la zone pélagique des écosystèmes dulçaquicoles. Source de carbone importante et fournisseur d'éléments inorganiques dans la zone euphotique, le bactérioplancton constitue donc un compartiment biologique clef à la base du réseau trophique participant de manière indirecte au développement des producteurs primaires. Aujourd'hui, outre la volonté de continuer à identifier ces bactéries et d'en découvrir de nouvelles, de nombreuses études tendent à mettre en évidence des variations de la composition de la communauté bactérienne au cours du temps, en fonction de la productivité des écosystèmes ou encore de relier physiologie cellulaire et interactions entre ces microorganismes.

On sait aujourd'hui que les protistes hétérotrophes tels que les ciliés et les nanoflagellés sont les principaux consommateurs de la production picoplanctonique. Le zooplancton (notamment les cladocères : *Daphnia*, *Bosmina*, *Eubosmina*, *Ceriodaphnia*) mais également les Rotifères peuvent aussi se nourrir très largement sur le picoplancton auto- et hétérotrophe surtout pendant la phase des

aux claires (mai-juin). Enfin, les virus constituent d'importants agents de mortalité bactérienne et jouent un rôle clef dans la redistribution de la matière et de l'énergie au sein du réseau trophique pélagique.

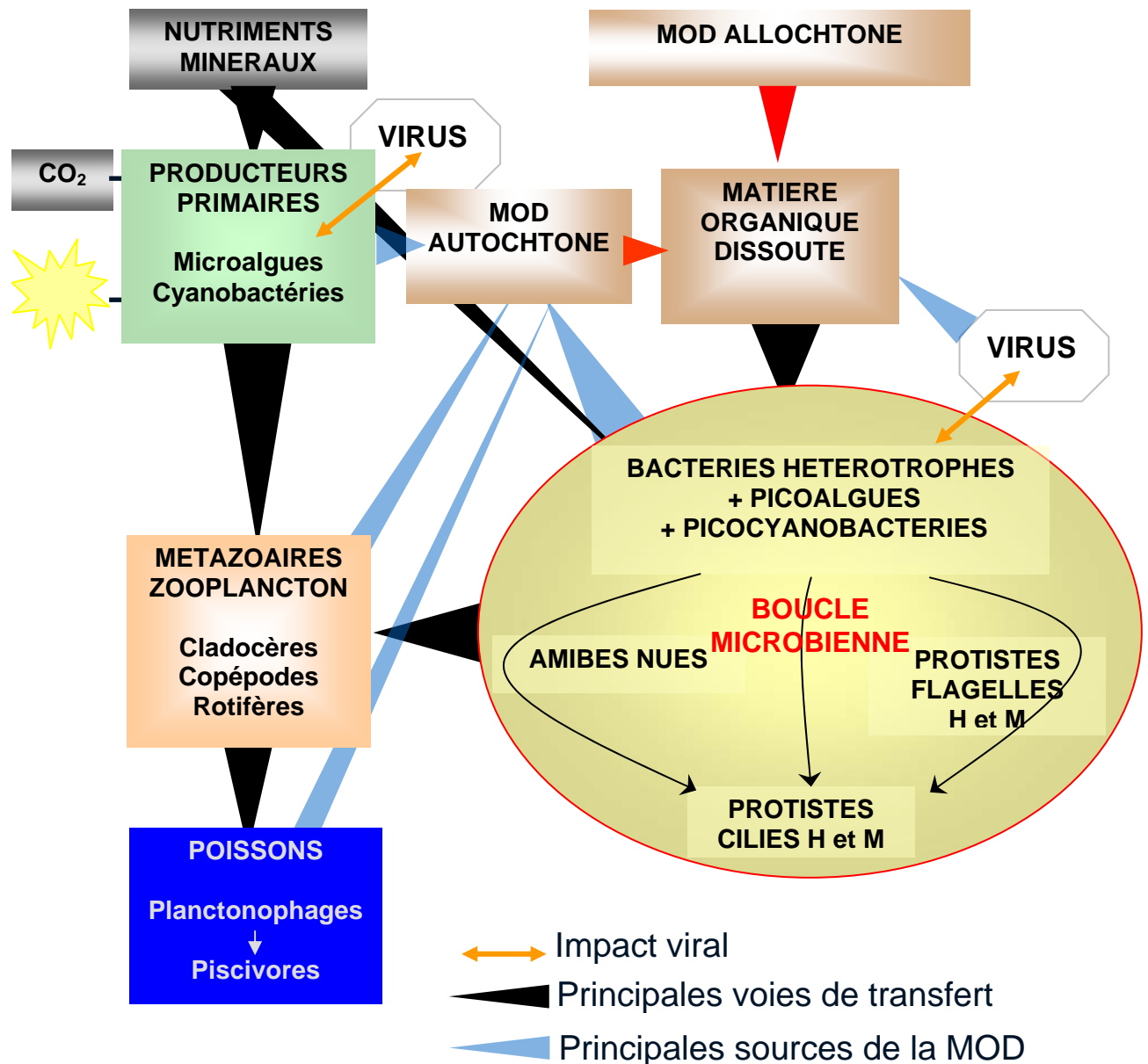


Figure 1. Schéma résumant les grands compartiments et grandes voies de transfert au sein du réseau trophique pélagique lacustre dont la boucle microbienne. L'activité du picoplancton auto- et hétérotrophe constitue une source d'énergie importante au sein de la boucle microbienne et fournit un lien entre matière organique dissoute, éléments nutritifs et réseaux trophiques classiques ou conventionnels au travers des interactions de type proies - prédateurs entre picoplancton et protozoaires.

L'un des enjeux actuels en écologie aquatique est la compréhension des mécanismes de régulation de la diversité et de l'activité des communautés naturelles et de leur impact sur le fonctionnement de l'écosystème. Cette question est particulièrement pertinente dans le cas des micro-organismes qui jouent un rôle écologique déterminant. Comme cela a été évoqué ci-dessus,

on ne sait encore que peu de choses sur l'écologie (dynamique des populations) et la diversité des microorganismes, qu'il s'agisse des virus, des bactéries voire même des protistes. Ceci est particulièrement vrai pour les plus grands lacs naturels français (Annecy, Bourget, Léman). Par exemple, la fraction végétale du picoplancton (cyanobactéries et micro-algues appelées communément picoeucaryotes), longtemps ignorée en raison de sa petite taille, est aujourd'hui reconnue comme une composante majeure des écosystèmes aquatiques, un maillon clef à la base des chaînes trophiques. Bien que moins abondante que les bactéries hétérotrophes, la communauté picophytoplanctonique, particulièrement des picocyanobactéries, peut être une source de carbone plus importante que les bactéries hétérotrophes.

Les écosystèmes que nous étudions sont soit oligotrophe (lac d'Annecy) soit mésotrophes et tendant vers la première situation trophique (lac du Bourget et lac Léman). Ainsi, pour ces deux derniers systèmes, nous posons l'hypothèse que l'on devrait observer dans les prochaines années :

- ⇒ l'augmentation progressive de l'importance relative du compartiment picophytoplanctonique à la biomasse et à la production phytoplanctonique (comme une réponse à la réoligotrophisation et à la plus grande compétitivité des formes biologiques les plus petites vis-à-vis des ressources nutritives);
- ⇒ et comme voie de conséquence, une augmentation du rôle de la boucle microbienne dans le transfert des flux de matière vers les niveaux trophiques supérieurs et la productivité du système. Cette dernière thématique est d'ailleurs une problématique en cours de développement au sein notre équipe.

Nous comprenons donc bien au travers de cette brève introduction l'importance de s'intéresser aux microorganismes.

II. PROBLEMATIQUE ET QUESTIONS POSEES

Au cours des deux années 2004-2005, un effort a été consenti pour analyser de manière fine les différents compartiments de la boucle microbienne. Au travers i) d'un suivi bi-mensuel des abondances de ces populations, ii) d'expérimentations ciblées pour appréhender activité et production bactériennes, iii) d'un travail comparatif avec les données existantes pour le lac du Bourget ou d'autres écosystèmes en France (Annecy, Léman, Pavin, etc) mais également ailleurs dans le monde grâce aux données de la littérature, ce rapport aura pour vocation de répondre à un certain nombre de questions :

- Quelles sont les abondances et la dynamique des communautés microbiennes (virales, bactériennes, picocyanobactériennes, flagellés et ciliés auto- et hétérotrophes) ?
- Quelle est la diversité des communautés microbiennes (bactériennes, flagellés et ciliés) ?

- Quels sont les liens trophiques entre ces différentes communautés ?
- Quelles sont les activités enzymatiques et de production de la communauté des bactéries ?
- Une ou plusieurs composantes de la boucle microbienne peut elle rendre compte de l'état trophique et servir de bio-indicateur (de changement) d'état trophique ?

III. REVUE SUR LA BOUCLE MICROBIENNE DU LAC DU BOURGET

Une des premières publications portant sur la boucle microbienne du lac du Bourget est celle de Viboud & Fontvieille (1998) qui rapporte l'évolution des effectifs et des biovolumes des populations microbiennes dans les lacs d'Annecy et du Bourget. **Les auteurs montrent que les picocyanobactéries et petits flagellés sont plus abondants dans le lac d'Annecy**, et que la diversité calculée par l'indice de Shannon est toujours plus élevée dans le lac de niveau trophique inférieur (i.e. Annecy). Si on s'intéresse uniquement au lac du Bourget, ces auteurs rapportent, pour la période de transition printanière de 1997 et pour les eaux de surface (2 m), que les concentrations moyennes en bactéries hétérotrophes et flagellés hétérotrophes sont de l'ordre de $2,1 \times 10^6$ cell.ml⁻¹ et 350 cell.ml⁻¹ respectivement, et que les concentrations des microorganismes autotrophes, picocyanobactéries et flagellés pigmentés, sont de l'ordre de $4,7 \times 10^3$ cell.ml⁻¹ et 662 cell.ml⁻¹ respectivement.

En 2001, Gayte et ses collaborateurs ont rapporté le fruit de leurs travaux portant sur la dynamique du carbone organique dissous (COD) biodégradable et/ou réfractaire pour les années 1995-1996, un paramètre fortement lié à l'activité bactérienne. Ils révélaient que la grande majorité du COD était réfractaire comme c'est souvent le cas dans les lacs de statut trophique comparable mais qu'une bonne partie de carbone était originaire d'un carbone biodisponible antérieur. **Au final, leurs résultats suggéraient que la quantité d'énergie véhiculée au travers de la boucle microbienne (surtout basée sur le COD biodégradable) par comparaison avec la quantité produite par production primaire était aussi variable à l'intérieur même du lac du Bourget qu'entre deux lacs de statut trophique différent.**

Quelques informations très intéressantes sur la boucle microbienne du lac du Bourget peuvent aussi être trouvées dans l'unique thèse ayant porté sur cette problématique (Viboud, 2003). Il est retranscrit ci-dessous des informations données par l'auteur. La biomasse des organismes planctoniques constitue une fraction de l'ordre de 30% du carbone organique "mobile" (*terme utilisé pour désigner la somme du carbone "potentiellement mobilisable [CODB : carbone organique dissous biodégradable] et déjà mobilisé sous la forme de la biomasse des organismes planctoniques*) alors qu'elle est souvent supérieure à 50% dans le lac Léman. Cette biomasse est essentiellement constituée par les bactéries hétérotrophes qui représentent une fraction comprise entre 1,9 et 10,7% du carbone

organique "mobile" et par celle du phytoplancton, deux à quatre fois plus élevée que celle des bactéries. Les valeurs maximales des biomasses bactériennes (11%) et phytoplanctoniques (80%) apparaissent en période estivale, période durant laquelle les valeurs minimales de la fraction du CODB sont observées, soit 43% et 10,3% du "carbone mobile" respectivement en 1995 et 1996. Durant la majeure partie de l'année, le carbone "mobile" se trouve donc essentiellement sous forme de CODB (en moyenne, 70%). Cette forte proportion montre que, dans ce lac, les **nutriments organiques sont en excès vis-à-vis de la biomasse bactérienne, ce qui vient à l'appui du caractère mésotrophe qui lui est attribué sur le critère de la concentration des nutriments minéraux**. La valeur médiane du CODB observée au cours de deux cycles annuels est de l'ordre de 0,7 ppm avec des valeurs minimales et maximales respectivement de 0 et de 3,3 ppm. A travers le CODB, la fraction "variable" du COD se situe donc entre 2,7% et 64%. Les effectifs bactérioplanktoniques du lac du Bourget varient entre $3,7 \times 10^5$ bact.ml⁻¹ et $4,4 \times 10^6$ bact.ml⁻¹ (valeur médiane: $1,1 \times 10^6$ bact.ml⁻¹), ce qui correspond aux ordres de grandeurs observés sur d'autres lacs mésotrophes. La production qui est lui associée est de l'ordre $562 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$, valeur médiane qui est plus élevée que celle observée dans le lac Léman. L'échelle des variations reste néanmoins similaire dans les deux lacs avec des valeurs minimale et maximale respectivement de $40 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ et $3697 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$. La production primaire est de l'ordre de $1300 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$, valeur médiane proche de celle observée dans le lac Léman, mais là encore, l'étendue des valeurs est plus élevée dans le lac du Bourget avec un minimum de $200 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ et un maximum de $5000 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$. **Le lac du Bourget est donc caractérisé par une valeur médiane élevée du rapport production bactérienne / production primaire**. Ce rapport PB/PP est de 47 % alors qu'il est de l'ordre de 9,6 % dans le lac Léman pour la même période. C'est donc du point de vue des médianes de la production bactérienne, d'une part, et de l'amplitude des variations de la production primaire, d'autre part, que se manifeste la différence de niveau trophique entre les deux lacs, les valeurs de ces descripteurs étant toutes les deux plus grandes dans le lac le plus riche en nutriments.

Une comparaison plus détaillée de la composition des communautés microbiennes a été réalisée entre le lac du Bourget et deux lacs de niveaux trophiques inférieurs (oligotrophe), le lac d'Annecy (Viboud 1997) et le lac Pavin (Viboud 1997, Viboud & Fontvieille 1998). La comparaison entre le lac du Bourget et le lac d'Annecy effectuée durant la période printanière montre que les concentrations moyennes des bactéries hétérotrophes et des flagellés non pigmentés sont chacune supérieure dans le lac du Bourget (respectivement 2×10^6 et 348 cellules.ml⁻¹). L'inverse est observé pour les picocyanobactéries, deux fois plus faibles dans le lac du Bourget ($4,7 \cdot 10^3$ cell.ml⁻¹) et pour la concentration des flagellés pigmentés légèrement plus faible avec 662 cellules.ml⁻¹ dans le Bourget contre 728 cellules.ml⁻¹ dans le lac d'Annecy. L'abondance des organismes pigmentés et leur biomasse exprimées relativement à celles de l'ensemble des microorganismes considérés, sont

plus élevées dans le lac d'Annecy (respectivement, 1,33% et 79%) que dans le lac du Bourget (respectivement, 0,2% et 52%). De façon générale, les résultats montrent que **la circulation des flux de carbone passe essentiellement par la voie hétérotrophe dans le lac du Bourget, lac qui est celui dont le niveau trophique est le plus élevé**. La comparaison des communautés microbiennes entre le lac du Bourget et le lac Pavin (oligo-mésotrophe), effectuée en période estivale, tend à confirmer ces résultats. Bien que l'abondance relative des organismes pigmentés, vis à vis de l'ensemble des organismes considérés, soit plus faible dans le lac Pavin (1,87%) que dans le lac du Bourget (4,84%), leur biomasse relative est plus élevée dans le lac Pavin (23%) que dans le lac du Bourget (5,7%). La prise en considération de la biomasse permet donc de constater que la voie hétérotrophe est plus importante dans le Bourget, contrairement à l'indication apportée par les effectifs. Dans le lac du Bourget, c'est la biomasse des ciliés et des flagellés qui domine (79%) celle de l'ensemble des autres microbes, ce qui laisse supposer **un transfert élevé des flux de carbone vers les niveaux trophiques supérieurs**. Ces résultats tendent à montrer que dans ce lac, les bactéries constitueraient plutôt un lien vers les niveaux trophiques supérieurs.

Avant les travaux de Sylvie Viboud, une autre thèse peut être citée, notamment parce que certains des résultats de l'auteur, Stéphane Stroffek, ont été cités dans le précédent rapport concernant l'étude 1995-96. Cette étude réalisée d'août 1988 à mai 1989 pour le lac du Bourget concernait les flux de sédimentation et l'impact des bactéries hétérotrophes dans le contrôle de ces flux. On pouvait y lire que la dégradation des particules par les bactéries est la plus rapide dans les 10 premiers mètres, là où elles sont en mesure de minéraliser 16% des flux de carbone organique en suspension contre seulement 7% à partir de 30 m. Les variations de production, d'abondance et de biomasse bactériennes pouvaient être très rapides (triplant en quelques jours), l'essentiel de ces variations s'opérant dans les eaux de surface. Un tableau était rapporté concernant des données du CEMAGREF obtenue en 1985 pour la production bactérienne dans les eaux de surface mais nous n'avons pas trouvé les chiffres correspondant aux années 1988-89 comme indiqué dans le rapport pour les années 1995-96. Ces valeurs de production bactérienne intégrée (exprimées $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$) étaient les suivantes :

Strate	Août 1988	Octobre 1988	Mars 1989	Mai 1989
0 – 10 m	790 (270)	870 (130)	914 (458)	321 (66)
0 – 30 m	972 (270)	1500 (170)	1500 (570)	738 (144)

C'est enfin le rapport concernant le suivi de la qualité des eaux du lac du Bourget pour les deux années 1995-1996, travail financé par le CISALB et l'Agence de l'eau RMC, qui fournit également un comparatif intéressant à l'ensemble des résultats que nous présenterons ci-après. Dans les paragraphes qui suivent n'ont été mentionnés que les résultats majeurs issus de la précédente « étude lourde », sachant qu'ils seront réutilisés par la suite dans le contexte de la comparaison entre les années 1995-96 et 2004-05, autant que faire se peut.

Dans cette étude de 1995-96, les descripteurs caractéristiques de la boucle microbienne ont été les suivants :

- biomasse bactérienne ;
- activités bactériennes ;
- production bactérienne ;
- mesure du carbone organique dissous biodégradable et/ou réfractaire.

Comme nous le verrons plus loin, il y a donc eu beaucoup plus de descripteurs lors de l'étude 2004-2005. Ci-dessous sont résumées les informations issues des rapports synthétique et détaillé de l'étude 1995-96.

Dans le rapport synthétique final (étude 95-96)

Une **forte variabilité interannuelle** dans les différents descripteurs, était mise en évidence entre 1995 et 1996, variabilité liée essentiellement aux conditions météorologiques. **Nous allons retrouver cette importante variabilité pour la période 2004-2005, justifiant que ce type d'étude soit réalisé pendant deux années consécutives complètes au minimum.** En 1995, une forte production phytoplanctonique suivant un hiver doux était enregistrée avec pour conséquence une forte proportion d'exudats d'algues se traduisant par une augmentation de la concentration en COD dans la zone euphotique ayant stimulé l'activité bactérienne. En 1996, il y avait moins d'exudats phytoplanctoniques entraînant une faible production bactérienne. Pour cette même année, il était écrit que les Rotifères semblaient avoir contrôlés la biomasse bactérioplanctonique. Notons ici qu'aucune mesure des organismes flagellés et ciliés (dont l'impact de prédation sur les bactéries peut être majoritaire) n'a été faite en 1995-96. A cela s'ajoute le fait que cette suggestion de l'action des rotifères est donnée sans valeur statistique, sans démonstration expérimentale et sans comparatif

avec la littérature. Cette conclusion est donc soumise à caution en l'état, même si cela reste tout à fait envisageable. D'après les auteurs du précédent rapport, les concentrations et productions bactériennes, les concentrations mesurées en COD, le rapport du carbone organique dissous sur le particulaire, ou encore le turnover bactérien rendaient tous compte d'un milieu mésotrophe à méso-eutrophe. Par rapport à 1989 (date antérieure de référence du suivi des paramètres biologiques), la biomasse bactérienne était donc restée relativement constante, tout comme celle du phyto- et du zooplancton et ce, par opposition aux concentrations en nutriments, qui elles avaient baissé significativement. Par contre, il était noté que la production bactérienne avait considérablement baissé entre 1989 et 1995-96. On pouvait lire aussi que les populations planctoniques (bactérioplancton, phytoplancton et zooplancton) avaient changé depuis 1990 mais leur biomasse est restée globalement identique. Aucune mesure de la diversité bactérienne n'ayant été faite par le passé sur le lac du Bourget avant 2003, l'affirmation de changement de populations bactériennes donnée par les auteurs du précédent rapport ne peut être retenue qu'en terme d'hypothèse.

L'importance de crues modérés était mise en avant et il était suggéré que « les modifications quantitatives et qualitative de la matière organique observées à l'embouchure de la Leysse puissent faire jouer à cette interface Leysse-Bourget un rôle de filtre vis-à-vis des flux de carbone ; ceci ayant certainement une influence non négligeable sur le fonctionnement globale de la boucle microbienne du lac ». Les données récoltées ou mesurées au point B ne permettront pas de statuer sur cette question. Toutefois, la diversité eubactérienne du lac du Bourget ayant été mesurée à différents endroits du lac, et notamment près de la Leysse et du Sierroz, laisseront entrevoir un début de réponse. Notons également que les débits de la Leysse et du Sierroz ont été mesurés pendant la période 2004-05 et la comparaison de l'ensemble des données pourra peut-être révéler une influence des tributaires (à l'échelle du lac).

On pouvait lire enfin que dans le contexte de réoligotrophisation du lac, l'évolution d'un type d'algues vers des algues de petite taille entraîne un recyclage de la matière organique qui devient prépondérant dans les zones superficielles. Cela se traduit par une augmentation plus importante de la matière organique liée à la diminution de la vitesse de chute, et une minéralisation plus efficace. Cela laisse donc suggérer que **la boucle microbienne ait un rôle de plus de plus en plus important dans ce lac** comme cela a déjà été noté et démontré pour le lac d'Annecy, un lac particulièrement oligotrophe (Domaizon et al. 2003). On pouvait lire également que les différents indices de « réoligotrophisation » (baisse des concentrations en nutriments, modifications du fonctionnement trophique de l'écosystème) étaient confirmés par les valeurs de certains compartiments fonctionnels se rapprochant de celles de lacs de niveau trophique méso-eutrophe (typiquement la production bactérienne ou les concentrations en COD).

Dans le rapport détaillé (étude 95-96)

Concernant le bactérioplancton, les mesures effectuées ont été :

- le dénombrement total des cellules ainsi que le dénombrement des bactéries supérieures en taille à 2 μm ;
- la mesure d'activités enzymatiques au moyen de deux méthodes (l'hydrolyse du FDA renseignant sur la dégradation de molécules complexes en molécules plus simples et assimilables par les bactéries, et la réduction du CTC renseignant sur l'activité respiratoire ou encore la proportion de cellules actives) ;
- la mesure de la production bactérienne ;
- le calcul du turnover bactérien ;
- la concentration du carbone organique dissous total, biodégradable et réfractaire.

Pour la période 1995-96, la concentration moyenne des bactéries était de $1,25 \times 10^6$ cell.ml⁻¹ pour toute la colonne d'eau et de $1,95 \times 10^6$ cell.ml⁻¹ pour la zone euphotique, concentrations caractéristiques d'un **milieu méso-eutrophe**. La proportion des cellules actives variait sur les deux années entre 4,5 et 5% du nombre total, chiffres typiquement rapportés dans la littérature pour la méthode utilisant le CTC.

La production bactérienne était de $0,59 \mu\text{gC.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en 1995 et de $0,33 \mu\text{gC.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en 1996 soit des valeurs de turn-over bactérien de 0,021 et 0,015 h⁻¹. Il était écrit que ce taux de renouvellement élevé était observé dans des lacs de niveau trophique **eutrophe**. La valeur moyenne de la production bactérienne dans la zone euphotique ($0,73 \mu\text{gC.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$) était aussi caractéristique de lacs de niveaux trophiques **méso à eutrophes**. Cette production bactérienne représentait en moyenne 21% (0 à 76%) de la production primaire dans la zone euphotique, valeur comparable à celle mesurée alors dans le Léman.

Pour le FDA, aucun commentaire n'est fait dans le rapport détaillé et seulement quelques chiffres et graphiques sont rapportés. L'activité FDA-hydrolasique variait en moyenne entre $5,05 \times 10^{-3} \mu\text{mol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et $5,77 \times 10^{-3} \mu\text{mol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ avec des valeurs maximales de $4,68 \times 10^{-2} \mu\text{mol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ à $5,16 \times 10^{-2} \mu\text{mol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$.

A propos du carbone organique dissous total, biodégradable et réfractaire, il était écrit que le lac du Bourget présentait une concentration moyenne de COD en 1995-96 de $3,61 \text{ mg.l}^{-1}$, charge organique caractéristique d'un lac de **niveau trophique méso-eutrophe**. La fraction biodégradable était estimée à 34% du COD, moyenne sur les deux années.

Enfin, le rapport détaillé rapporte sous la forme du tableau retranscrit en partie ci-dessous (**Tableau 1**) l'évolution des caractéristiques du bactérioplancton depuis 1988-89, grâce à des données antérieures obtenues par Stroffek (1989) dans le cadre de sa thèse.

Tableau 1. Comparaison de paramètres caractéristiques du bactérioplancton entre 1988-89 et 1995-96.

Paramètres	1988-89	1995-96	Evolution
Bactéries totales ($\times 10^6$) de 0 à 80 m			
Moy	1,35	1,37	+ 1%
Min	0,2	0,18	
max	3,2	5,37	
Bactéries totales ($\times 10^6$) zone euphotique			
Moy	1,96	1,96	0%
Min	0,6	0,86	
max	3,5	5,37	
Production bactérienne ($\mu\text{gC/l/j}$) de 0 à 80 m			
Moy	31,9	11,5	- 66%
Min	0	0	
max	175	233	
Production bactérienne ($\mu\text{gC/l/j}$) zone euphotique			
Moy	74,5	18,5	- 75%
Min	0	0	
max	175	233	
Turn-over bactérien (h^{-1}) de 0 à 80 m	0,049	0,018	- 63%
Turn-over bactérien (h^{-1}) zone euphotique	0,091	0,022	- 75%

On pouvait donc voir grâce au tableau ci-dessus, l'absence de différences entre 1988-89 et 1995-96 pour les concentrations moyennes de bactéries hétérotrophes mais une baisse très importante de la production bactérienne.

In fine, le précédent rapport dressait le bilan trophique et l'évolution observée pour le lac du Bourget comme suit : **le lac du Bourget pouvait être considéré comme un lac méso-eutrophe à eutrophe**. Qu'en est-il donc aujourd'hui (en 2004-2005) au regard des compartiments biologiques caractéristiques de la boucle microbienne ?

IV. SUIVI DES PARAMETRES EN 2004-2005

IV.1. Liste des paramètres, stratégie d'échantillonnage et méthodologie employée

Les paramètres étudiés, caractéristiques ou rattachés de près ou de loin à la boucle microbienne, ont été les suivant :

- *Virus (abondance) ;*
- *Bactéries (abondance) ;*
- *Bactéries (diversité eubactérienne) ;*
- *Production bactérienne ;*
- *Activité bactérienne ;*
- *Pico- et nanophytoplancton (abondance) en particulier les picocyanobactéries ;*
- *Protistes (identification et abondance des flagellés et ciliés) ;*
- *Protistes (abondance des héliozoaires) ;*
- *Petit phytoplancton 0-20 m (identification et abondance - voir chapitre phytoplancton) ;*
- *Production primaire*

La stratégie d'échantillonnage opérée pour chacune de ces variables est résumée dans le **tableau 2**.

Tableau 2. Analyses par campagne (=nombre de profondeurs), et nombres de campagnes effectués en 2004 et 2005 pour chacun des paramètres précités.

	Analyses par campagne	Nombre de campagnes en 2004	Nombre de campagnes en 2005
Virus (abondance)	7	17	17
Bactéries (abondance)	7	17	17
Production bactérienne	4	13	18
Activité bactérienne	4	8	18
Bactéries (diversité)	4	22	21
Picophytoplancton (abondance)	7	17	17
Protistes flagellés	4	16	19
Protistes ciliés + Héliozoaires	4	13	15
Phytoplancton 0-20 m	1	22	21

Les profondeurs échantillonnées ont été de 2, 6, 10, 15, 20, 30, et 50 mètres pour l'abondance des virus, bactéries et picophytoplancton. Production, diversité et activité bactériennes ont été mesurées à 2, 15, 30, et 50 mètres tout comme l'abondance des organismes flagellés et ciliés (+ Héliozoaires). Le dénombrement et l'identification des organismes phytoplanctoniques inférieurs à 20 µm ont été réalisés sur une profondeur intégrée 0-20 m (voir chapitre « phytoplancton »). Enfin, la production primaire a été mesurée à 6, 10, 15 et 20 m.

Aucune analyse de la diversité bactérienne par biologie moléculaire pris en 2004 et 2005 n'a été réalisée à ce jour. Il sera néanmoins donné quelques informations à ce sujet pour des échantillons prélevés au cours de l'année 2003 (thèse d'Ursula Dorigo).

Les abondances des virus, bactéries hétérotrophes, picocyanobactéries et petits autotrophes ont été obtenues par cytométrie en flux alors que les abondances des flagellés et des ciliés ont été déterminées par microscopie.

La production bactérienne a été estimée par mesure de la thymidine tritiée incorporée dans l'ADN bactérien. Les mesures ont été réalisées au moyen d'un compteur à scintillation.

Le protocole de mesure enzymatique utilisé dans le cadre de ce suivi a conduit à la mesure des activités extracellulaires leucine aminopeptidase. Elle inclut les ectoenzymes, enzymes sécrétées par les cellules viables auxquelles elles restent activement associées, mais aussi les enzymes libérées sous l'effet de la dégradation ou de la lyse de la cellule ou encore sous l'action du broutage des protozoaires et du phytoplancton. Les mesures ont été faites avec un fluorimètre à microplaques. La méthode a consisté à doser par fluorescence le produit issu de la réaction d'hydrolyse enzymatique après incubation de l'échantillon en présence d'un substrat fluorogène (le fluorogène greffé au substrat perd sa fluorescence).

IV.2. Résultats et interprétation

IV.2.1. Abondances et dynamiques des communautés microbiennes

Les concentrations minimales, maximales et moyennes pour chacune des communautés microbiennes (exception faite des petits autotrophes détectés par cytométrie en flux dont le chiffre est en partie donné par les flagellés pigmentés), pour les années 2004-05 sont rapportées dans le **tableau 3**.

Les seules valeurs d'abondance comparables avec les données passées présentes dans le précédent rapport sont celles des bactéries hétérotrophes. Compte tenu du fait que les concentrations trouvées par le passé l'ont été par microscopie à épifluorescence et que nos valeurs ont été obtenues par cytométrie en flux, la différence moyenne n'apparaît pas significative (quand on sait que la microscopie sous-estime par rapport à la cytométrie en flux) et l'on peut donc affirmer sans trop se tromper que **les concentrations bactériennes semblent n'avoir que très peu évoluées sur ces 15 dernières années ou alors ont légèrement augmentées. De prime abord, le paramètre d'abondance ne semble pas un indicateur d'état trophique pertinent pour la tranche d'eau 0-50 m**, en tout cas dans les gammes de variations de niveau trophique que nous considérons ici. Il est possible néanmoins que la structure en taille et donc le contenu en carbone ait changé, si bien que les biomasses, elles, auraient évolué. Il a été rapporté en effet dans le précédent rapport que la proportion des bactéries supérieures à 2 μm en taille était de l'ordre de 5%. De mars à juillet 2002, 5,5% des bactéries étaient des filamenteuses et donc avait une taille supérieure à 2 μm (Comte et al. sous presse). En 2004, nous avons comparé quelques échantillons (16 pour être exacte entre 0 et 50 m en début d'année), après filtration à travers 2 μm . Seulement 3,2% des bactéries avaient une taille supérieure à 2 μm Cette réduction de taille pourrait plaider pour un

retour à l'oligotrophie mais il est clair qu'un jeu de données significativement plus importants est nécessaire pour statuer de manière non ambiguë.

Tableau 3. Valeurs minimales, maximales et moyennes des concentrations des différents compartiments de la boucle microbienne entre 0 et 50 m obtenues en 2004-2005.

		Minimum	Maximum	Moyenne
Picocyanobactéries*				
(cell/ml)				
	2004	164	$5,2 \times 10^5$	$2,5 \times 10^4$
	2005	59	$2,7 \times 10^5$	$3,3 \times 10^4$
	2004-2005	59	$5,2 \times 10^5$	$2,9 \times 10^4$
Bactéries hétérotrophes				
(cell/ml)				
	2004	$1,0 \times 10^6$	$8,2 \times 10^6$	$2,6 \times 10^6$
	2005	$3,1 \times 10^5$	$1,1 \times 10^7$	$2,5 \times 10^6$
	2004-2005	$3,1 \times 10^5$	$1,1 \times 10^7$	$2,6 \times 10^6$
Virus				
(part/ml)				
	2004	$1,8 \times 10^7$	$1,5 \times 10^8$	$6,8 \times 10^7$
	2005	$1,0 \times 10^7$	$2,0 \times 10^8$	$6,3 \times 10^7$
	2004-2005	$1,1 \times 10^7$	$2,0 \times 10^8$	$6,5 \times 10^7$
Flagellés hétérotrophes				
(cell/ml)				
	2004	18	$2,6 \times 10^3$	644
	2005	36	$8,7 \times 10^3$	$1,2 \times 10^2$
	2004-2005	18	$8,7 \times 10^3$	$9,7 \times 10^2$
Flagellés pigmentés				
(cell/ml)				
	2004	0	$1,1 \times 10^4$	$9,9 \times 10^2$
	2005	0	$2,6 \times 10^4$	$1,9 \times 10^2$
	2004-2005	0	$2,6 \times 10^4$	$1,5 \times 10^3$
Ciliés				
(cell/ml)				
	2004	1	74	16
	2005	0	94	16
	2004-2005	0	94	16
Héliozoaires				
(cell/ml)				
	2004	0	145	4
	2005	0	90	2
	2004-2005	0	145	3

* il s'agit exclusivement du genre *Synechococcus*, avec des cellules riches en phycoérythrine

De part leur relative ubiquité, les bactéries sont partout et en grand nombre. Généralement, il a été montré que leur abondance co-varie avec la productivité, dit autrement que la biomasse (et l'abondance) est croissante le long d'un gradient trophique. Le premier écosystème de choix avec lequel on puisse comparer nos données de manière exacte car analysé de la même manière et par la

même personne est le lac d'Annecy (oligotrophe). Le **tableau 4** résume cette comparaison. **On peut constater en effet, sur la période cumulée 2004-2005, que le lac du Bourget présente des valeurs moyennes et maximales supérieures au lac d'Annecy de 18% et 111%. Il semble donc clair ici que les abondances co-varient bien avec le degré trophique et que l'on puisse s'attendre à des valeurs moindres dans les prochaines années.**

Tableau 4. Comparaison pour 2004-2005 des concentrations minimales, maximales et moyennes de bactéries hétérotrophes pour les 50 premiers mètres du lac d 'Annecy et du lac du Bourget.

Bactéries hétérotrophes (cell/ml)		Minimum	Maximum	Moyenne
Lac d'Annecy				
	2004	7,9 x 10 ⁵	5,2 x 10 ⁶	2,3 x 10 ⁶
	2005	5,3 x 10 ⁵	4,8 x 10 ⁶	2,1 x 10 ⁶
	2004-2005	7,9 x 10⁵	5,2 x 10⁶	2,2 x 10⁶
Lac du Bourget				
	2004	1,0 x 10 ⁶	8,2 x 10 ⁶	2,6 x 10 ⁶
	2005	3,1 x 10 ⁵	1,1 x 10 ⁷	2,5 x 10 ⁶
	2004-2005	3,1 x 10⁵	1,1 x 10⁷	2,6 x 10⁶

Pour ce qui concerne les picocyanobactéries, il n'existe pas de relations définitivement établies entre abondance et statut trophique, sauf peut être pour les lacs hypereutrophes. La comparaison entre les lacs d'Annecy et du Bourget (**Tableau 5**) révèlent en effet des valeurs moyennes comparables et des valeurs maximales supérieures pour le lac d'Annecy. En théorie, il est généralement attendu que ces microorganismes soient prépondérants dans les écosystèmes oligotrophes en terme de proportion relative, d'activité et de production par rapport aux autres formes phytoplanctoniques. Si l'on compare à nouveau les lacs d'Annecy et du Bourget, on observe dans ce cas d'importantes différences. Les **figures 2 et 3** montrent très bien que **les picocyanobactéries sont très largement prépondérantes au lac d'Annecy comparativement au lac du Bourget et vis-à-vis des formes nano- et microplanctoniques. Il apparaît également que les formes coloniales soient beaucoup plus typiques sur le lac d'Annecy que sur le lac du Bourget. Si les abondances ne semblent pas de prime abord un bon indicateur trophique dans notre cas, la proportion et la forme prise par ces picocyanobactéries, clairement oui.** Toutefois, cette analyse n'a été réalisée que sur quelques mois et non sur deux ans. La littérature nous dit en effet que ces agrégations (allant de 4 à 50 cellules) sont les plus abondantes pendant les mois estivaux quand la limitation par les nutriments est importante, hors nous ne disposons pas de telles données.

Tableau 5. Comparaison des concentrations moyennes ou maximales de picocyanobactéries enregistrées pour différents lacs.

Lacs oligotrophes

Baikal	max	20	$\times 10^5$
Maggiore		5 à 7	$\times 10^5$
Stechlinsee		2	$\times 10^5$
Chliko lake		0,6	$\times 10^5$
Lake Huron		0,25	$\times 10^5$
Lac d'Annecy		0,31	$\times 10^5$
Lake Michigan		0,32	$\times 10^5$

Lacs mésotrophes

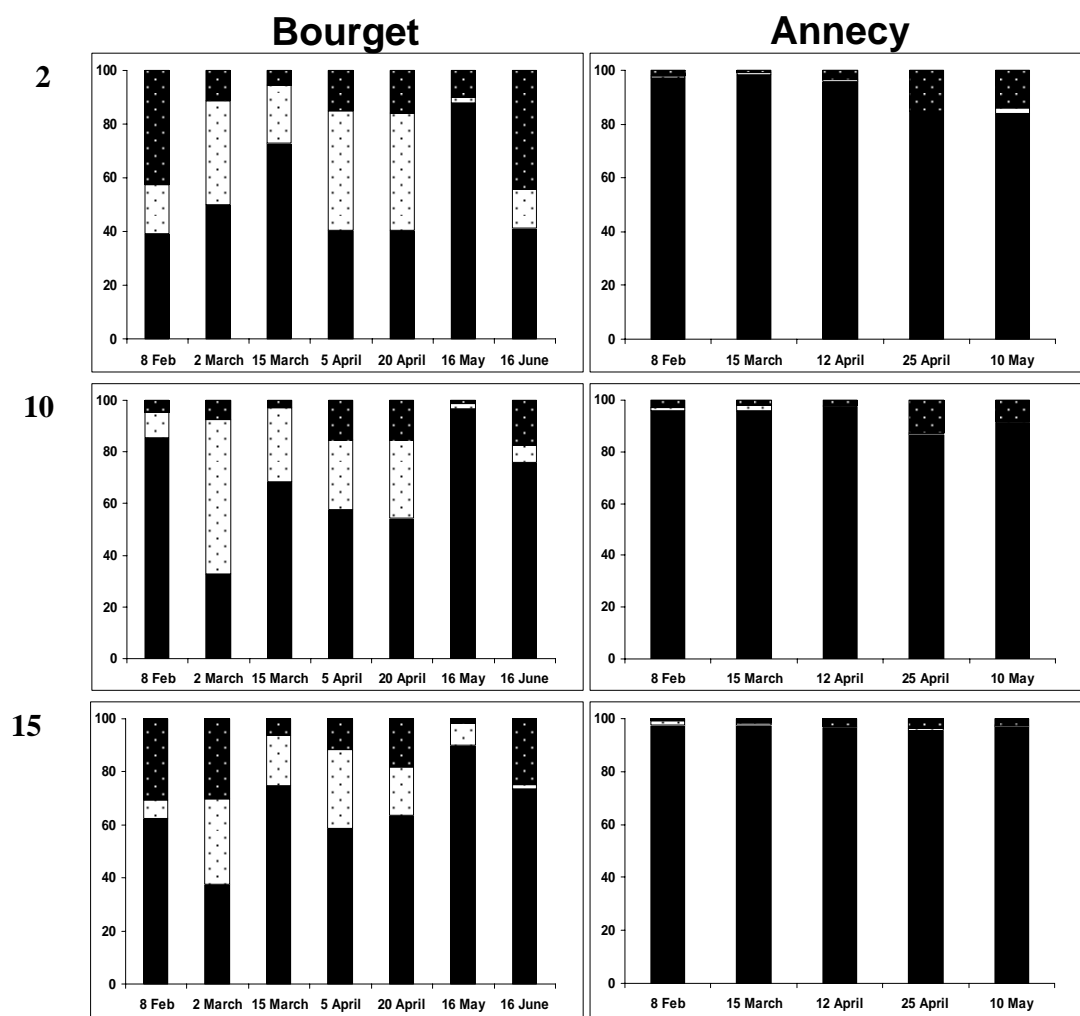
Lac du Bourget		0,29	$\times 10^5$
Lake Constance		0,95	$\times 10^5$
Lake Biwa	max	7	$\times 10^5$

Lacs eutrophes

Lake Kinneret	max	8	$\times 10^5$
Lake Aydat		5,9	$\times 10^5$

Lac hypereutrophe

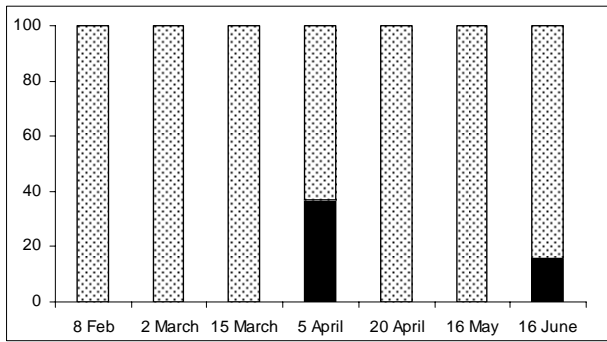
Lake Apopka		136	$\times 10^5$
-------------	--	-----	---------------



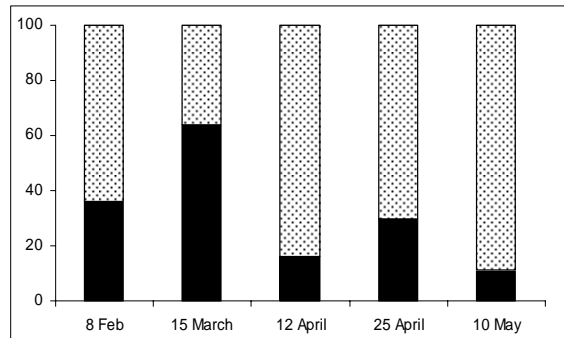
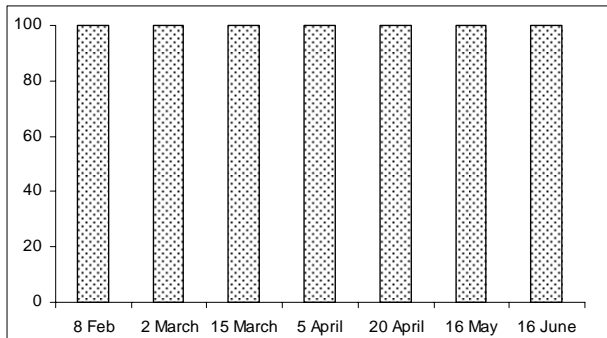
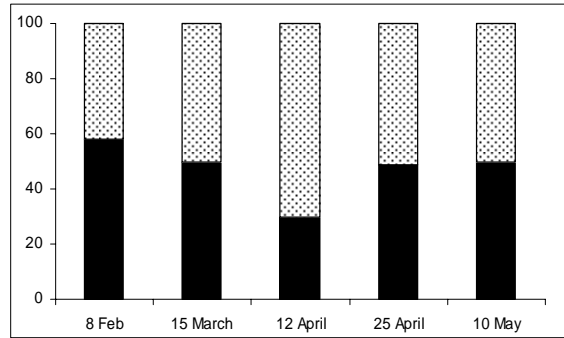
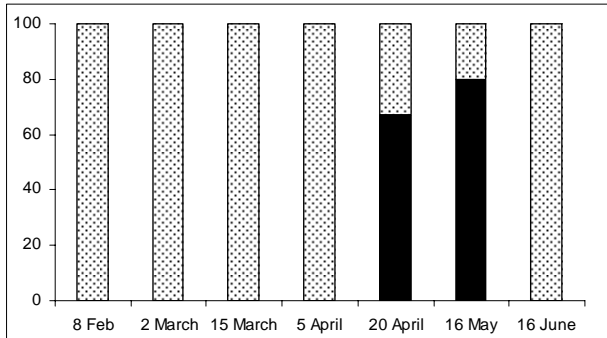
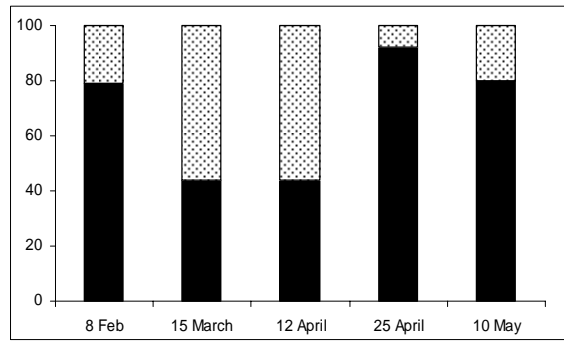
■ Picophytoplankton ▨ Nanophytoplankton ■ Microphytoplankton

Figure 2. Comparaison entre les lacs d’Annecy et du Bourget de la proportion relative des picocyanobactéries par rapport au nano- et micro-phytoplancton entre 0 et 15 m entre février et juin 2005 (Figure extraite de Cellamare & Jacquet, soumis).

Bourget



Annecy



■ single forms ■ microcolonies

Figure 3. Comparaison entre les lacs d'Annecy et du Bourget de la proportion de cellules isolées par rapport aux formes coloniales (agrégats au-delà de 5 cellules) entre 0 et 15 m de février à juin 2005. Figure extraite de Cellamare & Jacquet, soumis.

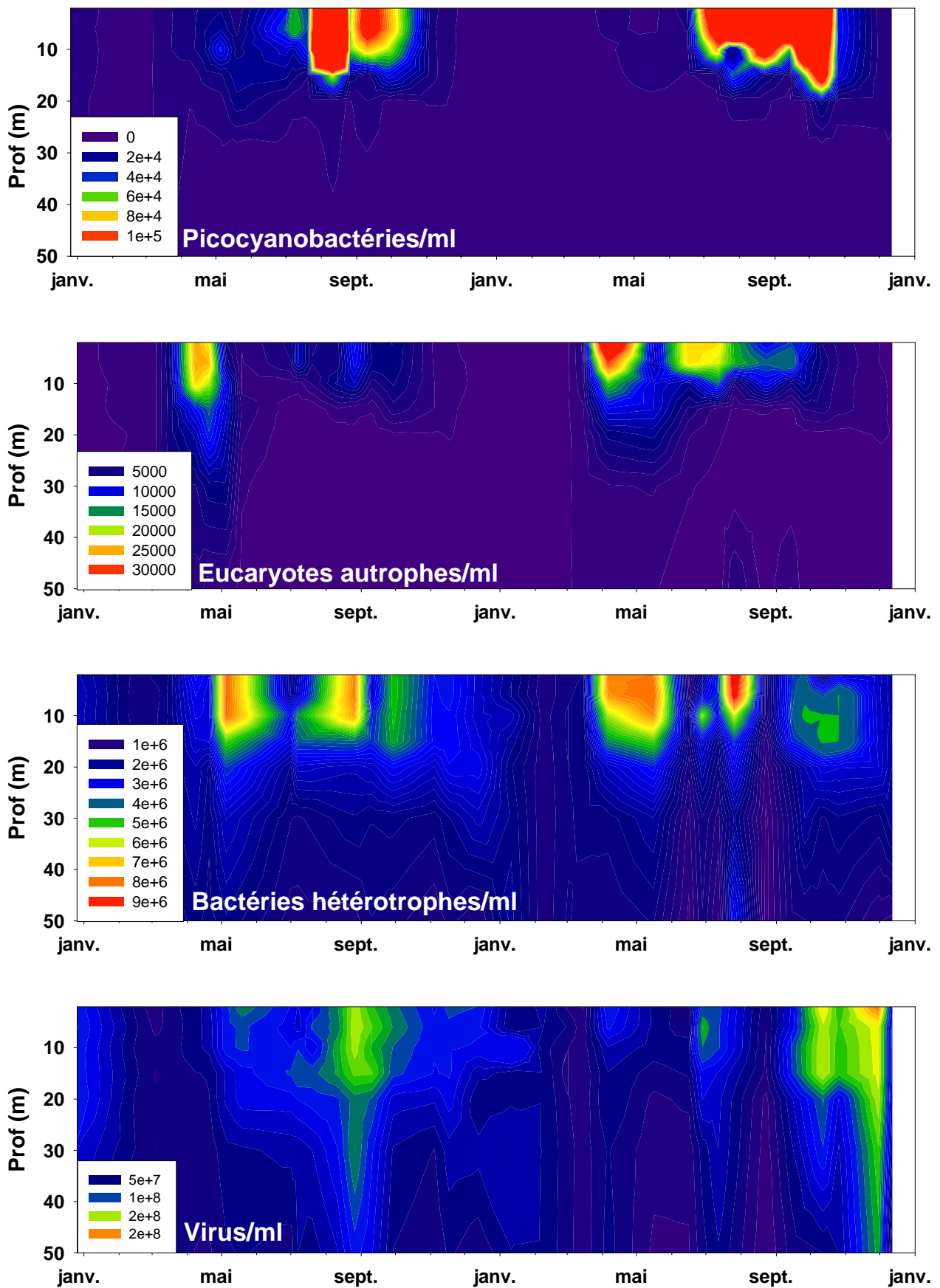


Figure 4. Evolution des concentrations de picocyanobactéries, petits autotrophes, bactéries hétérotrophes et virus entre 0 et 50 m pour les deux années 2004-2005.

Les picocyanobactéries sont majoritairement représentées dans le lac du Bourget par le genre unicellulaire *Synechococcus* riche en phycoérythrine (de couleur rose à rouge). Ce résultat est en accord avec la littérature ayant montré que cette forme pigmentaire est en effet caractéristique des lacs oligo- à mésotrophes alors que la forme pigmentaire riche en phycocyanine (de couleur verte à bleue) est typique des lacs eutrophes et riches en substances humiques. Cette distribution est directement à relier à la quantité et qualité de lumière reçue au sein de ces écosystèmes : la lumière verte prédominant dans les lacs oligo- à mésotrophes pauvre en substances humiques et la lumière rouge prédominant dans les eaux de surface des lacs eutrophes colorés. Dans les lacs d'Annecy, du Bourget ou du Léman, la proportion de *Synechococcus* « verts » est faible (<5%).

La dynamique des picocyanobactéries est généralement caractérisée par des pics d'abondance marqués au printemps et en fin d'été, début d'automne avec une séparation entre ces deux périodes caractérisées aux mois de juin-juillet par de faibles abondances. Ce n'est pas vraiment ce qui est observé pour le lac du Bourget pour lequel les picocyanobactéries présentent de fortes abondances pendant les mois d'été et début d'automne surtout en 2005. En fait, la dynamique observée n'est pas en contradiction avec la littérature qui révèle aujourd'hui que la première description (avec un pic marqué au printemps) est surtout typique des écosystèmes oligotrophes ou au contraire eutrophes à hypereutrophes alors que les lacs mono-mictiques chauds ne présentent pas de pic printanier. Une des raisons à l'absence de pic printanier pourrait être une prédation par les protistes flagellés/ciliés et/ou le zooplancton métazoaire à un moment où la concentration en microalgues est réduite. Les comptages de tous les prédateurs potentiels au lac du Bourget vont dans ce sens (voir plus loin). Il est également possible que l'absence ou le déclin du pic printanier soit plus à mettre en relation avec une déstabilisation à court terme de la colonne d'eau couplée à la limitation par les nutriments et la compétition avec le phytoplancton. Comme on peut le voir dans le panneau décrivant la dynamique des picocyanobactéries (**Figure 4**), l'essentiel de la biomasse est concentrée entre 0 et 15 m de profondeur avec une « descente » à 20 m à l'automne 2005. Les valeurs maximales ont été enregistrées en 2004 à 2 et 6 m ($1,3 \times 10^5$ cell.ml⁻¹) début septembre et pour 2005 fin juillet à 2 et 6 m ($2,7 \times 10^5$ cell.ml⁻¹), fin août jusqu'à 10 m ($1,5 \times 10^5$ cell.ml⁻¹), mi-septembre à 2 et 6 m ($2,3 \times 10^5$ cell.ml⁻¹), fin septembre jusqu'à 10 m (2×10^5 cell.ml⁻¹) et mi-octobre jusqu'à 15 m ($1,5 \times 10^5$). Lumière et température sont logiquement des facteurs expliquant cette distribution bien qu'il soit difficile de déterminer la part de l'une et de l'autre et de les isoler des autres processus, notamment biotiques (la prédation typiquement). En effet, il a été montré dans le lac italien Maggiore (oligotrophe), pendant la période estivale, que les flagellés et les ciliés sont inversement reliés à l'abondance des picocyanobactéries suggérant un impact de prédation plus fort que les facteurs physiques comme c'est le cas d'autres lacs alpins oligo-mésotrophes ou des réservoirs mésotrophes. Dans la strate 0-15m du lac du Bourget, une analyse statistique simple de

corrélation permet de révéler un lien négatif significatif entre la teneur en PO₄ ou du NO₃ avec l'abondance des picocyanobactéries (respectivement $r=-0,32$ et $r=-0,63$; $n=96$, $p<0,05$). Les picocyanobactéries se développent clairement dans des périodes et zones de déplétion en éléments nutritifs. **Il semble donc que les variations dans la disponibilité de ces nutriments**, qui ont des répercussions sur les phénomènes de compétition avec d'autres « algues », **soient particulièrement importantes dans le cas du Bourget pour expliquer le développement des picocyanobactéries**. Le lien avec les prédateurs apparaît principalement avec les ciliés (oligotriches notamment) dont l'abondance est positivement corrélée à celle des picocyanobactéries (strate 0-15m : $r=0,56$ et $r=0,77$ respectivement pour les ciliés totaux et les ciliés oligotriches , $n=41$, $p<0,05$). **Les prédateurs ciliés semblent bénéficier de la ressource fournie par ce compartiment picoplanctonique autotrophe, toutefois sans qu'un impact régulateur fort de la prédation ne soit visualisé.**

Les eucaryotes photosynthétiques tels que la cytométrie en flux les a révélés (**Figure 4**) présentaient également une dynamique différente en 2004 et en 2005 avec un pic marqué en avril 2004 entre 0 et 15 m ($2,5 \times 10^4$ cell.ml⁻¹) alors qu'une distribution bi-modale était enregistrée en 2005. Cette dernière était caractérisée également par un pic d'abondance en avril ($4,6 \times 10^4$ cell.ml⁻¹) mais plus élevé et moins profond suivi par un second pic pendant la période estivale ($2,2 \times 10^4$ cell.ml⁻¹) également cantonné entre 0 et 6 m. Entre ces deux pics, il y avait une phase des eaux claires marquée (ce qui était moins le cas en 2004), confirmée par les autres données (transparence, phytoplancton, zooplancton). Parmi les espèces de petite taille détectées par cytométrie en flux, il y avait fort probablement les Chlorophycées *Chlorella* ou *Choricystis*, ces dernières ayant en effet pu être facilement et souvent isolées. Les données de comptage phytoplanctonique par méthode classique ont d'ailleurs corroboré ce fait révélant la dominance de ces formes parmi les Chlorophycées. D'autres formes nanoplanctoniques ont été détectées par comptage classique (*Cyclotella*, *Rhodomonas*, *Cryptomonas*) mais ne représentant qu'un faible pourcentage en biomasse de l'ensemble du phytoplancton (10%).

Une dynamique forte et variée a été enregistrée (**Figure 4**) pour les bactéries hétérotrophes avec des développements marqués, toujours dans les 15 premiers mètres (là où il y a la production phytoplanctonique). Le premier pic, en 2004, était enregistré juste après celui des eucaryotes, au mois de mai avec des concentrations maximales de $8,2 \times 10^6$ cell.ml⁻¹ à 2, 6 et 10 m. Suivant ce pic, il y avait une forte diminution des abondances bactériennes et le second pic marqué était enregistré en fin d'été avec environ $7,8 \times 10^6$ cell.ml⁻¹ aux mêmes profondeurs que précédemment. En 2005, le même type de dynamique était observé avec toutefois une avance dans le premier pic

comparativement à 2004, enregistré dès le début avril avec des concentrations maximales de $7,7 \times 10^6$ cell.ml⁻¹ à 2 et 6 m. Ces fortes concentrations, allant jusqu'à $8,3 \times 10^6$ cell.ml⁻¹ perduraient en surface jusque la mi-juin. Les plus fortes abondances étaient observées à la fin du mois de juillet à 2 et 6 m avec 10×10^6 cell.ml⁻¹. A la mi-octobre, un pic était de nouveau enregistré avec $4,7 \times 10^6$ cell.ml⁻¹ localisé plus en profondeur, vers 10-15 m. Des relations de corrélations positives s'établissent entre l'abondance bactérienne et l'abondance phytoplanctonique, à la fois si l'on considère l'ensemble des profondeurs, ou seulement les strates supérieures (0-20m), et ce, principalement avec les groupes des Diatomées, et des Dinophycées. Ces corrélations marquent le rôle prépondérant joué par les exudats phytoplanctoniques fournissant les ressources en matière organique aux bactéries. A l'inverse, le lien entre abondance bactérienne et teneurs en éléments nutritifs est une relation négative significative ($r=-0,45$, $r=-0,35$, respectivement entre [bactéries] et teneurs en PO₄ ou teneurs en NO₃ ; $n=107$, $p<0.05$). La confrontation des résultats de la dynamique des bactéries à celle des autres paramètres (biologiques, physico-chimiques) suggèrent que la production phytoplanctonique est un moteur essentiel dans le développement des bactéries hétérotrophes. Le fait que les périodes de très faibles teneurs en PO₄ et NO₃ dosées dans l'eau correspondent aux maxima d'abondance du picoplancton autotrophe et hétérotrophe met en évidence la **rapide utilisation des éléments nutritifs disponibles et le recyclage efficace réalisé par les communautés microbiennes dans les strates supérieures.**

Les virus constituaient la communauté marquée par le moins de variation en apparence (**Figure 4**). Chaque année, 2004 et 2005, était caractérisé par deux à trois pics d'abondance localisé proche de la surface (au printemps) ou s'étalant plus en profondeur (en été et en automne). En 2004, on observait donc un léger pic à la mi-mai entre 2 et 10 m (10^8 part.ml⁻¹) mais c'était surtout de juillet à octobre que les plus fortes abondances étaient enregistrées avec $1,5 \times 10^8$ part.ml⁻¹. En 2005, quelques fortes abondances étaient enregistrées en surface début avril (9×10^7 part.ml⁻¹), puis fin juin ($1,2 \times 10^8$ part.ml⁻¹) mais c'est surtout en octobre et en novembre que les maxima étaient observés (2×10^8 part.ml⁻¹) sur une plus grande profondeur. Cette dynamique était surtout expliquée par le groupe V1, majoritaire et assimilé aux bactériophages (voir plus bas).

L'abondance des flagellés hétérotrophes (**Figure 5**), dans les strates 0-50m du Bourget, était en moyenne pour la période 2004-05 de $9,7 \times 10^2$ cell.ml⁻¹. Les valeurs décroissaient avec la profondeur, passant de 16×10^2 cell.ml⁻¹ (valeur moyenne à 2 m) à 4×10^2 cell.ml⁻¹ (valeur moyenne à 50 m). Les variations saisonnières étaient marquées par une augmentation d'abondance printanière (avril à juin selon la profondeur considérée) et un pic en fin d'été (août-septembre), deux périodes aux cours desquelles ces organismes sont susceptibles d'exercer une plus forte régulation sur le

bacterioplancton. Si ces variations saisonnières étaient observables au cours des 2 années dans les zones épi- et méta- limniques, des oscillations d'abondance significativement plus marquées ont été enregistrées au cours de l'année 2005. La valeur maximale était mesurée en août 2005 à 2m avec $87 \times 10^2 \text{ cell.ml}^{-1}$, au moment où plus de 80% des flagellés hétérotrophes étaient représentés par des taxons de taille $< 5 \mu\text{m}$ uni- ou bi- flagellés dont la position systématique est parfois incertaine (voir plus bas).

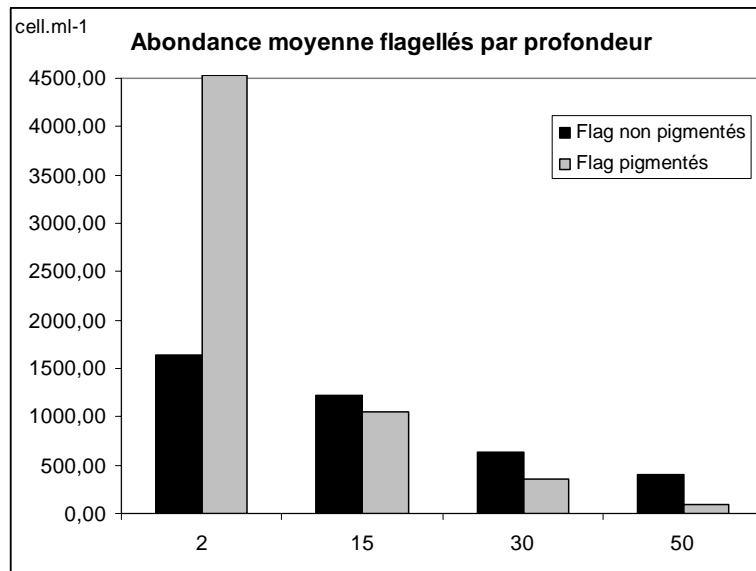


Figure 5. Evolution des concentrations de flagellés, par strate, pour les deux années 2004-2005.

Les flagellés pigmentés, parmi lesquels certains organismes potentiellement mixotrophes sont recensés, présentaient en moyenne une abondance 6 fois plus élevée que celle des flagellés non pigmentés dans l'épilimnion (moyenne 2004-05: $15 \times 10^2 \text{ cell.ml}^{-1}$). Logiquement, en raison de la diminution de la quantité d'énergie lumineuse disponible, la proportion de flagellés pigmentés diminuait avec la profondeur. Les 2 grands groupes étaient en effectifs comparables au niveau du métalimnion, tandis que les hétérotrophes dominaient à 50 m de profondeur, avec en moyenne une abondance 3,5 fois plus élevée que celle des flagellés pigmentés. Les taxons pigmentés présents à cette profondeur étaient majoritairement représentés par des organismes potentiellement mixotrophes (notamment des cryptophytes) connus pour avoir la capacité à développer des activités d'osmotrophie et même de phagotrophie. Les valeurs les plus élevées d'abondance à 50 m pour ces flagellés pigmentés étaient enregistrées au cours du mois de juillet alors que les ressources en phosphore étaient faibles dans les couches supérieures (**Figure 6**). La capacité de mixotrophie est généralement considérée comme une adaptation permettant aux organismes de se développer dans des milieux pauvres en ressources (éléments nutritifs, lumière ...). Des travaux récents suggèrent que la proportion de mixotrophes et hétérotrophes parmi les ciliés notamment pourraient changer en fonction du statut trophique du système lacustre (augmentation de l'abondance relative des mixotrophes dans les systèmes de statut oligotrophe). L'évolution de la part prise par les espèces

microbiennes potentiellement mixotrophes dans les strates 0-50m sera un point intéressant à suivre sur le lac du Bourget au cours des prochaines années, surtout lorsque l'on sait que cette proportion est importante au lac d'Annecy.

Les ciliés présentaient des abondances décroissant avec l'augmentation de la profondeur, passant de 36 cell.ml⁻¹ en moyenne à 2 m à 6,5 en moyenne à 50 m. Les pics de développement étaient observés en été (juillet-août) en zone épilimnique pour les 2 années d'étude (**Figure 6**). On notait également un développement printanier marqué en 2004. Lors d'une étude printano-estivale précédemment réalisée en 2002 sur le lac du Bourget (échantillonnage aux points centraux des 2 bassins points B et A), le développement des ciliés avait déjà été rapporté comme étant fortement corrélé à la disponibilité des ressources (picophytoplancton, bactéries) expliquant les pics printaniers et estivaux observés (Comte et al. in press). La dynamique des protistes ciliés est donc cohérente par rapport au développement de leurs ressources alimentaires (bactéries hétérotrophes, flagellés hétérotrophes, picoalgues, picocyanobactéries) semblant indiquer une régulation liée à l'accroissement des ressources. On pouvait noter que la dynamique des ciliés au lac du Bourget différait sensiblement de celle observée au cours de la même année et aux mêmes profondeurs dans le lac Léman. Par exemple, en 2004, le pic printanier d'abondance des ciliés observés sur le lac Léman était largement plus marqué que celui enregistré sur le lac du Bourget ; à l'inverse c'est le pic printanier des flagellés hétérotrophes qui était nettement plus important sur le Bourget.

Un groupe souvent peu cité car associé aux ciliés est celui des héliozoaires, qui sont des protistes généralement hétérotrophes, bien que certains aient la capacité de retenir des chloroplastes fonctionnels issus d'algues qu'ils ont ingérés. Ils deviennent ainsi mixotrophes. Les phases de mixotrophie chez les héliozoaires sont toutefois transitoires et non obligatoires. Les héliozoaires sont des cellules sphériques (de 10 à 500 µm de diamètre selon les genres), nues ou recouvertes d'éléments squelettiques siliceux ou chitineux, est entourées de fins rayons cytoplasmiques appelés axopodes (prolongements cytoplasmiques à disposition rayonnante). Les héliozoaires sont prédateurs et se nourrissent d'autres organismes unicellulaires (bactéries, mais surtout picocyanobactéries et algues). Les proies qui s'aventurent entre les axopodes sont immédiatement capturées grâce à des substances collantes éjectées à leur contact. Les axopodes sont excitable et se contractent au moindre choc. Au cours de ce mouvement, les axes microtubulaires se désassemblent instantanément, tandis que l'axopode se rétracte complètement dans le corps cellulaire. La repousse est plus lente que la contraction. L'abondance des héliozoaires variait de 0 à 145 cell.ml⁻¹ au cours des 2 années d'étude (**Figure 6**). La valeur maximale d'abondance, particulièrement élevée, était atteinte l'été 2004 dans l'épilimnion. Le développement de ces organismes se fait donc de manière

assez ponctuelle. Ils étaient quasi uniquement présents en août avec des abondances élevées puis en septembre avec des densités cellulaires qui s'amointrissent.

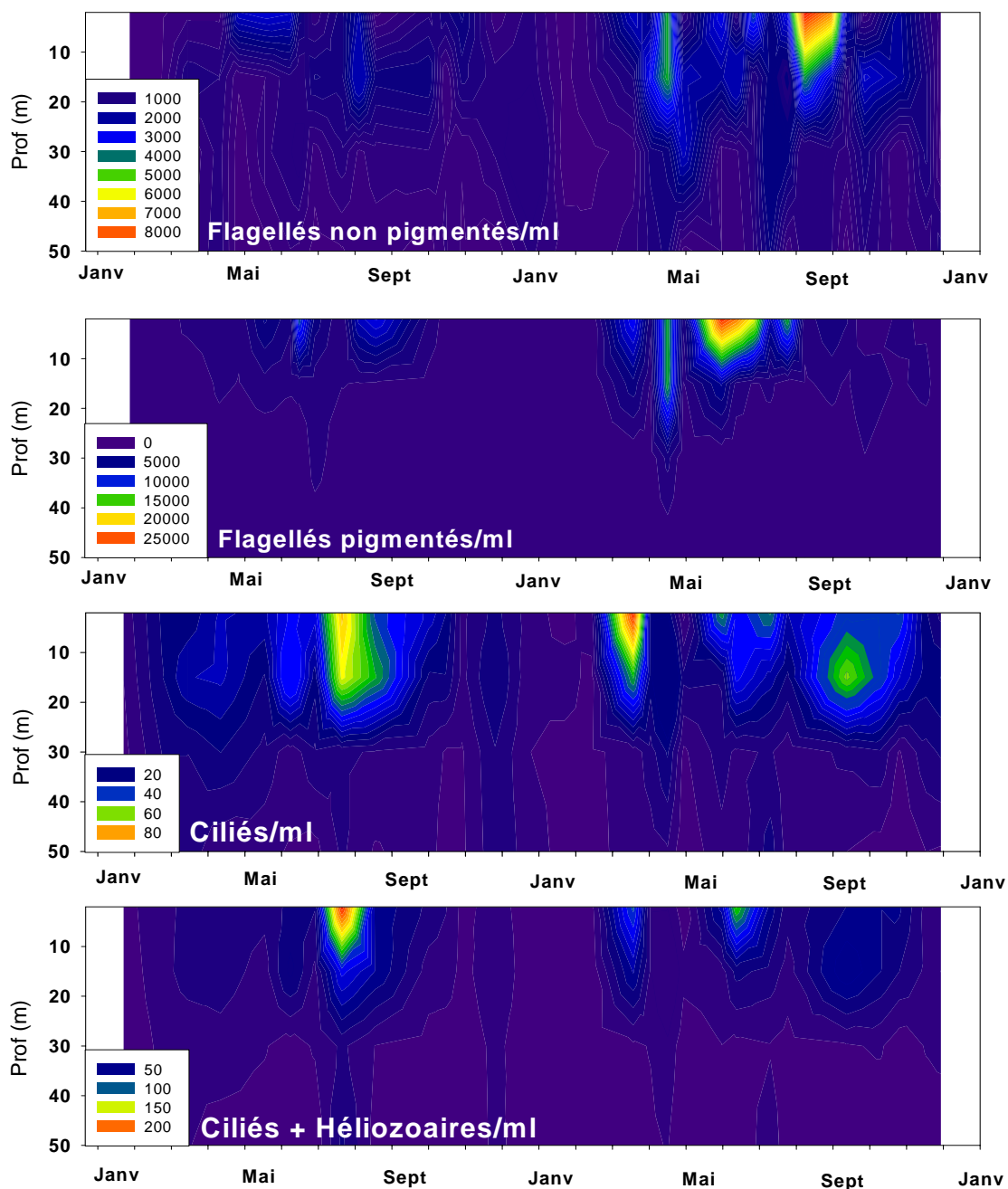


Figure 6. Evolution des concentrations de flagellés hétérotrophes ou pigmentés, ciliés, ciliés + héliozoaires entre 0 et 50 m pour les deux années 2004-2005.

Min	Max	Lac	Statut trophique	Références
0.5	1.5	Mirror	oligotrophe	Cole <i>et al.</i> 1989
0.2	1.5	Annecy	oligotrophe	CARTEL, 2001
0.7	5.0	Huron & Michigan	oligotrophe	Carrick & Fahnenstiel 1989
0.01	5.2	Pavin (France)	oligo-mésotrophe	Carrias 1996
0.8	5.6	26 Canadian lakes	oligo-mésotrophe	Tzaras & Pick 1994
0.2	5.5	4 lakes in Ontario	oligo-mésotrophe	Pick & Hamilton 1994
0.04	1.4	Sep réservoir	oligo-mésotrophe	Thouvenot, 1999
0.1	5.0	Biwa	mésotrophe	Nagata 1988
0.1	1.4	Rimov reservoir	mésotrophe	Simek & Straskrabova 1992
0.4	6.0	Constance	mésotrophe	Weisse 1991
0.3	7.8			CARTEL, 2002
0.1	8.6	Bourget	mésotrophe	CARTEL, 2004-2005
0.2	15.2			CARTEL 2000
0	5.2	Léman	mésotrophe	CARTEL 2004
2.0	4.0	Oglethorpe	eutrophe	Sanders <i>et al.</i> 1989
1.0	40.0	Vechten	eutrophe	Bloem & Bär-Gilissen 1989
50.0	180.0	Priest Pot	eutrophe	Berminger <i>et al.</i> 1991
240.0	400.0	Soda Lakes	hyper-eutrophe	Berminger <i>et al.</i> 1991

Tableau 6. Abondance des flagellés hétérotrophes ($\times 10^3$ cells.ml⁻¹) dans des lacs de niveau trophique varié.

Min	Max	Lac	Statut trophique	Références
0.2	2.6	Taupo	oligotrophe	James <i>et al.</i> 1995
4.8	7.9	Ontario	oligotrophe	Taylor & Heynen 1987
2.0	14.0	Huron & Michigan		Carrick & Fahnenstiel 89
9.9	60	Annecy	oligotrophe	CARTEL 2001
1.3	38	Pavin (France)	oligo-mésotrophe	Amblard <i>et al.</i> 1993
0.2	24	Pavin (France)	oligo-mésotrophe	Carrias 1996
3.3	22	Canadian lakes	oligo-mésotrophe	Pace 1986
-	56	Neusieder See	mésotrophe	Schönberger 1994
0.0	66	Rimov reservoir	mésotrophe	Simek & Straskrabova 1992
0.7	45	Constance	mésotrophe	Schweizer 1994
0.1	120	Constance	mésotrophe	Müller 1989
1.6 0.4 0.9	90 94 218 (<i>ciliés+</i> <i>Héliozoaires</i>)	Bourget	mésotrophe	CARTEL 2002 CARTEL 2004-2005 CARTEL 2004-2005
3	45	Léman	mésotrophe	CARTEL 2004
-	203	Ruster Poschen	mésotrophe	Schönberger 1994
0.1	189	Oglethorpe	mésotrophe	Pace 1983
2.0	4	Ruster Poschen	eutrophe	Sanders <i>et al.</i> 1989
3.0	10	Okaro	eutrophe	James et al 1995
0.1	52	Aydat	eutrophe	Sime Ngando 1991
30	230	Vechten	eutrophe	Bloem & Bär-Gilissen 1989

Tableau 7. Abondance des ciliés (cells.ml⁻¹) dans des lacs de niveau trophique varié.

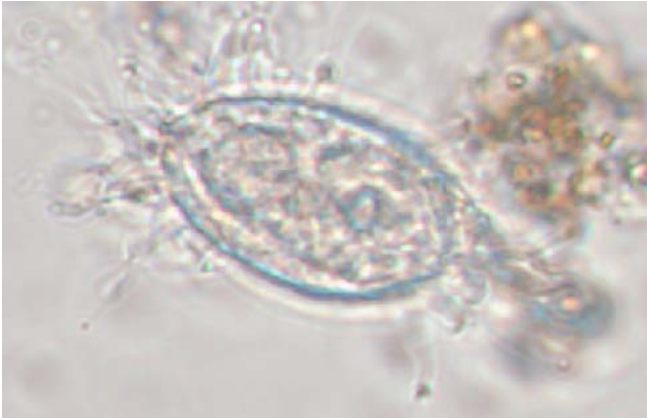
Ciliés Prostomates *Urotricha*



Ciliés Prostomates - Coleps



Ciliés - Scuticocilés



Ciliés - Scuticocilés



Ciliés Oligotriches – *Strombidium halteria*



Ciliés Haptorides – *Mesodinium*



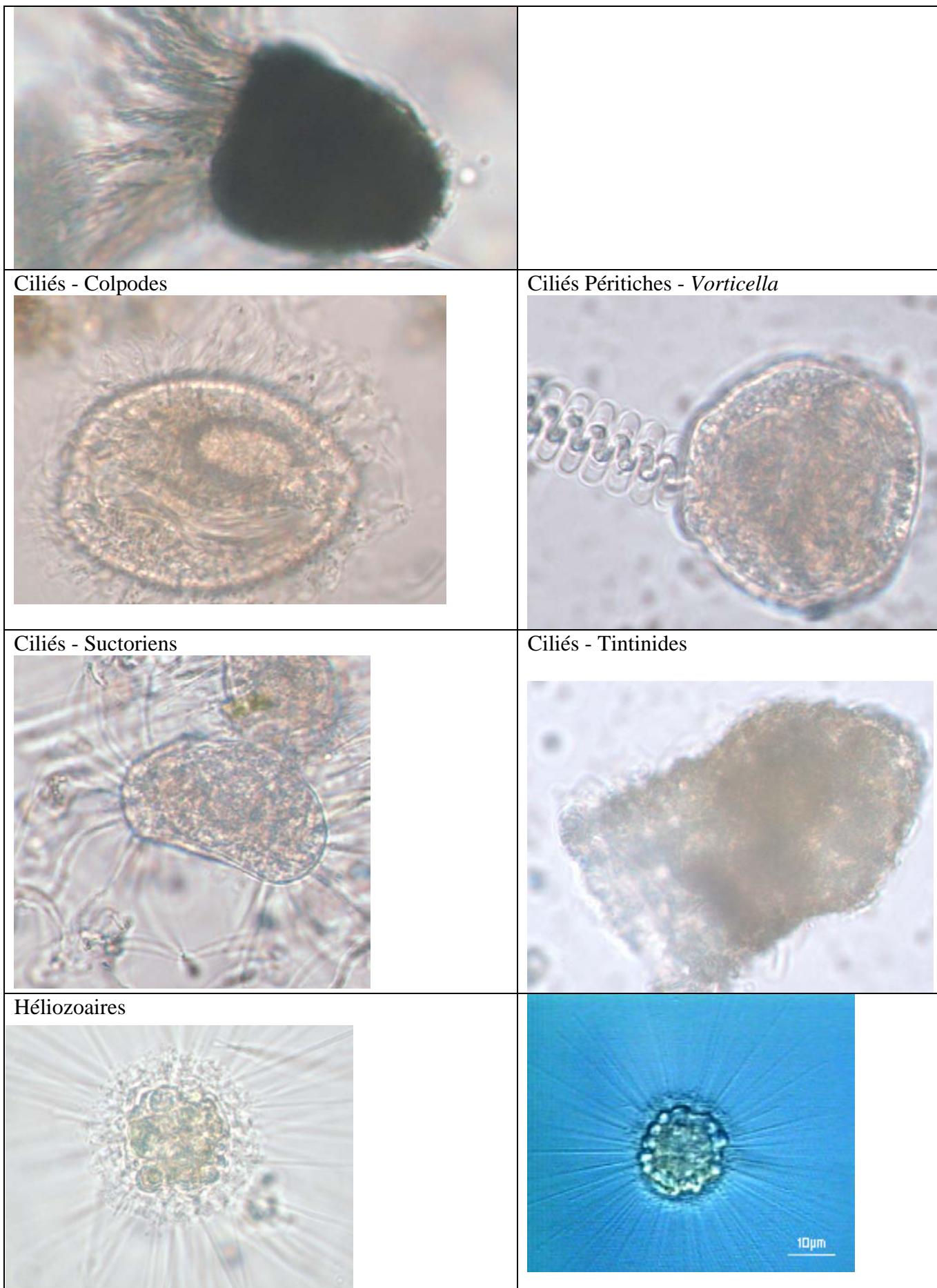


Figure 7. Photographies des protistes caractéristiques du lac du Bourget.

IV.2.2. Diversité des microorganismes

IV.2.2.1. Diversité virale

La diversité génétique des virus lacustres n'a encore jamais été étudiée en France à l'exception d'une étude portant sur un groupe particulier de virus, spécifiques des cyanobactéries du lac du Bourget (Dorigo et al. 2004). L'approche par séquençage et utilisation de la *Denaturing Gradient Gel Electrophoresis* (DGGE) sur un gène (*g20*) codant pour une protéine de la capsid virale a permis de montrer pour la première fois, que la communauté des cyanophages était très diversifiée dans le lac du Bourget. Cette diversité était du même ordre que celle observée pour cette même communauté à partir de prélèvements réalisés dans différentes mers du globe. Les 66 séquences obtenues se regroupaient après analyse phylogénétique, en 6 clusters distincts. Certains de ces clusters montraient une proximité plus forte avec des séquences obtenues en milieu marin qu'avec les autres clusters d'eau douce. Une saisonnalité évidente était observée par séquençage et utilisation de la DGGE dans l'abondance relative de ces différents clusters et dans l'abondance absolue de cette communauté. L'analyse comparée de ces variations et de celle de leurs hôtes potentiels (picocyanobactéries et cyanobactéries filamenteuses) suggéraient que ces virus sont essentiellement des parasites de picocyanobactéries (probablement du genre dominant *Synechococcus* spp.). **Aucun lien évident ne semblait en revanche exister entre la dynamique de *Planktothrix rubescens* et la dynamique de cette communauté virale. Ce résultat, ajouté à d'autres (l'étude de la dynamique des communautés virales et de *P. rubescens*, les essais d'isolement sans résultat) laisse penser qu'un contrôle efficace des proliférations de *P. rubescens* par le parasitisme viral est peu probable**

Dans le cas de l'étude 2004-2005, la diversité génétique des virus n'a donc pas été étudiée mais la cytométrie en flux a tout de même permis de révéler l'existence de 2 à 4 groupes de virus, discriminables sur des critères de fluorescence et de taille (**Figure 8**). Les abondances minimales, maximales et moyennes pour ces différents groupes sont données dans le **tableau 8**.

Comme on peut le constater, le groupe V1 constitue l'essentiel de la communauté virale totale et on l'assimile aux bactériophages. L'identité des groupes V2 et V3 est plus délicate et l'hypothèse que nous émettons est que ces derniers soient plutôt spécifiques d'autres bactéries auto- et hétérotrophes. Enfin le groupe V4 serait spécifique des microalgues (Duhamel et al. 2006). Un travail est en cours pour tenter d'identifier ces différentes populations virales (thèse de Sébastien Personnic en cours).

Tableau 8. Valeurs minimales, maximales et moyennes des concentrations des différents groupes viraux détectés par cytométrie en flux entre 0 et 50 m obtenues en 2004-2005.

	Minimum	Maximum	Moyenne
Virus			
(part/ml)			
2004	1,7 x 10 ⁷	1,5 x 10 ⁸	6,8 x 10 ⁷
2005	1,1 x 10 ⁷	2,0 x 10 ⁸	6,3 x 10 ⁸
2004-2005	1,1 x 10⁷	2,0 x 10⁸	6,5 x 10⁷
V1			
(part/ml)			
2004	1,7 x 10 ⁷	1,4 x 10 ⁸	6,3 x 10 ⁷
2005	1,0 x 10 ⁷	1,9 x 10 ⁸	5,9 x 10 ⁷
2004-2005	1,0 x 10⁷	1,9 x 10⁸	6,1 x 10⁷
V2			
(part/ml)			
2004	5,7 x 10 ⁵	1,1 x 10 ⁷	3,7 x 10 ⁶
2005	2,9 x 10 ⁵	1,1 x 10 ⁷	3,3 x 10 ⁶
2004-2005	2,9 x 10⁵	1,1 x 10⁷	3,5 x 10⁶
V3			
(part/ml)			
2004	3,8 x 10 ⁴	1,3 x 10 ⁶	4,3 x 10 ⁵
2005	3,8 x 10 ⁴	2,0 x 10 ⁶	4,4 x 10 ⁵
2004-2005	3,8 x 10⁴	2,0 x 10⁶	4,3 x 10⁵
V4			
(part/ml)			
2004	7,6 x 10 ⁴	2,0 x 10 ⁶	5,0 x 10 ⁵
2005	6,1 x 10 ⁴	1,9 x 10 ⁶	4,4 x 10 ⁵
2004-2005	6,1 x 10⁴	2,0 x 10⁶	4,7 x 10⁵

Comme cela a déjà été spécifié plus haut, on observait, pour le groupe V1, un léger pic à la mi-mai entre 2 et 10 m (10⁸ part.ml⁻¹) (**Figure 9**) mais c'était surtout de juillet à octobre que le plus fortes abondances étaient enregistrées avec 1,35x10⁸ part.ml⁻¹. En 2005, quelques fortes abondances étaient enregistrées en surface début avril (8,3x10⁷ part.ml⁻¹), puis fin juin (1,1x10⁸ part.ml⁻¹) mais c'est surtout en octobre et en novembre que les maxima étaient observés (1,9x10⁸ part.ml⁻¹) sur une plus grande profondeur. Seul le groupe V1 présentait de fortes concentrations en dessous des 20 m comparativement aux autres groupes.

Le groupe V2 présentait de fortes concentrations à la fin de l'été (**Figure 9**) et pendant tout l'automne en 2004 avec des valeurs excédant 10⁷ part.ml⁻¹ le 11 août à 2 m et le 28 septembre à 6 m. Les concentrations étaient comparativement beaucoup plus faibles pendant la période hivernale de janvier à mai, aussi bien en 2004 qu'en 2005, descendant à 6x10⁵ part.ml⁻¹. Les concentrations augmentaient à partir du mois d'avril pour atteindre des valeurs maximales de 8,9x10⁶ part.ml⁻¹ à 6 m le 28 juin, de 8x10⁶ part.ml⁻¹ à 2 m le 14 septembre, de 1,1x10⁷ part.ml⁻¹ à 6 et 10 m le 25 octobre.

Le groupe V3 présentait une dynamique très similaire au groupe précédent (**Figure 9**), les concentrations maximales atteignant $1,1 \times 10^6$ part.ml⁻¹.

Enfin, le groupe V4 était caractérisé par une dynamique plus hétérogène avec un étalement plus marqué tout le long de l'année de ses concentrations maximales (**Figure 9**). Une différence notable avec les autres groupes était l'observation de fortes concentrations dès la fin avril entre 2 et 10 m et apparaissant de manière rapide, suite au premier bloom phytoplanctonique. Les concentrations maximales enregistrées étaient alors de $2,0 \times 10^6$ part.ml⁻¹. Tout comme V3 et par opposition à V1 et V2, l'année 2005 était caractérisée par une forte chute de la concentration de ces particules au mois de septembre. V4 était absent pendant toute la période hivernale.

A la question de savoir si cette diversité pourrait être un indicateur d'état trophique, il n'est pas possible de répondre à ce jour tant la littérature sur ce point est clairsemée. Nous avons toutefois remarqué que le lac d'Annecy présente des valeurs moyennes et maximales toujours inférieures à celles du lac du Bourget pour chacun des groupes précédemment cités.

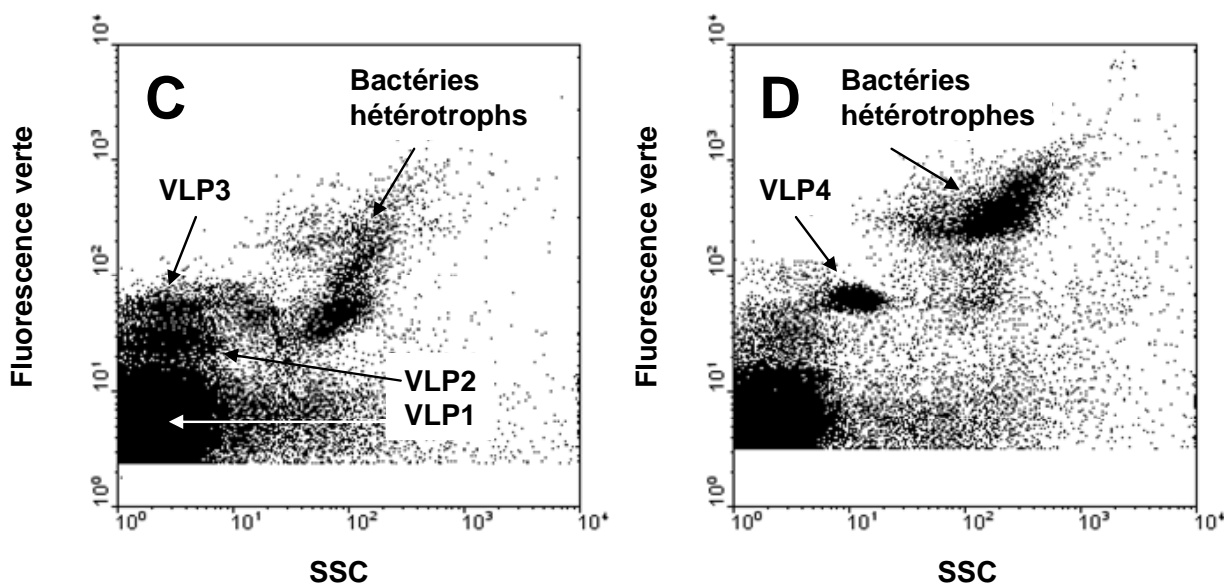


Figure 8. Exemple de signature cytométrique permettant d'observer les différents groupes viraux et les bactéries hétérotrophes. SSC est un paramètre relatif à la taille et à l'indice de réfraction des cellules ou particules alors que la fluorescence verte est un témoin du marquage de l'ADN par le fluorochrome SYBR Green I.

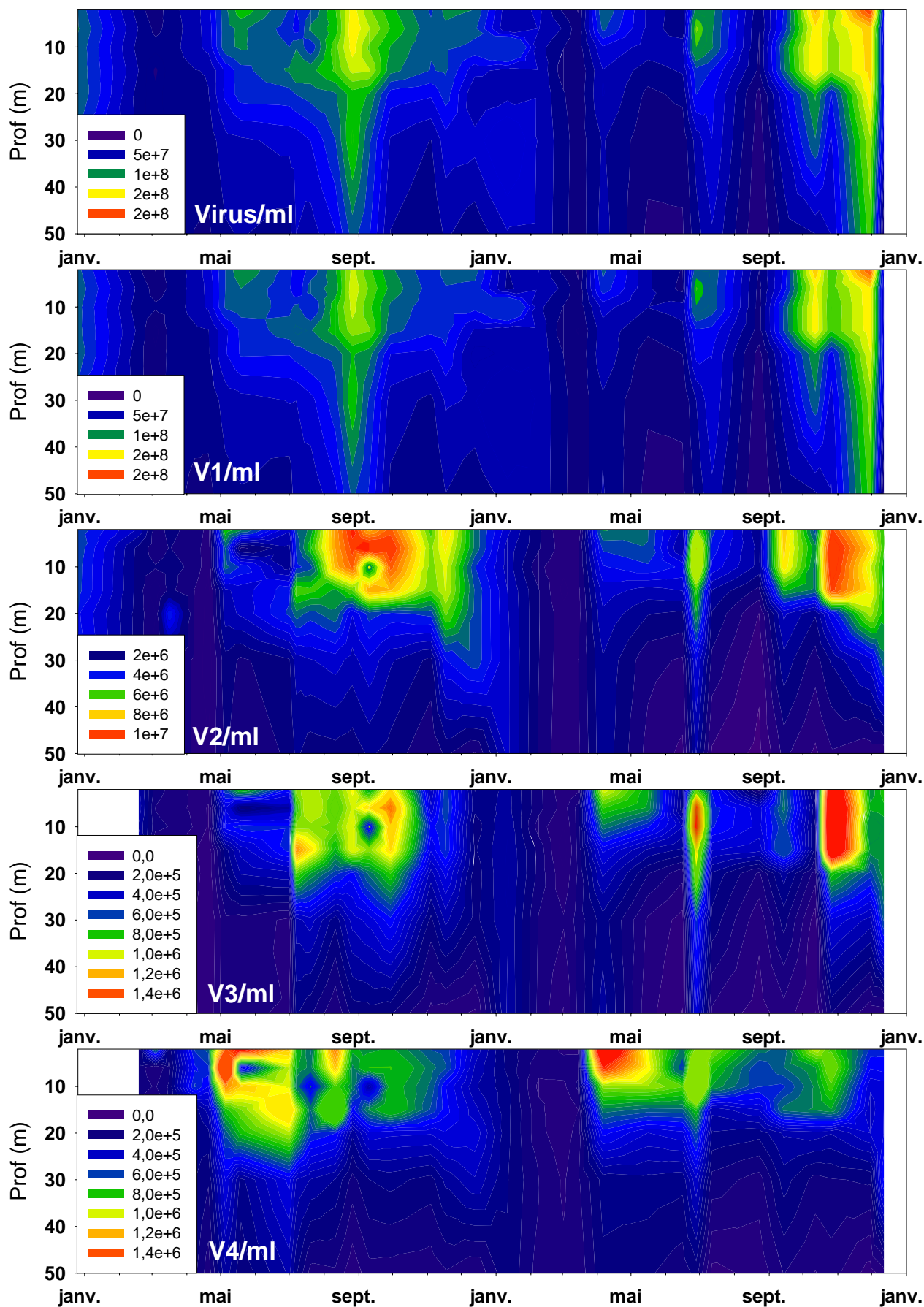


Figure 9. Evolution des concentrations des différents groupes viraux entre 0 et 50 m pour les deux années 2004-2005

IV.2.2.2. Diversité eubactérienne (taxonomique)

Aucune donnée concernant le suivi 2004-05 n'est à ce jour disponible. Des prélèvements ont été faits et sont en attente d'analyse. Néanmoins, la diversité bactérienne ayant été étudiée de manière fine en 2003, il en est donné ci-dessous les principaux résultats. Ursula Dorigo dans le cadre de sa thèse de doctorat a analysé la variabilité spatiale horizontale et verticale de l'abondance et de la composition de la communauté bactérienne du lac du Bourget, en hiver pendant la période de brassage des eaux et en été pendant la période de stratification de la colonne d'eau. L'abondance de la communauté bactérienne a été mesurée par cytométrie en flux, alors que la composition bactérienne de la fraction $<2 \mu\text{m}$ a été analysée par la technique d'électrophorèse de gel en gradient de dénaturation (DGGE) suite à l'amplification d'ADN codant pour un fragment de la fraction de l'ARNr 16S par PCR. En hiver, pendant la période de brassage des eaux, la composition de la communauté bactérienne du lac se caractérise par une grande homogénéité spatiale (verticale et horizontale), à l'exception des zones situées près des affluents qui subissent très localement l'influence de ces derniers. En été, il a été surtout observé des différences dans la composition bactérienne selon une échelle verticale, en rapport avec la stratification thermique de la colonne d'eau. En conclusion, l'essentiel de la diversité dans la composition de la communauté bactérienne du lac du Bourget se situe sur l'échelle verticale. **D'un point de vue pratique, ces résultats suggèrent qu'un seul point d'échantillonnage sur le lac peut être suffisant pour une estimation fiable et représentative de la diversité microbienne au sein du lac du Bourget (pour sa partie pélagique) dans son ensemble**, tout au moins avec la technique utilisée (DGGE). Cependant, ce point doit se situer en dehors des zones pouvant connaître des apports très ponctuels de bactéries allochtones telle que l'embouchure des tributaires. Notons quand même que le prélèvement discret comporte des risques puisque nous avons pu remarquer une variation importante de la distribution des organismes entre le nord et le sud du lac en réponse à des phénomènes physiques importants (Jacquet et al. 2004).

En terme de diversité, les travaux d'Ursula Dorigo consistant à comparer la diversité entre les lacs d'Annecy, du Bourget et du Léman ont révélé que **les trois lacs possédaient des communautés eubactériennes similaires et caractéristiques des écosystèmes lacustres, avec une diversité relativement faible**. Les *Actinobactéries* constituaient le groupe dominant au sein de ces communautés. Il n'y avait pas de changements majeurs dans la composition selon les saisons, l'origine géographique ou la profondeur. Des changements dus à des pressions locales pouvaient intervenir sur une faible proportion de la masse d'eau et sporadiquement : au niveau de l'épilimnion au printemps et en été lorsque les biomasses phytoplanctoniques étaient importantes. Il est probable que la forte ressemblance entre les communautés eubactériennes de ces trois lacs, en dépit d'états trophiques différents, soit due à leur grand volume : l'hypolimnion représentant une part très

importante de ces lacs où de nombreux processus et facteurs environnementaux sont communs aux trois lacs. **Ce sont donc plus des pressions régionales et non trophiques qui ont une influence sur la composition des communautés eubactériennes des trois grands lacs alpins français.**

Comme déjà dit plus haut, **les picocyanobactéries sont majoritairement représentées dans le lac du Bourget par le genre unicellulaire *Synechococcus* riche en phycoérythrine (de couleur rose à rouge), forme pigmentaire caractéristique des lacs oligo- à mésotrophes** alors que la forme pigmentaire riche en phycocyanine (de couleur verte à bleue) est typique des lacs eutrophes et riches en substances humiques. Nous avons commencé à nous intéresser à la diversité génétique de ces picocyanobactéries sur les lacs du Bourget et d'Annecy mais, à ce jour, une première indication de diversité et de différences entre écosystèmes de statut trophique différent a surtout été révélée par cytométrie en flux. En effet, pour le lac d'Annecy, on peut observer deux à trois formes de *Synechococcus* sur la base de la fluorescence verte, ce qui n'est jamais le cas au Bourget ou au Léman. L'environnement lumineux est fort probablement l'un des facteurs les plus importants pour expliquer les différences pigmentaires chez *Synechococcus* mais on ne peut complètement exclure une cause trophique pour expliquer ces différences marquées entre écosystèmes.

IV.2.2.3. Diversité des flagellés

L'analyse en microscopie, nous a permis de repérer, parmi les flagellés (pigmentés et non pigmentés), 15 morphotypes différents. Parmi ces taxons beaucoup ont été identifiés au niveau du genre, toutefois, d'autres, notamment les flagellés hétérotrophes de tailles inférieures à 5 μm , ne présentent pas toujours de caractéristiques morphologiques suffisantes, et n'ont pas pu être systématiquement identifiés de manière certaine. Parmi les flagellés hétérotrophes, les genres dominants en nombre appartiennent aux grands groupes des Chrysomonades (*Spumella*) des Cryptophyta et/ou Katablepharida (*Katablepharis* et autres Katablepharidae) des Bicosoecida (*Cafeteria*), des Choanoflagellida.

Nous avons précédemment signalé que le premier pic d'abondance des flagellés hétérotrophes est printanier, ce dernier se produisant rapidement à la suite du développement printanier des bactéries hétérotrophes. Le second développement notable est estival, et concomitant avec l'augmentation de la biomasse bactérienne mais également avec l'apparition d'une densité importante de picoeucaryotes pigmentés. Le pic d'abondance printanier est marqué par la présence des choanoflagellés (essentiellement bactérivores) et des katablepharidae (algivores et secondairement bacterivores). Nous avons pu vérifier que les cellules de type *Katablepharis* consomment efficacement des picoalgues ou picocyanobactéries, notamment par observation des

vacuoles alimentaires de ces flagellés qui apparaissent clairement remplies d'organismes photosynthétiques distingués en microscopie à épifluorescence grâce à l'auto-fluorescence de la chlorophylle ou d'autres pigments tels que les phycoérythrine.

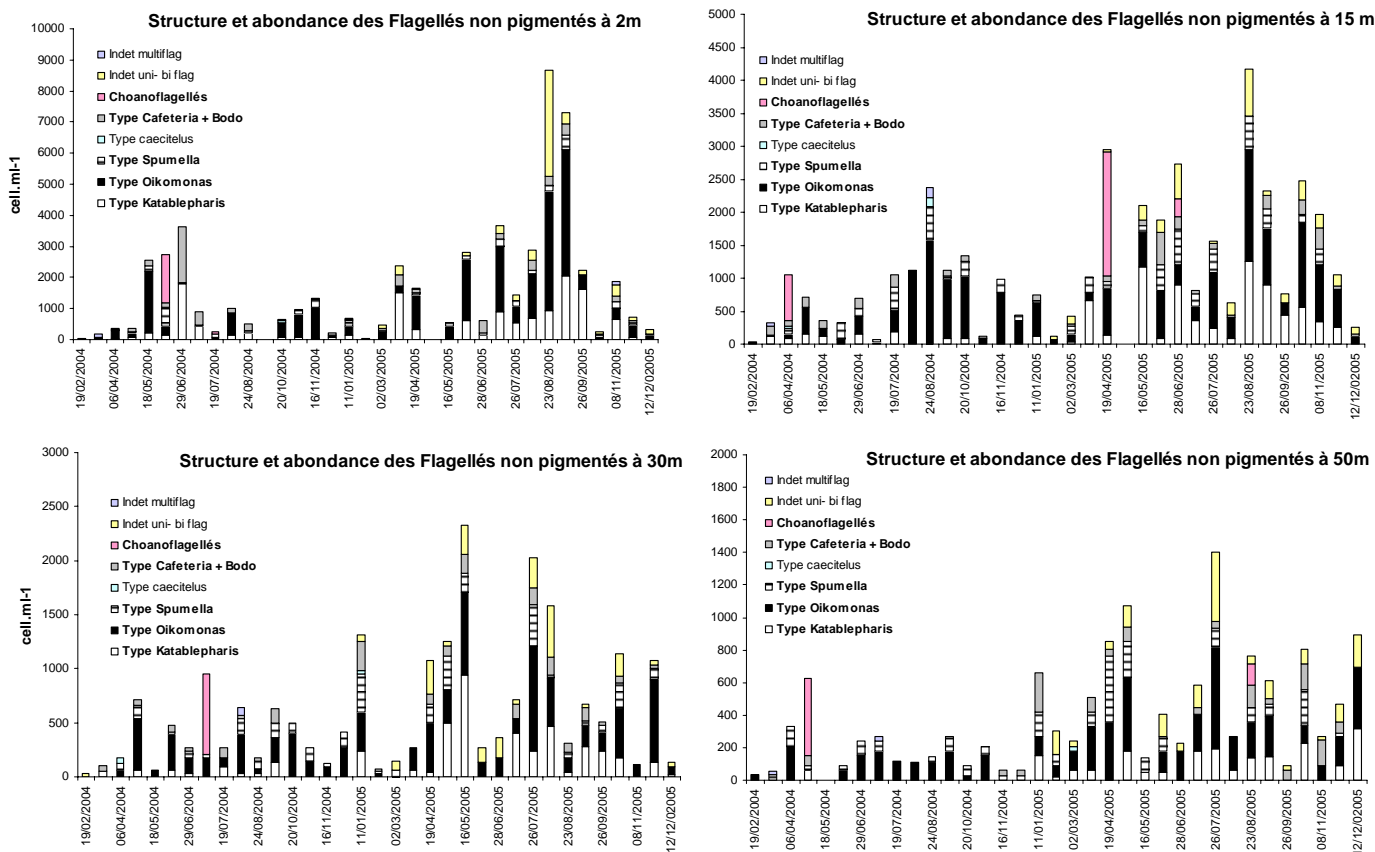


Figure 10. Structure et abondance des flagellés hétérotrophes aux différentes profondeurs échantillonnées en 2004-05.

Parmi les choanoflagellés, certains sont planctoniques, d'autres sont fixés sur des micro-algues. Nombre d'entre eux tirent profit du développement phytoplanctonique printanier qui leur fournit des algues-supports. On trouve alors une quantité non négligeable de ces bactérivores à toutes les profondeurs d'échantillonnage (jusqu'à 50 m) puisque ces organismes demeurent fixés non seulement sur les micro-algues physiologiquement actives, mais également sur des algues en cours de sédimentation (**Figure 10**). Le second pic d'abondance des flagellés hétérotrophes, en été, était caractérisé par la présence dominante de petits uniflagellés (taille 2 à 4 μm) appartenant notamment aux morphotypes *Oikomonas* de position systématique incertaine, mais proches au niveau systématique des Chrysomonadines. Par ailleurs, des cellules du genre *Spumella* appartenant aux Chrysomonadines étaient également présentes durant la période estivale. Bien que les abondances demeuraient relativement stables de mai à juin, la communauté des flagellés hétérotrophes pouvait subir des changements de structure assez rapides. A l'échelle des 2 années

d'étude, on note une forte dominance des flagellés hétérotrophes de petites tailles ($< 5\mu\text{m}$, principalement bactérivores) puisqu'ils représentaient au minimum 14% de l'abondance totale, et, en moyenne, toutes profondeurs confondues, 69% de l'abondance des flagellés hétérotrophes. Comme la composition et la structure des flagellés hétérotrophes dans la zone épilimnique du lac d'Annecy ont été étudiées au cours de l'année 2001 (Domaizon et al. 2003), une rapide comparaison est possible entre les deux écosystèmes. **La différence essentielle entre les 2 lacs semble essentiellement résider dans la structure de la communauté. En effet, les uniflagellés de très petite taille (2 à $5\mu\text{m}$) sont largement plus représentés dans le lac du Bourget, tandis que l'inverse est vrai pour les cellules de type *Katablepharis* qui sont plus efficacement consommateurs de picocyanobactéries et picoalgues. Il semblerait que la voie hétérotrophe soit donc privilégiée à l'échelle des transferts pico-nanoplanctoniques au lac du Bourget.**

Les nanoflagellés pigmentés observés en microscopie sont principalement représentés par les *Cryptophytes* *Cryptomonas*, *Rhodomonas*, les Chrysophytes *Dinobryon*, *Chrysidalis*. Parmi ces flagellés pigmentés certains sont considérés comme potentiellement mixotrophes. *Dinobryon* est susceptible d'exercer une pression de prédation non négligeable sur le compartiment bactérien, également certaines espèces appartenant au genre *Cryptomonas* sont susceptibles d'ingérer des bactéries hétérotrophes et sont reconnues comme ayant une capacité d'osmotrophie. La présence du genre *Dinobryon* de manière quasi constante a été enregistrée de mai à novembre (2001) dans l'épilimnion du lac oligotrophe d'Annecy suggérant le rôle important que des taxons mixotrophes sont susceptibles de jouer dans des systèmes dont la production phytoplanctonique est limitée par les teneurs en éléments nutritifs. Comparativement, la présence de *Dinobryon* était enregistrée de manière beaucoup plus ponctuelle sur le lac du Bourget, avec des oscillations d'abondances à plusieurs reprises au cours de la période printano-estivale. Toutefois, comme nous l'avons précisé précédemment, le suivi de la proportion des taxons mixotrophes semblent être une information intéressante à acquérir au cours des prochaines années.

Si l'on considère le groupe des eucaryotes photosynthétiques de manière plus large, on y observe une grande diversité taxonomique et de forme. C'est ce qu'a révélé le travail de Maria Cellamare pendant son stage de MASTER2 en 2005. Il n'y avait pas de formes picophytoplanctoniques eucaryotiques si l'on considère que la limite de taille entre pico- et nano et de $2\mu\text{m}$. Les formes les plus communes parmi le picoplancton $<5\mu\text{m}$ autotrophe eucaryote sont les *Chlorella*-like et quelques diatomées (*Cyclotella*, *Stephanodiscus*).

IV.2.2.4. Diversité des ciliés

Nous avons recensé dans les strates 0-50 m plus de **30 genres de ciliés, ce qui correspond à une richesse taxonomique relativement élevée typique des milieux mésotrophes**

à **eutrophes**. Les groupes dominants en nombre, notamment en zone épi- et métalimnique, étaient les Oligotriches, les Prostomates et les Haptorides. C'est en surface que les Oligotriches et les Prostomates étaient les plus abondants (**Figure 11**) alors qu'en profondeur, les abondances relatives s'équilibraient avec notamment une bonne représentation des sous classes Scuticociliés et Haptorides. Les ciliés observés sur le lac du Bourget étaient majoritairement de taille inférieure à 60 μm (**Figure 12**).

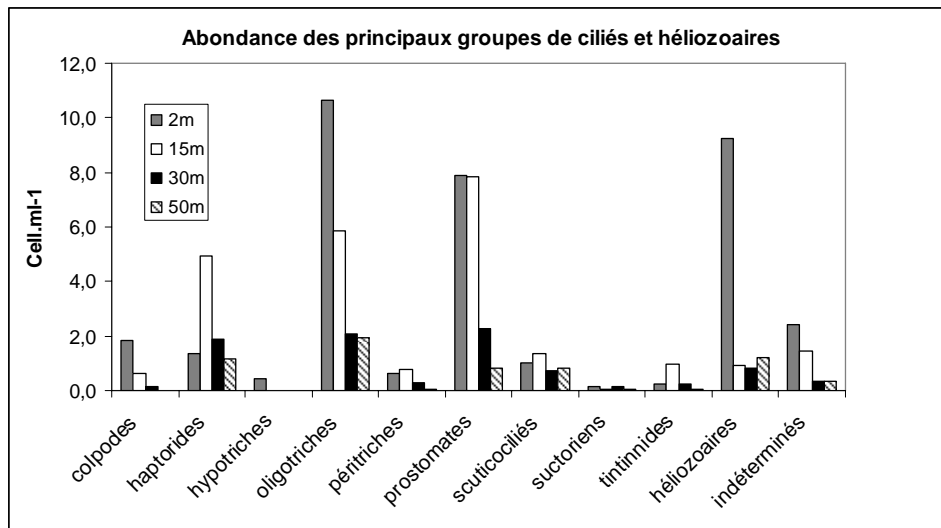


Figure 11. Moyennes des abondances des principaux groupes de ciliés par profondeur pour les deux années 2004-2005.

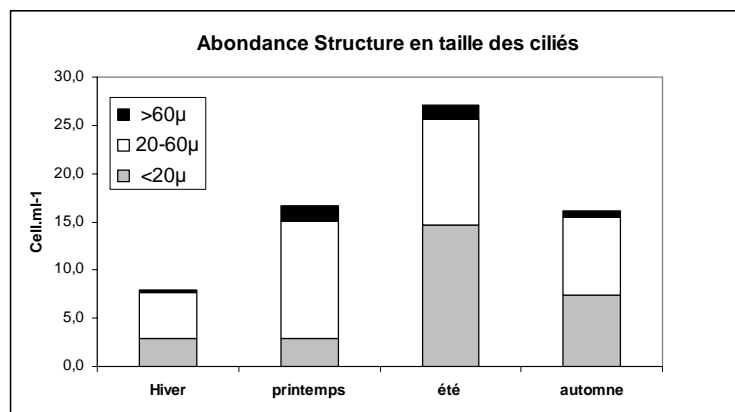


Figure 12. Structure en taille des ciliés par saison pour les deux années 2004-2005.

Lors de l'augmentation d'abondance qui s'opérait en période printanière, avec le réchauffement progressif des couches d'eau supérieures de manière concomitante avec le développement du picoplancton eucaryote pigmenté et des bactéries hétérotrophes, les ciliés étaient représentés principalement par des Oligotriches *Halteria*, *Strombidium*, par des Prostomates notamment *Urotricha*, par le groupe des Scuticociliés *Uronema*, *Cyclidium*. Quelques Péritriches *Vorticella* étaient également présents ainsi que le genre *Coleps* connu pour ces capacités de mixotrophie. En période de stratification, le développement estival des ciliés correspondait

également au pic d'abondance des picocyanobactéries (août) qui sont des proies bien exploitées par les ciliés notamment par les genres : *Uronema*, *Urotricha*, *Halteria* qui dominent alors la communauté des ciliés. Parmi les taxons présents, principalement 3 genres sont considérés comme potentiellement mixotrophes : *Strombidium*, *Coleps*, *Mesodinium* ; toutefois, ces organismes sont généralement largement moins représentés en terme d'abondance que les ciliés strictement hétérotrophes. Le groupe dominant, toutes profondeurs confondues, était celui des Oligotriches (en moyenne 32% de l'abondance totale) parmi lesquels, le genre *Halteria* était majoritairement représenté. Simek et al. (2000) ont récemment mis en évidence le rôle écologique important des petits oligotriches et en particulier d'*Halteria* en tant que bactérivore dans les systèmes lacustres mésotrophes (réservoir Rimov) et eutrophes. En effet ce sont des filtreurs capables d'exercer une consommation efficace sur une large gamme de taille de particules (0,2 à 5µm). Ils présentent des taux de filtration élevés, et possèdent de forts taux de croissance et une faible vulnérabilité face à la prédation exercée par le métazooplancton en comparaison à celle des autres ciliés planctoniques. Le second groupe majoritairement représenté dans les strates 0-50m du Bourget était celui des Prostomates, avec notamment un genre dominant en nombre qui est le genre *Urotricha*. **Les ciliés hétérotrophes sont donc visiblement dans le lac du Bourget un maillon important pour comprendre le transfert de matière picoplanctonique vers les niveaux trophiques supérieurs, au moins à certaines périodes de fortes abondances.**

IV.2.3. Production bactérienne

La production bactérienne, qui traduit la vitesse de production de biomasse par les bactéries hétérotrophes, ne concerne en théorie que les bactéries hétérotrophes. La production bactérienne représente en général de 5-25% de la production primaire.

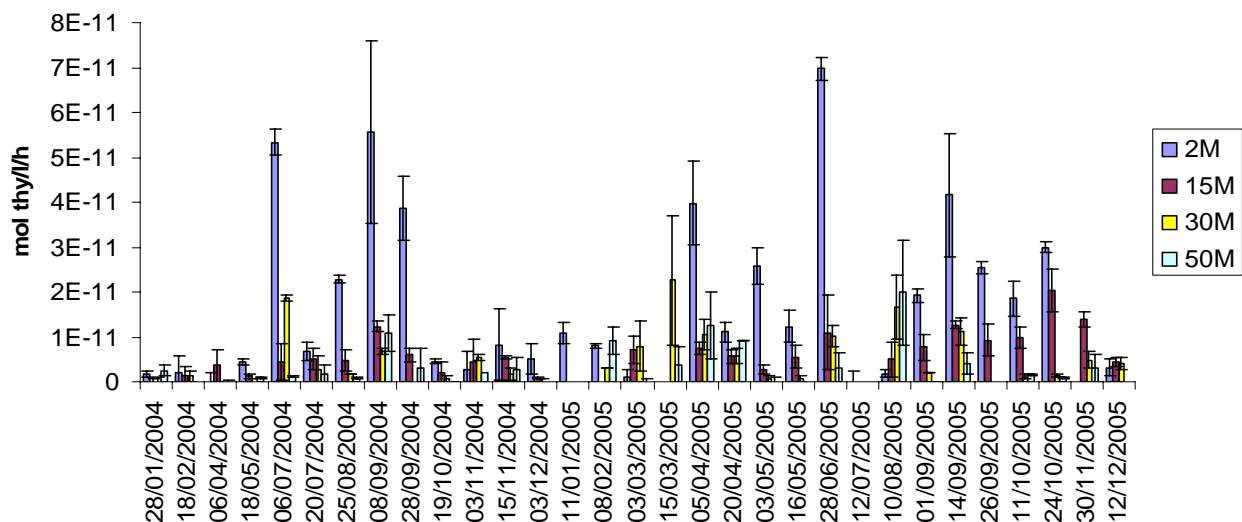


Figure 13. Production bactérienne mesurée sur eau brute à 4 profondeurs, exprimée en mole de thymidine par litre et par heure en 2004-2005.

La **figure 13** résume les mesures de production bactérienne effectuées à 4 profondeurs différentes dans le lac du Bourget. Sauf rares exceptions, les valeurs les plus élevées étaient enregistrées dans les eaux proches de la surface à 2 m en été ou au printemps. Plus précisément, les valeurs de production les plus élevées étaient enregistrées le 6 juillet et le 8 septembre 2004, puis le 28 juin 2005. A ces dates correspondaient en effet de fortes valeurs de biomasse phytoplanctonique. Le 30 novembre 2005, une forte valeur relative de production bactérienne était aussi enregistrée vers 15 m, production qui pouvait être directement reliée à la présence de *P. rubescens*. En considérant que le contenu en carbone d'une bactérie hétérotrophe est de 20fgC, cela se traduisait par les valeurs minimales, maximales et moyennes de production bactérienne horaire résumées dans le **tableau 9**.

La confrontation des valeurs de production bactérienne avec les paramètres chimiques permet de mettre en évidence une corrélation négative entre les teneurs en PO₄ et NO₃ dosées dans l'eau et les valeurs de production bactérienne. Les teneurs en éléments nutritifs restant dissous dans l'eau n'étant encore une fois pas révélatrice de l'activité et la biomasse microbienne présentes ($r=-0,41$, $r=-0,65$, respectivement entre Production et teneurs en PO₄ ou teneurs en NO₃ ; $n=35$, $p<0.05$).

Tableau 9. Valeurs minimales, maximales et moyennes de production bactérienne calculées aux 4 profondeurs, exprimées en $\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, examinées pendant les années 2004-2005

$\mu\text{gC/l/h}$	2004-2005				
	2M	15M	30M	50M	all depth
Moy	1,157	0,371	0,303	0,204	0,506
Min	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Max	4,461	1,299	1,443	1,275	4,461

$\mu\text{gC/l/h}$	2004				
	2M	15M	30M	50M	all depth
Moy	1,015	0,254	0,193	0,135	0,404
Min	0,009	0,004	0,000	0,000	0,000
Max	3,565	0,791	1,194	0,684	3,565

$\mu\text{gC/l/h}$	2005				
	2M	15M	30M	50M	all depth
Moy	1,272	0,460	0,386	0,253	0,583
Min	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Max	4,461	1,299	1,443	1,275	4,461

A ces valeurs de production correspondaient les valeurs de « turn-over » (temps nécessaire au renouvellement de la biomasse) résumées dans le **tableau 10**.

Tableau 10. Valeurs minimales, maximales et moyennes du turn-over bactérien calculé aux 4 profondeurs examinées pendant les années 2004-2005

Turn over h ⁻¹	les 2 années				
	2M	15M	30M	50M	all depth
Moy	0,028	0,008	0,014	0,011	0,016
Min	0,000	0,003	0,001	0,002	0,000
Max	0,127	0,017	0,049	0,033	0,127

	2004				
	2M	15M	30M	50M	all depth
Moy	0,024	0,005	0,013	0,008	0,013
Min	0,000	0,003	0,003	0,002	0,000
Max	0,077	0,011	0,044	0,025	0,077

	2005				
	2M	15M	30M	50M	all depth
Moy	0,030	0,010	0,015	0,014	0,018
Min	0,002	0,003	0,001	0,002	0,001
Max	0,127	0,017	0,049	0,033	0,127

Ces différentes valeurs sont directement comparables (si l'on exclut les différences obligatoires entre expérimentateurs) avec les données obtenues en 1995-96. La production bactérienne était de 0,59 $\mu\text{gC.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en 1995 et de 0,33 $\mu\text{gC.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en 1996, pour un contenu cellulaire en carbone de 20 fgC. Elle était de 0,404 $\mu\text{gC.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et 0,583 $\mu\text{gC.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en 2004 et 2005 respectivement. En moyennant sur les deux années, on obtient donc des chiffres extrêmement comparables (0,46 vs. 0,49). Cela correspondait à un turnover bactérien de 0,021 h^{-1} en 1995 et de 0,015 h^{-1} en 1996. Il était de 0,013 h^{-1} et 0,018 h^{-1} en 2004 et 2005 respectivement **Ces valeurs de production et de turnover caractériseraient un milieu méso-eutrophe.**

Il était difficile de comparer production bactérienne et production primaire, la raison principale à cela était l'absence de cohérence dans les profondeurs étudiées, pour ces deux processus. Seule la profondeur 15 m était commune aux deux mesures *in situ*. En ramenant les deux mesures de production en même unité, c'est-à-dire en $\mu\text{gC.l}^{-1}.\text{j}^{-1}$, force était de constater que le rapport de la production bactérienne sur la production primaire à 15 m donnait des résultats étonnement variables, oscillant entre 9 et 735% (valeur moyenne de 189%). En considérant toutes les valeurs jusqu'à 15 m, et en excluant toutes les valeurs nulles, aucune relation linéaire entre production primaire et production bactérienne ne peut être observée. En considérant toutes les données obtenues à 2 m pour la production bactérienne et 6 m pour la production primaire et la

profondeur commune de 15 m, une faible relation linéaire était trouvée entre PB et PP ($r^2=0,3$, $n=42$). Cette relation suggère soit que les bactéries et le phytoplancton croissent ou sont limités en réponse à des facteurs communs (température, nutriments) soit que le matériel produit par le phytoplancton constitue une manne nutritive pour les bactéries, les deux possibilités ne s'excluant pas. Le ratio de la production bactérienne à la production primaire variait quant à lui entre 3 et 135% (moyenne 43%) si l'on ne considérait que les profondeurs 2 et 6 m. Pour rappel, Sylvie Viboud (2003) rapportait déjà dans sa thèse une valeur médiane de 47% pour le rapport production bactérienne sur production primaire en surface contre 10% pour le Léman. En 1995-96, les valeurs minimales, maximales et moyennes rapportées étaient de 0,1, 79 et 20%, en parfait accord avec ce que l'on peut trouver dans la littérature (Gayte communication personnelle). Si toutefois, les chiffres annoncés tendent à dire quelque chose, c'est bien ce qui a déjà été esquissé par le passé (voir thèse de S Viboud ou de S Stoffleck) : **la production bactérienne dans le lac du Bourget peut représenter une fraction très importante de la productivité de l'écosystème et constituer par voie de conséquence une source de carbone au travers du fonctionnement de la boucle microbienne pour les niveaux trophiques supérieurs. Cela suggérerait aussi que cet écosystème fonctionne plus en hétérotrophie qu'en autotrophie, ce qui va dans le sens de la réoligotrophisation.**

IV.2.4. Activité bactérienne

La leucine aminopeptidase est une enzyme très répandue en milieu aquatique et elle est toujours associée aux bactéries hétérotrophes. Elle hydrolyse une grande variété de peptides. Elle est donc un bon indice de l'activité protéolytique et il a été montré que son activité est liée de façon linéaire à la biomasse. Sa régulation se fait par répression de synthèse et/ou répression d'activité. Les bactéries hétérotrophes n'utilisent que les formes facilement utilisables de la MOD (monomères, ou petits polymères tels que les acides aminés, les oligosaccharides et les acides organiques) qui pénétreront dans les cellules grâce à des enzymes perméase. Les composés de haut poids moléculaires doivent subir des hydrolyses exoenzymatiques pour pouvoir devenir assimilables et concourir à l'activité organotrophe, c'est-à-dire la production de biomasse et la respiration. L'activité a été mesurée dans de l'eau riche en bactérioplancton (eau brute et filtré à travers 2 μm) ou exempt de ce dernier (sur eau filtrée à travers 0,2 μm). Les **figures 14-16** résument les résultats obtenus.

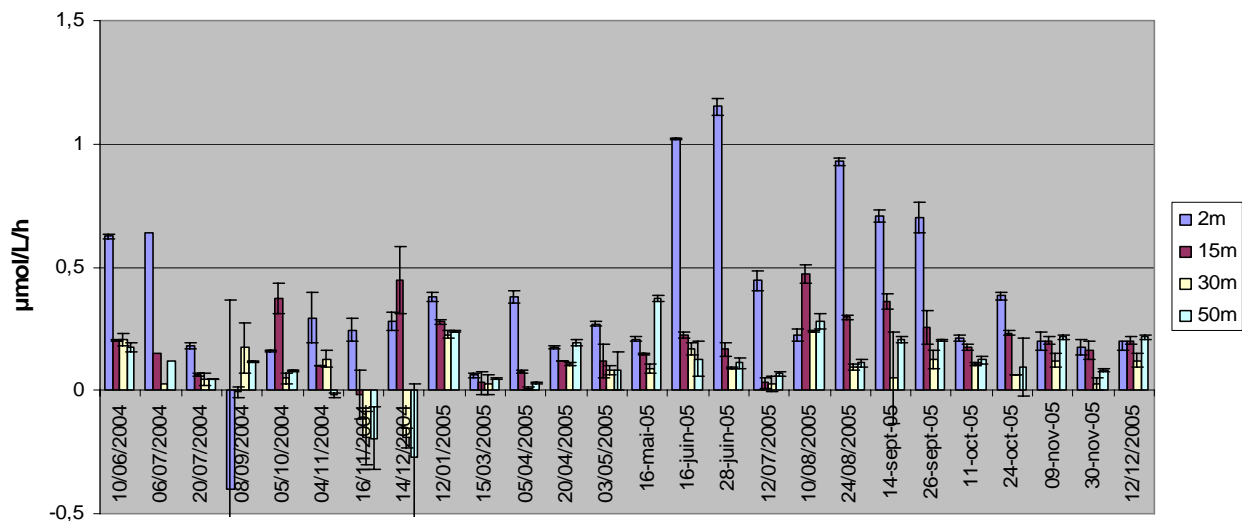


Figure 14. Activité enzymatique mesurée sur eau brute.

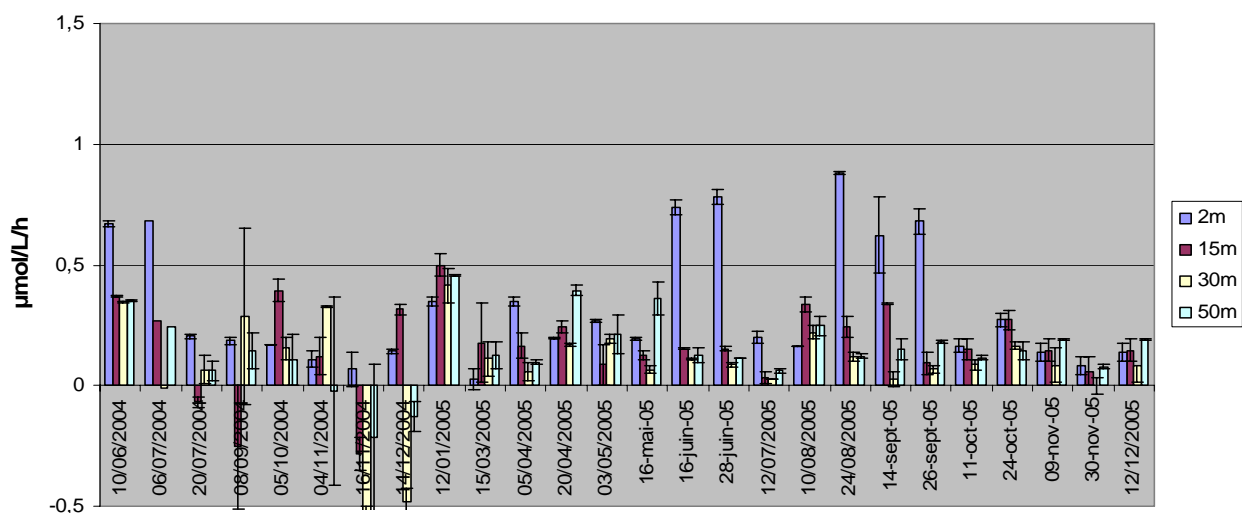


Figure 15. Activité enzymatique sur eau filtrée à travers 2 μm .

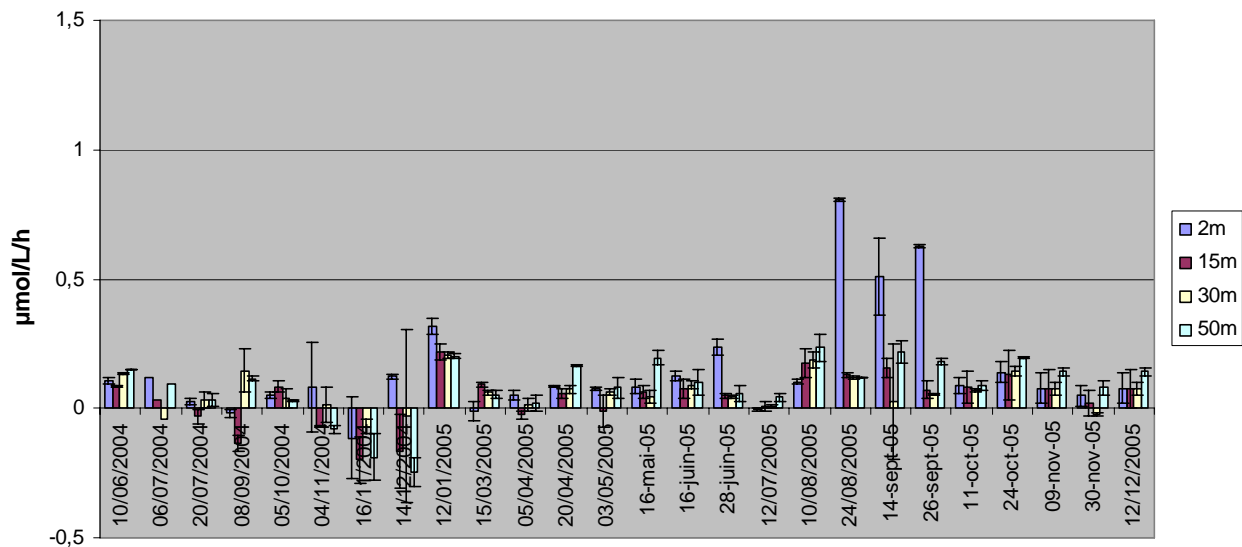


Figure 16. Activité enzymatique sur eau filtrée à travers 0,2 μm .

Les trois figures précédentes révèlent que l'activité enzymatique présentait des valeurs maximales dans les eaux proches de la surface (comme pour la production bactérienne) et que cette activité était surtout concentrée dans la fraction 0,2-2 μm , donc clairement imputable aux bactéries hétérotrophes. Les valeurs maximales étaient clairement observées en 2005 au printemps (16 et 28 juin) et en été (du 24 août au 26 septembre) à 2 m. Quelques valeurs relativement fortes étaient aussi enregistrées à la profondeur de 15 m en date du 5 octobre et 14 décembre 2004 ou encore en date du 10 août 2005. Ces fortes valeurs trouvaient un écho avec la présence de fortes abondances de *P. rubescens* les 5 octobre et 10 août.

On pouvait s'attendre à ce que ces mesures d'activité et de production soient fortement corrélées. Ce n'était pas vraiment le cas bien que ces relations fussent toujours significatives. Ainsi les valeurs du r^2 étaient d'environ 0,2 que l'on considère toutes les profondeurs (n=79) ou que la profondeur 2 m (n=19) pour l'eau brute mais elle était de 0,55 à 2 m lorsque l'on considérait la fraction inférieure à 2 μm .

Les valeurs maximales variaient entre 1152 $\text{nmol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ à 2 m, 472 $\text{nmol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ à 15 m, 239 $\text{nmol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ à 30 m et 373 $\text{nmol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ à 50 m, correspondant à un **lac de niveau trophique mésotrophe**.

Deux types de mesures d'activités enzymatiques avaient été faites en 1995-96 :

- l'hydrolyse du FDA (dégradation de molécules complexes)
- la réduction du CTC (chaînes respiratoires / %bactéries actives)

Malheureusement, aucune comparaison n'est possible entre les mesures d'activité faites en 1995-06 et celles réalisées en 2004-05.

IV.2.5. Notions d'indicateurs d'état trophique

Il est important de noter dans un premier temps qu'aucun des descripteurs mentionnés dans ce chapitre n'entre dans les paramètres retenus par les instances de réflexion (Agences de l'eau, SEQ Plans d'eau, etc) à ce jour pour statuer de la qualité des eaux d'un plan d'eau. Cela est d'ailleurs confirmé à la lecture du volume spécial n°50 (octobre 2005) de la revue *Freshwater Biology* intitulé « lake oligotrophication ». Aucun des 13 articles ne fait référence aux différents compartiments biologiques caractéristiques de la boucle microbienne ! L'exception dans l'avenir pourrait venir de l'indice phytoplanctonique si ce dernier était affiné, notamment en regard de ce que nous avons vu concernant les proportions relatives des picocyanobactéries (en terme d'abondance, de production et de forme) ou de certains genres phytoplanctoniques en particulier (voir chapitre « phytoplancton »).

Il semble que l'abondance des bactéries hétérotrophes co-varie avec la productivité de l'écosystème (i.e Annecy vs. Bourget), toutefois, ces différences peuvent être assez subtiles et il apparaît difficile de dire à partir de quand l'on peut statuer, sur la base de ce critère d'abondance, quant au statut général d'un écosystème (eutrophe, mésotrophe ou oligotrophe).

Concernant la diversité, la relation entre ce paramètre et le niveau trophique est encore plus ambiguë car les études divergent entre écosystèmes étudiés. La comparaison de diversité eubactérienne entre les lacs d'Annecy, du Bourget et du Léman n'a d'ailleurs pas révélé de différences majeures. Par ailleurs, dans le cadre de nos études sur les 3 grands lacs pré-alpins, nous nous situons dans un gamme de gradient trophique assez restreint (oligotrophe à oligo-mésotrophe, voire mésotrophe), en conséquence, il est probable que les variations de diversité bactérienne ne puissent révéler ces variations.

Aucun schéma général ne semble encore se dessiner en milieu lacustre pour les virus comme agents de mortalité du bactérioplancton même si leur abondance est généralement plus élevée dans les milieux les plus eutrophes. Il est donc possible en théorie que le statut trophique puisse être en partie déterminé par l'abondance des virus. La comparaison entre les deux lacs péri-alpins que sont Annecy et Bourget vont dans ce sens mais les différences sont faibles si bien que la question est posée de savoir si ce descripteur peut être considéré comme un bon indicateur. Un aspect intéressant toutefois, concerne la cytométrie en flux qui permet de distinguer plusieurs populations virales et toutes ont révélé en moyenne que le lac d'Annecy présentait des concentrations moindres d'un facteur 1,3 à 2,1, comparativement au Bourget ou au Léman.

Si la diversité des organismes flagellés hétérotrophes ne semble pas influencée de manière significative par le niveau trophique, leur distribution en taille, oui ; et probablement aussi, leur préférences trophiques (les flagellés consommateurs de picoplancton autotrophe dominant dans le lac oligotrophe, alors que les flagellés bactérivores dominant dans le système mésotrophe).

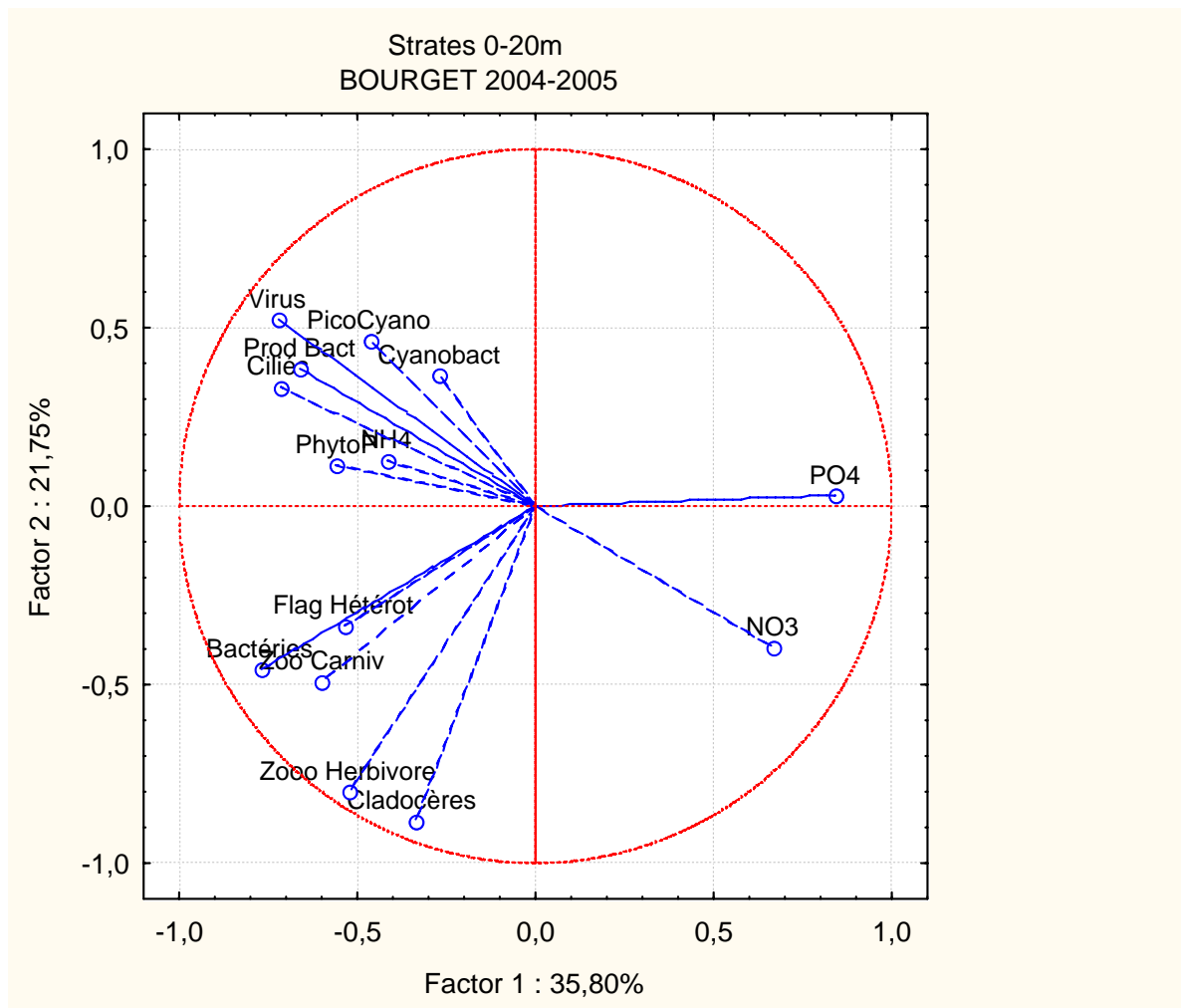
Les concentrations en ciliés sur le lac du Bourget sont comparables à celles d'autres lacs de niveau mésotrophe. Il semble s'établir un gradient de concentration des protistes ciliés en fonction de la productivité du lac. Toutefois ce lien n'apparaît pas toujours de manière claire et étroite, notamment en raison de différences méthodologiques entre les études, ce qui empêche d'établir des comparaisons totalement fiables.

Concernant enfin à la fois les taxons flagellés et ciliés, l'importance relative des formes mixotrophes en comparaison des hétérotrophes stricts semble également être un point à garder en

mémoire compte tenu des capacités des ces espèces mixotrophes à se développer dans des systèmes appauvris en nutriments.

V. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Si parmi les communautés de la boucle microbienne, il n'apparaît pas à priori de groupes fortement indicateurs de niveau trophique (sur la simple base de leur abondance ou diversité), il n'en reste pas moins que le rôle de ces communautés dans le fonctionnement et la productivité de l'écosystème sont importantes à prendre en compte. Probablement un effort d'analyse devrait être fait notamment concernant la structure en taille, à la fois des bactéries et des protistes, ainsi que des mesures de production primaire par fraction de taille. Par ailleurs il apparaît assez clairement, au travers de la confrontation des données de dynamique des communautés microbiennes et de celles des paramètres chimiques, que bien que des teneurs faibles soient mesurées notamment dans les strates supérieures en période de stratification, les biomasses et production des communautés microbiennes demeurent élevées et participent efficacement au recyclage rapide des éléments nutritifs afin de maintenir une productivité importante. **Nous ne nous situons pas dans un système ou les éléments nutritifs clés comme le PO₄ sont limitants.** Une analyse exploratoire des données intégrées à l'échelle des deux années (Analyse en Composantes Principales présentée dans le Figure ci-dessous) nous a permis de mettre en évidence l'association des paramètres biologiques marquant une forte activité : abondance phytoplanctonique, production bactérienne, abondance des cyanobactéries, également abondance des bactéries. Ces paramètres présentent des valeurs élevées pour des périodes où les plus faibles teneurs en éléments nutritifs sont dosées dans l'eau. Ce genre de résultats issus de l'analyse statistique, bien que très globale, est particulièrement intéressante puisque, le même genre d'analyse, effectuée pour un suivi des communautés sur le lac d'Annecy oligotrophe, permet de mettre en évidence une association très différente des paramètres. En effet, les paramètres marquant une forte activité biologique sont dans ce lac oligotrophe, non plus opposés aux plus fortes teneurs en éléments nutritifs (PO₄ notamment) mais plutôt étroitement associés à ces paramètres chimiques, soulignant ainsi l'aspect limitant de ceux-ci.



Il est bien établi aujourd'hui que la boucle microbienne joue un rôle clef à la base du réseau trophique pélagique (recyclage des nutriments, transfert de la matière vers les maillons trophiques supérieurs) et ce d'autant plus que l'écosystème est oligo- ou mésotrophe et qu'il tend vers un niveau oligotrophe. Cela s'explique en partie par le fait que le picoplancton auto- et hétérotrophe est plus adapté (du moins en théorie) que les plus grosses cellules eucaryotes aux faibles concentrations nutritives environnantes. Les protistes flagellés et ciliés et ciliés ainsi que le petit zooplancton sont les prédateurs préférentiels du picoplancton. L'étude 2004-2005 a clairement permis de mettre en évidence des liens trophiques, notamment entre les proies picoplanctoniques (bactéries, picoplancton autotrophe) et les protistes flagellés et ciliés. Si le contrôle par le haut et par des formes zooplanctoniques de grande taille existe bel et bien, comme cela est suggéré par les résultats de cette étude et par des approches expérimentales menées par ailleurs, cela tend à dire que le système présente encore des caractéristiques eutrophes. A l'issue de cette étude concernant les communautés microbiennes, il apparaît que le lac du Bourget est donc à la frontière entre ces différents statuts (oligo vs. eutro), ce que les différents descripteurs examinés tendent presque tous à

confirmer. **En 2004-2005, le lac du Bourget a donc un statut mésotrophe. En 1995-96, le rapport du suivi de la qualité des eaux du lac du Bourget concluait à un statut méso-eutrophe.**

Bibliographie

- Amblard, C., T. Sime-Ngando, S. Rachiq & G. Bourdier 1993. Importance of ciliated protozoa in relation to the bacterial and phytoplanktonic biomass in an oligo-mesotrophic lake, during the spring diatom bloom. *Aquat. Sci.* 55, 1-9
- Berninger, U-G 1991. Protozoan control of bacterial abundances in freshwater. *Limnol. Oceanogr.* 36, 139-147
- Bloem, J. & M. J. B. Bar-Gilissen 1989. Bacterial activity and protozoan grazing potential in a stratified lake. *Limnol. Oceanogr.* 34, 297-309
- Carrias, J.-F., C. Amblard & G. Bourdier 1996. Protistan bacterivory in an oligomesotrophic lake: Importance of attached ciliates and flagellates. *Microb. Ecol.* 31, 249-268
- Carrick, H. J. & G. L. Fahnenstiel 1989. Biomass, size structure, and composition of phototrophic and heterotrophic nanoflagellate communities in lakes Huron and Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 1922-1928
- Cellamare, M. & S. Jacquet (soumis) Structure and dynamics of pico-, nano- and microphytoplankton in three large and deep alpine lakes of different trophic status
- Cole, J. J., S. Findlay & M. L. Pace 1988. Bacterial production in fresh and seawater ecosystem: a cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 43, 1-10
- Domaizon, I., S. Viboud & D. Fontvieille 2003. Taxon-specific and seasonal variations in bacterial grazing of flagellates in the oligotrophic lake Annecy – importance of mixotrophy. *FEMS Microb. Ecol.* 46, 317-329
- Dorigo, U, S. Jacquet & J.-F. Humbert 2004. Cyanophage diversity, inferred from g20 gene analyses, in the largest natural lake in France, Lake Bourget. *Appl. Environ. Microbiol.* 70, 1017-1022
- Dorigo, U. 2005. Diversité comparée des communautés bactériennes et virales dans les grands lacs alpins et étude des facteurs et processus impliqués dans la structuration des communautés. Thèse de doctorat de l'Université de Savoie, 382 p
- Duhamel, S., I. Domaizon, S. Personnic and S. Jacquet. 2006. Assessing the microbial community dynamics and the role of bacteriophages as mortality agents in Lake Geneva. *J. Water Sci.* 19, 115-126
- Gayte, X., C. Claret & D. Fontvieille 2001. Dynamics of biodegradable and refractory dissolved organic carbon in a meso-eutrophic lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27, 3674-3677
- Jacquet, S., B. Leberre, G. Paolini & J.-F. Humbert (2004) Variations in the spatial distribution of *Planktothrix rubescens* in lac du Bourget (France). 6th International Congress on Toxic Cyanobacteria, Bergen, Norway. Poster
- James, M. R., C. W. Burns & D. J. Forsyth 1995. Pelagic ciliated protozoa in two monomictic, southern temperate lakes of contrasting trophic state: seasonal distribution and abundance. *J. Plank. Res.* 17, 1479-1500
- Müller, H 1989. The relative importance of different ciliate taxa in the pelagic food web of Lake Constance. *Microb. Ecol.* 18, 261-274
- Nagata, T. 1988. The microflagellate-picoplankton food linkage in the water column of Lake Biwa. *Limnol. Oceanogr.* 33, 504-517
- Pace, N. R., D. A. Stahl, D. Lane & G. J. Olsen 1986. The analysis of natural microbial populations by ribosomal RNA sequences. *Adv. Microb. Ecol.* 9, 1-55
- Pace, M. L., K. G. Porter, Y. S. Feig 1983. Species and age specific differences in bacterial resource utilisation by two co-occurring cladocerans. *Ecology* 64, 1445-1456
- Pick, F. R. & P. B. Hamilton 1994. A comparison of seasonal and vertical patterns of phagotrophic flagellates in relation to bacteria and algal biomass in temperate lakes. *Mar. Microb. Food Webs* 8, 201-215

- Sanders, R. W., K. G. Porter, S. J. Bennett & A. E. Debiase 1989. Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol. Oceanogr.* 34, 673-687
- Schweitzer, B & M. Simon 1994. Growth limitation of planktonic bacteria in a large mesotrophic lake. *Microb. Ecol.* 30, 89-104
- Schönberger, M. (1994) Planktonic ciliated protozoa of Neusiedler See (Austria/Hungary) – A comparison between the turbid open lake and a reed less brown-water pond. *Mar. Microb. Food Webs* 8, 251-263
- Šimek, K. & H. Chrzanowski 1992. Direct and indirect evidence of size-selective grazing on pelagic bacteria by freshwater nanoflagellates. *Appl. Environ. Microbiol.* 58, 3715-3720
- Šimek, K., K. Jürgens, J. Nedoma, M. Comerma & J. Armengol 2000. Ecological role and bacterial grazing of *Halteria* sp: small freshwater oligotrichs as dominant pelagic ciliate bacterivores. *Aquat. Microb. Ecol.* 22, 43-56
- Stroffek, S. 1990. Les transferts verticaux de matière et leur modification par les bactéries hétérotrophes fixées sur particules en sédimentation dans les eaux de surface de deux grands lacs alpins (lac Léman, lac du Bourget, France). Thèse doctorat, Université C. Bernard, Lyon I, 235 p
- Sime-Ngando, T., G. Bourdier, C. Amblard & B. Pinel-Alloul 1991. Short-term variations in specific biovolumes of different bacterial in aquatic ecosystems. *Microb. Ecol.* 21, 211-216
- Taylor, W. D. & M. L. Heynen (1987) Seasonal and vertical distribution of Ciliophora in Lake Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44, 2185-2191
- Thouvenot, A., M. Richardot, D. Debroas & J. Dévaux 1999. Bacterivory of metazooplankton, ciliates and flagellates in a newly flooded reservoir. *J. Plank. Res.* 21, 1659-1679
- Tzaras, A. & F. R. Pick (1994) The relationship between bacterial and heterotrophic flagellate in oligotrophic to mesotrophic temperate lakes. *Mar. Microb. Food Webs* 8, 347-355
- Viboud, S. 2003. La circulation du carbone organique dans les premiers niveaux trophiques de la zone pélagique du lac Léman: éléments de contrôle et processus de régulation. Thèse de doctorat, Univ. de Savoie, 274p
- Viboud, S. & D. Fontvieille 1998. Evolution des effectifs et des biovolumes des populations microbiennes dans deux lacs de niveaux trophiques différents. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 123, 373-381
- Weisse, T. 1991. The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. *J. Plank. Res.* 13, 67-185

Composition et dynamique saisonnière de la communauté zooplanctonique

De par sa prédation exercée sur le phytoplancton et sa qualité de source de nourriture pour le poisson, le zooplancton crustacéen joue un rôle clés et fondamental dans le fonctionnement du réseau trophique. La prise en compte de ce compartiment est donc indispensable pour comprendre la dynamique du réseau trophique pélagique et les changements à courts et moyens termes observés au niveau du phytoplancton et du poisson.

Dans ce chapitre seront présentés les données du suivi global de la communauté zooplanctonique du Bourget. La première partie traite de la composition spécifique de cette communauté, sont ensuite décrites les dynamiques saisonnières des branchiopodes et copépodes observées au cours des années 2004 et 2005. Le paragraphe suivant a pour objectif de situer la communauté zooplanctonique du Bourget par rapport à celles observées dans les autres lacs peri-alpins français, à savoir le lac d'Annecy et le Léman respectivement oligotrophe et mésotrophe. Cette partie porte également sur une comparaison avec des abondances estimées lors du dernier suivi lourd de 1995-96. Enfin le dernier paragraphe concerne les autres groupes planctoniques observés dans les échantillons.

I. Méthodologie

Le protocole d'échantillonnage du zooplancton crustacéen est identique à celui réalisé dans le cadre du suivi à long terme du Léman et du lac d'Annecy. L'échantillonnage, mensuel puis bimensuel à partir du mois de mars, s'effectue à la station pélagique située au milieu du lac à l'aide d'un filet de vide de maille de 200 μm , lors de traits verticaux réalisés depuis 50 mètres de profondeur jusqu'en surface.

Les échantillons sont fixés au formol à 5%. Les microcrustacés sont dénombrés par espèce et stade de développement. Le dénombrement est réalisé au microscope standard sur lame de comptage à partir d'un sous-échantillon.

L'abondance du phytoplancton lors de certaines campagnes a pu modifier les caractéristiques de filtration du filet à zooplancton par colmatage des mailles. Toutefois, contrairement aux prélèvements réalisés dans le Léman, la présence de phytoplancton n'a pas empêché le dénombrement des microcrustacés. Ainsi, 21 prélèvements ont été examinés en 2004 et 2005.

II. Composition spécifique de la biocénose crustacéenne

En milieu lacustre, le zooplancton se compose essentiellement de deux grandes classes: les crustacés et les rotifères. Cette étude porte plus spécifiquement sur les microcrustacés qui se subdivisent en deux principales sous-classes : les branchiopodes et les copépodes. L'ordre

des cladocères appartient à la sous-classe des branchiopodes. En milieu pélagique des lacs périalpains français, la sous-classe des copépodes se compose quant à elle de deux ordres, les cyclopoïdes et des calanoïdes.

Lors de ces deux années d'échantillonnage, 15 espèces de zooplancton crustacéen ont été identifiées. On dénombre un calanoïde (*Eudiaptomus gracilis*), 6 espèces de cyclopoïdes et 8 espèces de cladocères dont *Chydorus sphaericus*, espèce à localisation essentiellement littorale.

La communauté zooplanctonique est dominée par le calanoïde *Eudiaptomus gracilis* qui représente, en terme d'abondance, 47% (2004) et 28% (2005) puis par le groupement « *Cyclops prealpinus*, *C. vicinus* » qui constitue en moyenne aux alentours de 23% de la communauté.

En 2004 les cladocères étaient dominés par *Daphnia hyalina* et *Diaphanosoma* qui constituaient respectivement 8% et 7% de la communauté crustacéenne. En 2005, *Eubosmina longispina* qui était pratiquement absente l'année précédente, devient l'espèce dominante suivie de *Daphnia hyalina* (20% et 13% de la communauté crustacéenne).

Ces espèces principales sont observées dans les échantillons tout au long de l'année et coexistent avec des espèces plus rares qui apparaissent de façon exceptionnelle ou à des saisons particulières. C'est ainsi que *Cf Mesocyclops leuckarti*, absent en 2004, présente des abondances relativement importantes en automne 2005 et constitue 23% de la communauté des cyclopoïdes de septembre à début octobre. A l'inverse, *Thermocyclops crassus* n'apparaît qu'une fois en 2005 alors qu'il est présent de façon régulière d'avril à octobre et atteint en moyenne 14% de la communauté des cyclopoïdes de septembre à début octobre. *Megacyclops viridis* n'apparaît qu'en août 2004 et à des abondances faibles (366 ind.m⁻²). Bien que littorale, *Chydorus sphaericus* peut atteindre des concentrations conséquentes (maxima de 16'965 ind.m⁻² en automne 2004 et 90'214 ind.m⁻² en été 2005).

Ainsi, il apparaît de ces travaux que la composition de la biocénose crustacéenne est dominée par le calanoïde Eudiaptomus gracilis et que les cladocères sont faiblement représentés dans cette communauté.

III. Dynamique saisonnière du zooplancton crustacéen

Les Branchiopodes : C'est au printemps que l'abondance des branchiopodes augmente. Les concentrations demeurent importantes pendant toute la période de développement phytoplanctonique et diminuent en automne.

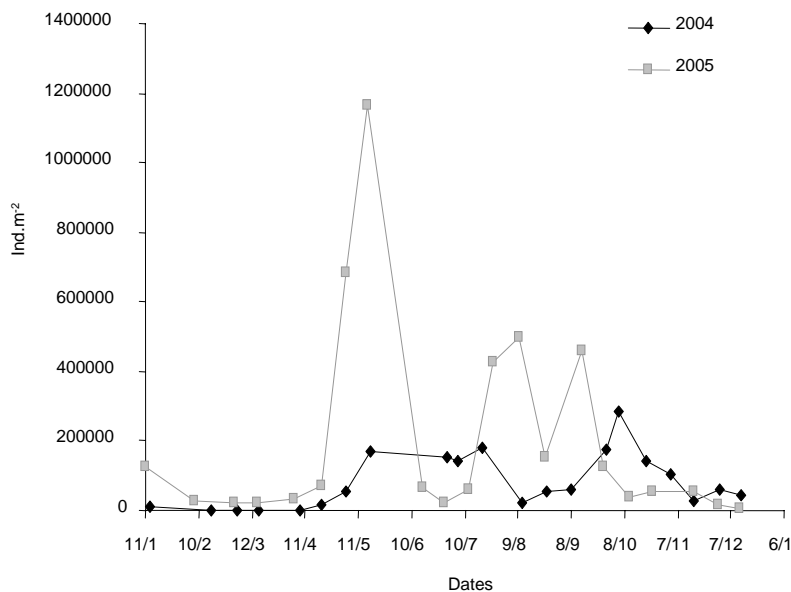


Figure 1 : Evolution saisonnière comparée des branchiopodes en 2004 et 2005

Les années 2004 et 2005 présentent des dynamiques différentes (**figure 1**). En 2004 la communauté demeure à des concentrations faibles jusqu' à la fin du mois d'avril ; le développement printanier dont le maxima de 172'200 ind.m⁻² est atteint au début du mois de mai et résulte de la croissance d'une espèce pérenne, *D. hyalina* (**figure 2a**). Cette dernière, en exerçant une forte prédation sur les espèces phytoplanctoniques provoque une diminution des abondances des diatomées. En effet, ses effectifs maximum coïncident avec le minima des diatomées et l'augmentation de la transparence. En juin le groupement *D. galeata+spp* apparaît avec des effectifs conséquents et il se maintient jusqu'à la fin du mois de juillet avant de fortement diminuer au début du mois d'août. En automne on observe un second développement avec des maxima légèrement plus importants que ceux observés au printemps (5/10/04 : 285'556 ind.m⁻²). La communauté est pendant cette période dominée par *Diaphanosoma brachyurum*.

L'hiver 2005 se caractérise par des densités de cladocères plus fortes et une communauté dominée par *Eubosmina longispina*. Cette différence par rapport à 2004 peut

s'expliquer par une quantité de phytoplancton plus importante en janvier et février. En 2005, un développement précoce et très important d'*Eubosmina longispina* (**figure 2b**) est observé. Cette espèce se caractérise au mois de mai par des maxima printaniers ($1'162'223 \text{ ind.m}^{-2}$) beaucoup plus importants que ceux observés l'année précédente et qui coïncident au minima printanier du phytoplancton. Les fortes abondances de 2005 sont certainement dues à un lac qui s'est réchauffé plus vite et à de meilleures conditions nutritives liées à un très fort développement de diatomées en avril. De juin à début juillet, le déclin d'*Eubosmina longispina* entraîne une baisse des abondances totales. La croissance reprend en juillet avec le développement de *D. hyalina* et le groupement *D. galeata+spp*. A la fin du mois d'août apparaît une légère baisse suivie d'un développement automnal furtif mais qui, comme l'année précédente, est dominé par *Diaphanosoma brachyurum*.

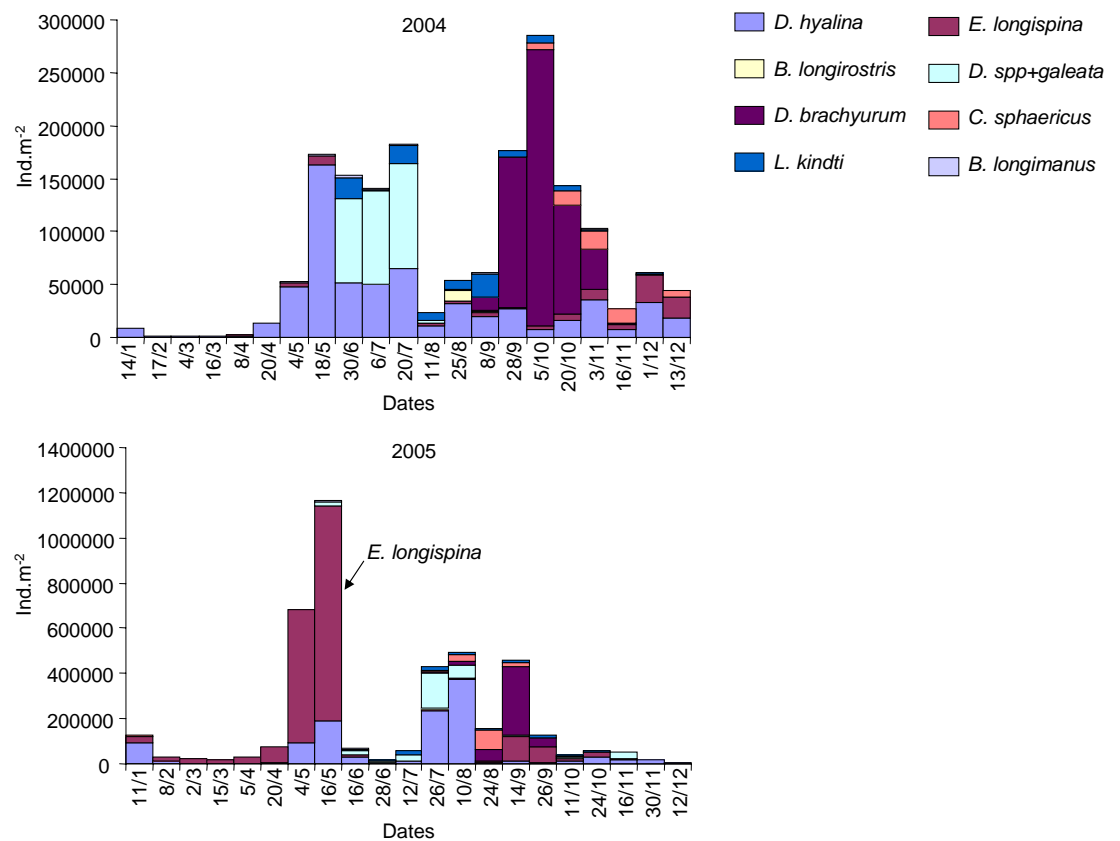


Figure 2 : Evolution saisonnière de la composition des branchiopodes

Les effectifs des cladocères *Leptodora kindti* et *Bythotrephes longimanus* sont faibles mais en raison de leur grande taille, ces espèces représentent des biomasses non négligeables.

Par ailleurs, elles jouent un rôle important dans la dynamique des autres espèces car elles se nourrissent de petites formes crustacéennes.

Les *Leptodora* sont plus abondants que les *Bythotrephes*. Il s'agit d'une espèce saisonnière à préférence estivale dont la période de développement maximal a lieu pendant la saison chaude, de juin à début septembre (**figure 3**). Les abondances maximales sont semblables d'une année à l'autre (22'577 ind.m⁻² et 18'898 ind.m⁻²) mais pas leurs dates d'apparition, septembre en 2004 et en juillet en 2005. *Bythotrephes* est une espèce pérenne avec un développement saisonnier marqué se traduisant par une importante population pendant la saison chaude. Cette espèce présente un premier pic au printemps pendant le mois de juin (**figure 3**) avec des effectifs légèrement plus importants en 2004 (3'389 ind.m⁻²). En 2005 on observe un deuxième pic plus tard dans l'année et les concentrations sont proches de celles observées au printemps (2'169 ind.m⁻² le 16/6/05 et 1'570 ind.m⁻² le 16/11/05).

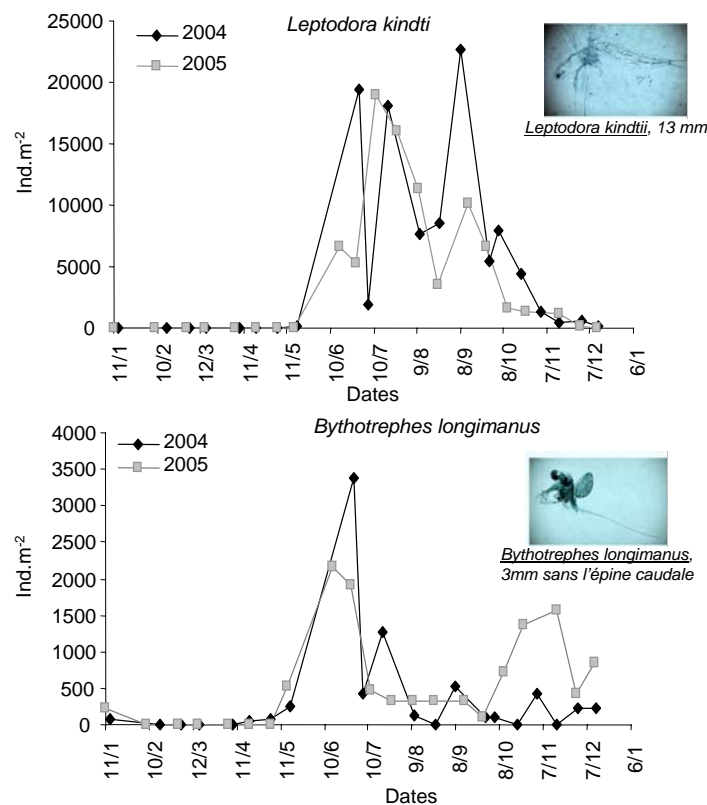


Figure 3 : Evolution saisonnière des branchiopodes prédateurs

Les Copépodes : La courbe d'abondance est bimodale, les plus forts effectifs se situant au printemps et en été (**figure 4**).

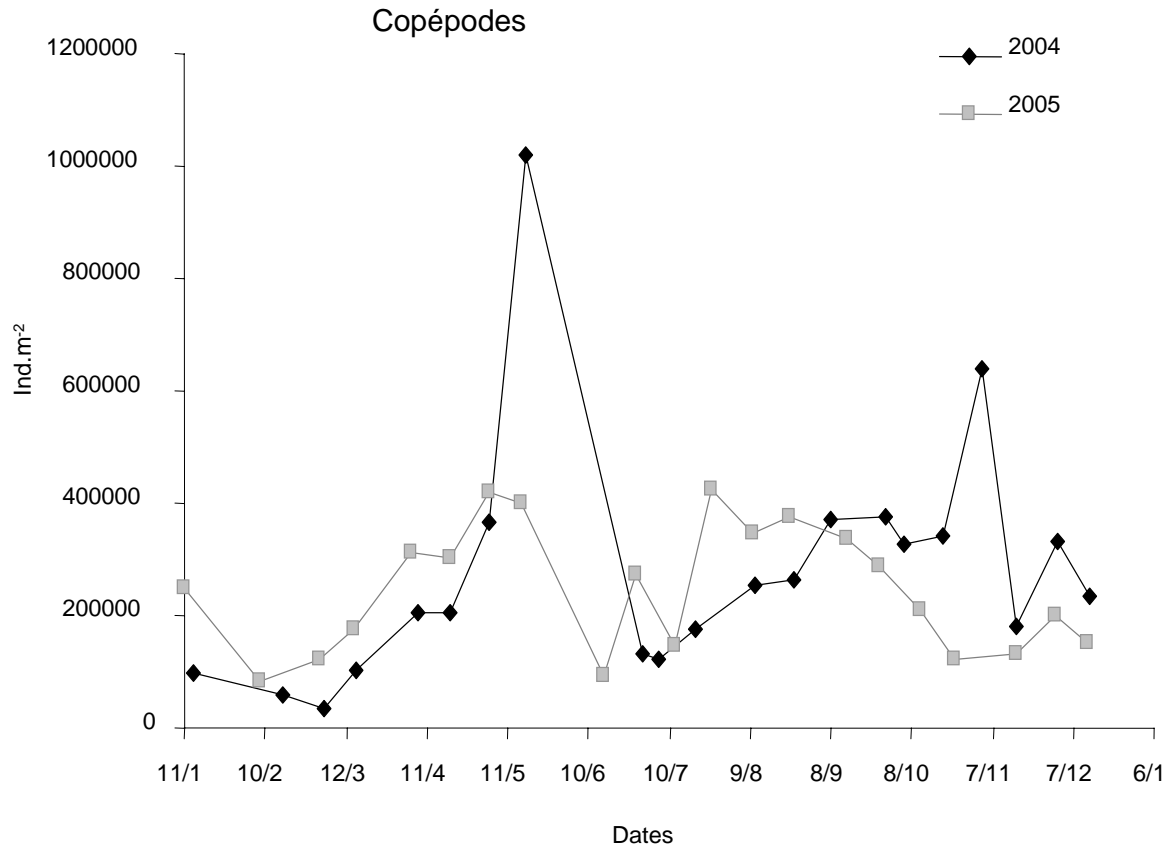


Figure 4 : Evolution saisonnière comparée des copépodes en 2004 et 2005

L'évolution annuelle des effectifs est relativement semblable d'une année à l'autre, toutefois la dynamique est légèrement décalée avec des croissances printanières et estivales plus précoces en 2005. Les maxima printaniers sont de 1'020'333 ind.m⁻² le 18/05/04 et de 418'878 ind.m⁻² le 4/5/05. En 2004 la communauté se maintient plus tard dans l'année et culmine à 638'669 ind.m⁻² le 3 novembre. En revanche l'été 2005 se caractérise par un maximum (421'955 ind.m⁻²) le 26 juillet suivi d'une diminution régulière des concentrations qui atteindront des valeurs de 121'117 ind.m⁻² en fin octobre.

En 2004, cyclopoïdes et calanoïdes évoluent en parallèle et présentent une dynamique similaire avec des maxima le 18 mai, puis une forte chute suivie par un développement estival qui se maintient tard dans l'année (**figure 5a**). En automne *Eudiaptomus gracilis* est l'espèce la plus abondante. Les autres espèces de cyclopoïdes sont peu représentées excepté en automne où on constate une recrudescence de *Thermocyclops crassus*, espèce normalement plutôt présente en été, et *Cyclops spp.*

En 2005, cyclopoïdes et calanoïdes ont des dynamiques différentes (**figure 5b**). *Eudiaptomus gracilis* se développe plus rapidement et sa croissance estivale qui se maintient

jusqu'à l'hiver est limitée. Les cyclopoïdes débutent leur croissance vers le mois d'avril puis leurs effectifs oscillent. Ils atteignent des maxima en été puis baissent de façon régulière. On observe une forte proportion de *Cf Mesocyclops leuckarti* et *Cyclops spp* en fin d'été et automne.

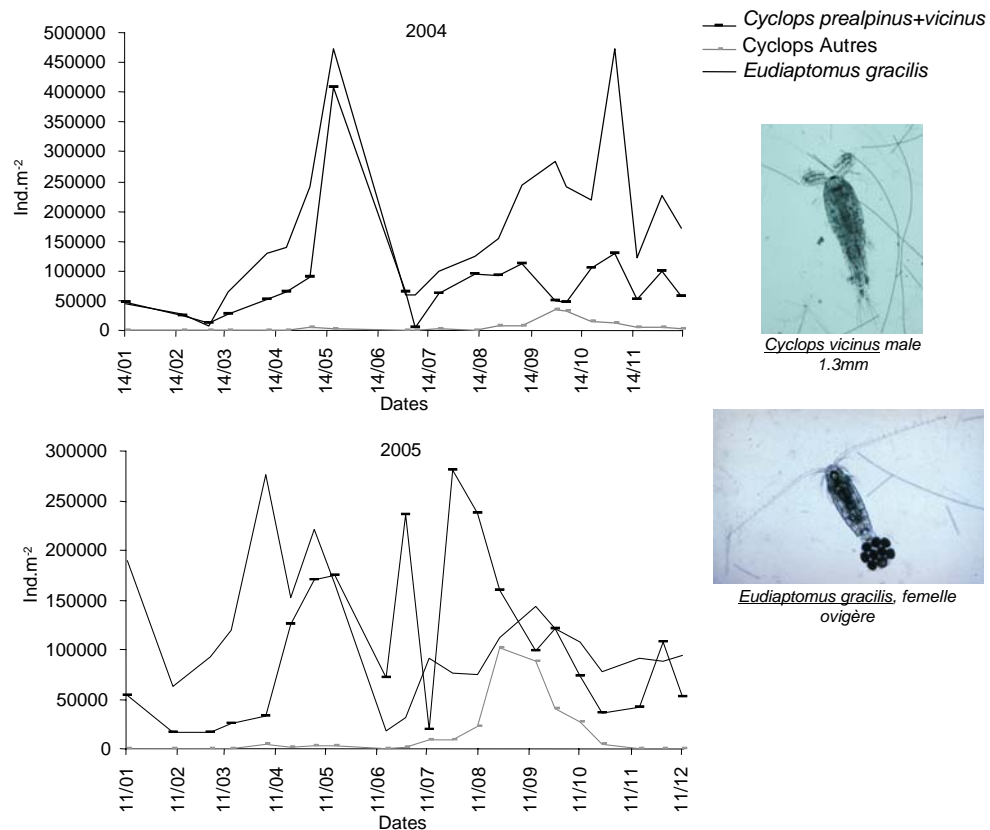


Figure 5: Evolution saisonnière comparée de l'abondance des cyclopoïdes et calanoïdes en 2004 et 2005.

Cette étude comparée des dynamiques saisonnières se caractérise donc par une dynamique saisonnière assez classique qui correspond à celle observée dans les lacs péri-alpins, à savoir :

- de faibles effectifs en hiver et des fortes abondances lors de la stratification thermique au moment du développement phytoplanctonique.

- une très bonne correspondance dans les dates des pics printaniers des cladocères herbivores et les minima printaniers de phytoplancton. Ces dates correspondent à la phase des eaux claires. Un phénomène classiquement observé dans les lacs à statut eutro-mésotrophes et principalement dû à la pression de broutage exercée par les cladocères herbivores sur les formes comestibles qui dominent alors la communauté phytoplanctonique.

Malgré ce schéma « classique », une analyse plus fine de ces dynamiques saisonnières met en avant des variabilités inter-annuelles au niveau de la composition spécifique et de la phénologie. On a ainsi montré des effectifs plus importants en début d'année 2005, suivi d'un développement printanier plus rapide. Ces différences révèlent la sensibilité de la communauté zooplanctonique aux conditions nutritives (composition et abondance du phytoplancton) et thermiques, notamment la dynamique du réchauffement de la colonne d'eau. Notons toutefois que l'influence de la prédation par le poisson ne peut être évaluée en raison du manque de données.

IV. Comparaison inter-lacs et inter-annuelles des abondances des microcrustacés

IV.1. Comparaison inter-lacs des abondances des microcrustacés

En raison de fortes abondances en algues filamenteuses qui colmatent les filets et rendent impossible les analyses ultérieures, plusieurs échantillons du Léman n'ont pu être analysés en 2004 et 2005. Aussi la comparaison entre les trois lacs péri-alpins (Léman, lac d'Annecy et du Bourget) concerne les mois pour lesquels nous disposons pour tous les lacs de données, *ie* de mai à septembre.

Les abondances en microcrustacés observées dans ces 3 lacs sont relativement similaires excepté pour les cyclopoïdes qui présentent des effectifs plus importants dans le lac d'Annecy et les calanoïdes qui au contraire sont moins abondants dans ce lac oligotrophe (**figure 6**). Le nombre de cyclopoïdes dénombrés dans le Bourget n'est pas significativement différent de celui obtenu pour le lac d'Annecy ($p\text{-value} > 0.05$) en revanche, la différence est significative pour les calanoïdes ($p\text{-value} < 0.001$).

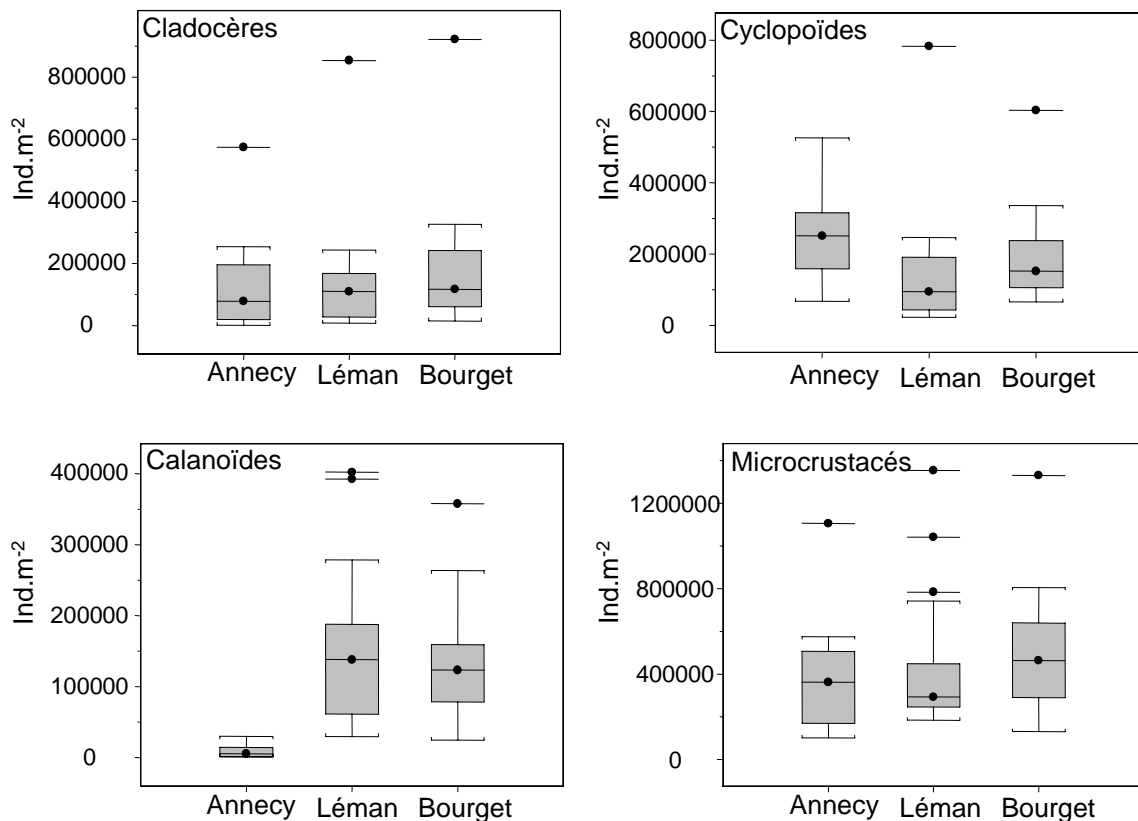


Figure 6 : Comparaison des effectifs observés de mai à septembre (1995-96 et 2004-05) dans les lacs d'Annecy, Léman et Bourget. Les abondances sont représentées par des boîtes à moustaches dans lesquelles sont indiquées les médianes (barres horizontales avec cercle noir). La longueur de la boîte correspond à l'écart interquartile. La ligne horizontale aux extrémités des boîtes indiquent les maxima et minima, les outliers sont représentés par des barres horizontales passant par un cercle noir.

IV.2. Comparaison des abondances des microcrustacés du Bourget avec les années 1995-1996

Toutes les espèces inventoriées ces deux dernières années avaient été observées dans le lac du Bourget en 1995-1996. Comme dans les années 90, les cyclopoïdes sont dominés par *Cyclops prealpinus* (ici associé dans le comptage avec *C. vicinus*). *Mesocyclops leuckarti*, représentant caractéristique des cyclopoïdes dans le lac d'Annecy (Balvay et al., 1997), avait été recensé en 1995 de façon irrégulière et avec des effectifs limités dans le Bourget. Cette espèce, absente en 2004, atteint toutefois des concentrations importantes en 2005.

Le calanoïde *Mixodiatomus laciniatus*, caractéristique du lac d'Annecy et qui avait été signalé pour la dernière fois dans le Bourget par Vivier (1937), n'avait pas été observé dans

les prélèvements 1995 et 1996 et n'est toujours pas présent. Comme dans le Léman, cette famille est monospécifique dans le Bourget et elle est représentée par *Eudiaptomus gracilis*.

Comme dans les années 90, les cladocères constituent en moyenne le groupe le moins abondant, excepté en 2005 (Table 1). Une comparaison avec les concentrations annuelles moyennes reportées dans le rapport 1995-96 montre une progression des abondances des microcrustacés (Table 2). Cette augmentation générale par rapport aux années précédentes est due au maintien d'une importante communauté de cyclopoïdes et à la recrudescence des calanoïdes en 2004, à l'augmentation des cladocères et des cyclopoïdes en 2005.

Tableau 1 : Evolution de l'abondance moyenne annuelle des groupes de microcrustacés (ind.m⁻²).

Ind.m⁻²	1995	1996	2004	2005
Cladocères	49 500 (23.3%) 7 200 (mar) 240 500 (mai)	79 000 (23.8%) 3 900 (mar) 313 700 (juin)	77 955 (23.4%) 1 082 (mars) 285 556 (oct)	17 8421 (43.2%) 6 914 (déc) 1 162 223 (mai)
Cyclopoïdes	77 400 (36.5%) 17 900 (oct) 194 200 (mai)	149 100 (45%) 7 500 (mar) 603 200 (juil)	99 269 (29.8%) 24 382 (mar) 546 527 (mai)	120 396 (29.1%) 21 803 (fév) 346 178 (juil)
Calanoïdes	85 200 (40.2%) 39 300 (oct) 155 400 (sep)	103 300 (31.2%) 13 000 (mar) 209 000 (mai)	155 604 (46.8%) 8 669 (mar) 473 806 (mai)	114 653 (27.7%) 17 230 (juin) 276 144 (avr)

Tableau 2 : Evolution de l'abondance des microcrustacés (ind.m⁻²).

Ind.m⁻²	1995	1996	2004	2005
Moyenne annuelle	212 100	331 400	332 830	413 472
Abondance minimale	75 700 (oct)	24 400 (mar)	34 133 (mars)	112 790 (février)
Abondance maximale	572 900 (mai)	778 400 (juil)	1 192 567 (mai)	1 561 219 (mai)

Excepté l'augmentation des cyclopoïdes et la baisse des calanoïdes observés dans les lacs du Bourget et Léman, les évolutions inter-annuelles sont différentes d'un lac à un autre et aucune tendance générale n'apparaît. Par ailleurs, les changements observés entre les années 1995-96 et 2004-05 pour le Bourget, notamment la diminution des calanoïdes et l'augmentation des cladocères, cyclopoïdes et microcrustacés, ne sont pas significatifs sur la période estivale (**figure7**). Dans ces lacs, les effectifs des trois principaux ordres zooplanctoniques sont relativement stables et ce malgré des changements observés dans leur caractéristiques physico-chimique et au sein de leurs communautés phytoplanctoniques (Druart, ce rapport). Toutefois, des analyses sur plusieurs années réalisées sur les lacs d'Annecy et Léman ont mis en évidence des modifications structurelles et phénologiques des communautés crustacéennes (Anneville et al., en préparation ; Anneville et al., soumis). Une analyse sur une période de 4 ans ne semble pas suffisante pour mettre en évidence et attester d'une quelconque tendance.

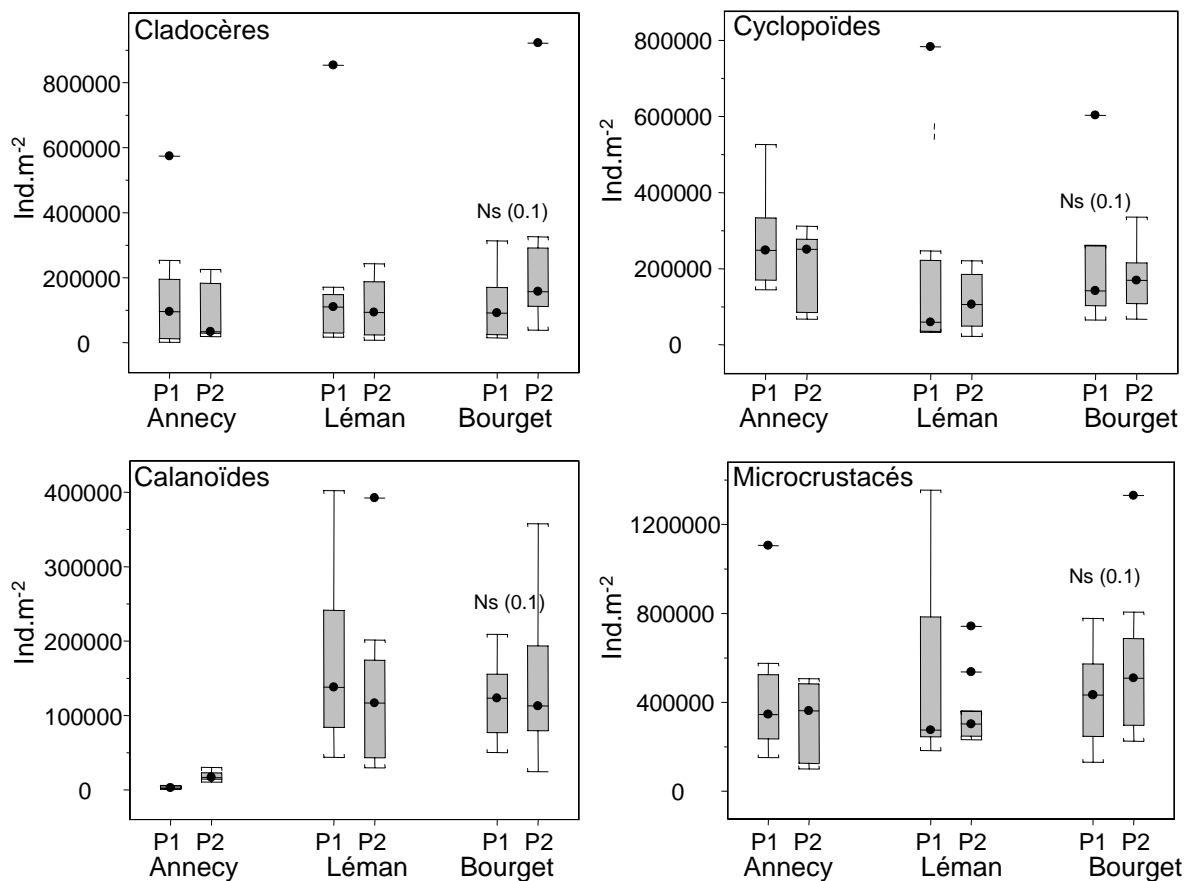


Figure 7 : Comparaison des effectifs observés de mai à septembre pour les périodes P1 (1995-96) et P2 (2004-05) dans les lacs d'Annecy, Léman et Bourget.

IV.3. Impact des efflorescences de *Planktothrix rubescens* sur l'abondance des microcrustacés.

L'étude de la communauté phytoplanctonique a permis de mettre en évidence une modification importante au niveau des abondances relatives et absolues des différents taxons. Cette modification concerne essentiellement les diatomées et les cyanobactéries. Ces dernières très peu consommées par le zooplancton sont dominées par l'espèce toxique *Planktothrix rubescens*. *P. rubescens* présente des développements massifs en été (avec une distribution stratifiée à 12-15m de profondeur) et les fortes biomasses se maintiennent jusqu'à la fin de l'hiver (présente alors dans toute la colonne d'eau).

En raison de la toxicité de *P. rubescens* et de fortes biomasses au détriment des espèces nanoplanctoniques, les modifications de la communauté phytoplanctonique étaient supposées avoir des conséquences néfastes sur l'abondance des groupes zooplanctoniques pendant ces saisons. Or la comparaison avec les années 1995-96 (**figure 8**) montre au contraire une recrudescence des cladocères en été et une augmentation des effectifs pour les trois ordres considérés (cladocères, calanoïdes et cyclopoïdes) en automne-début hiver. Ces organismes ont des régimes alimentaires variés et sont plus au moins sensibles à la prédation. A l'exception de quelques genres prédateurs (*Leptodora* et *Bythotrephes*) les cladocères sont à dominance herbivore et capturent de façon efficace les bactéries et le picoplancton, les copépodes passent d'un régime herbivore à omnivore ou carnivore au cours de leur développement ontogénique. L'augmentation observée chez les trois ordres de zooplancton témoigne donc une amélioration de la productivité zooplanctonique en lien avec de meilleures conditions nutritives (bactérioplancton, phytoplancton, protozoaires et rotifères), une amélioration des flux de matière et/ou une baisse de la prédation par le poisson.

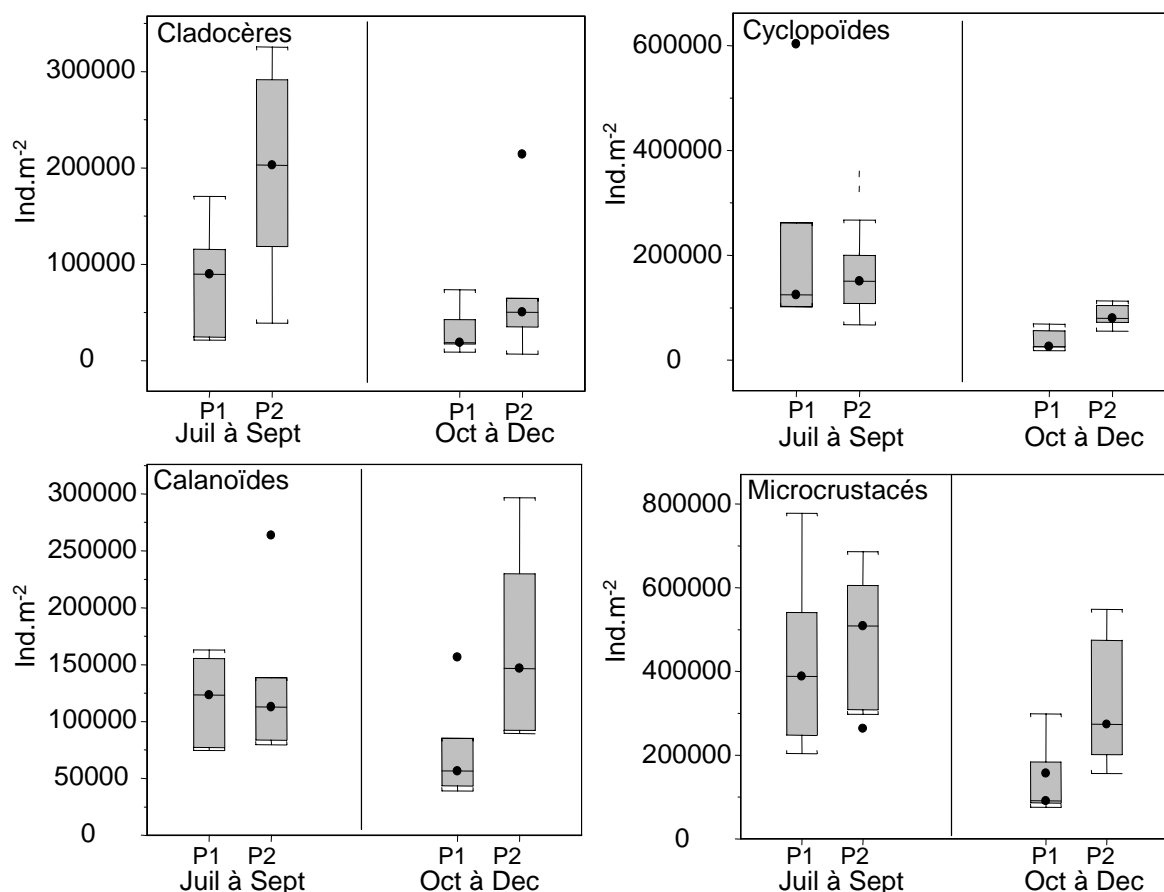


Figure 8 : Comparaison des effectifs observés en été (de juillet à septembre) et automne-début hiver (octobre à décembre) pour les périodes P1 (1995-96) et P2 (2004-05) dans le lac du Bourget.

Il faut retenir de ces observations sur les variations des abondances des diverses composantes de la communauté crustacéenne que :

- Les effectifs dénombrés dans le Bourget se situent dans le même ordre de grandeur que ceux du Léman et Annecy.

- Des fluctuations inter-annuelles sont observées entre 2004 et 2005 mais la comparaison des abondances des grands groupes taxonomiques présents en saison estivale ne permet pas de mettre en évidence des modifications structurelles ou une tendance significative entre les deux périodes (1995-96) et (2004-2005). Les changements sont donc moins importants que ceux observés dans la communauté phytoplanctonique.

Il faut noter cependant que les changements majeurs de la communauté phytoplanctonique sont survenus en automne et hiver. Une comparaison inter-annuelle de la communauté zooplanctonique sur ces saisons met en évidence d'importantes différences entre 95-96 et 2004-2005. En été, ces différences concernent essentiellement les cladocères dont

l'importance a augmenté. En automne-hiver, on observe des effectifs plus élevés pour les 3 ordres zooplanctoniques référencés (cladocères, cyclopoïdes et calanoïdes), sans doute en liaison directe ou indirecte avec la présence de P. rubescens dans le lac.

VI. Autres groupes planctoniques

Mollusques : *Dreissena polymorpha*. Les larves véligères de la moule zébrée d'eau douce sont observées dans les prélèvements d'été, de juin à septembre (**figure 9a**). En 2004, leur abondance maximale atteinte début juillet (44'654 ind.m⁻²) est du même ordre de grandeur que celles observées dans le Léman. L'année suivante le développement de début d'été est faible et l'abondance maximale qui ne dépasse pas les 1'871 ind.m⁻² est observée en 10 août.

Rotifères : En raison de la taille du vide de maille du filet à zooplancton qui laisse échapper une grande partie de ces organismes, les données obtenues sont approximatives et ne sont présentées qu'à titre informatif. Les rotifères observés dans les prélèvements sont de grandes espèces (*Asplanchna*, *Kellicottia*, *Conochilus*, *Notholca*). Si l'on admet que les variations observées reflètent les variations réelles d'abondance de ces organismes, on note que ces espèces apparaissent pendant la saison de développement phytoplanctonique (**figure 9b, 9c**).

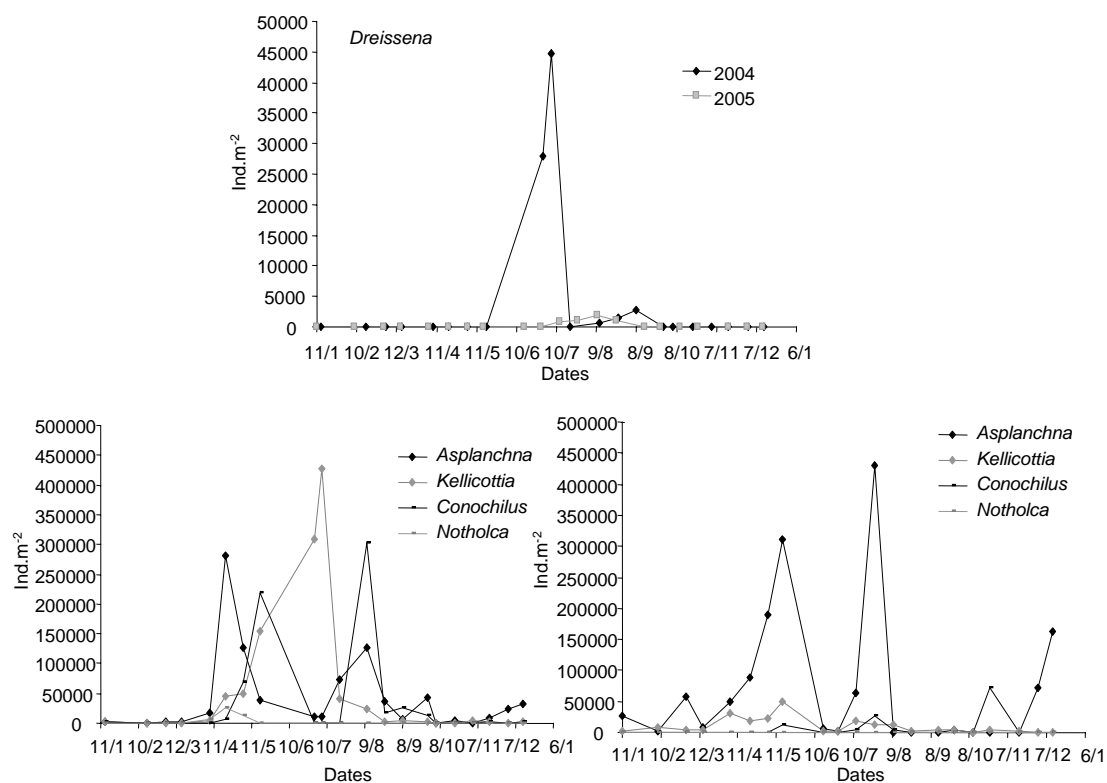


Figure 9 : Evolutions saisonnières comparées des a) larves véligères de *Dreissena polymorpha*, b) des rotifères en 2004 c) des rotifères en 2005.

En 2004, *Notholca* est faiblement représentée. Les 3 autres espèces qui apparaissent à des concentrations relativement similaires voient leur pic d'abondance se succéder dans le temps. *Asplanchna* atteint son maximum le 20 avril (281'390 ind.m⁻²), *Kellicottia* le 6 juillet (427'094 ind.m⁻²) et enfin *Conochilus* le 11 août (303'302 ind.m⁻²).

En 2005, ces espèces sont présentes à de très faibles concentrations et ne dépassent pas les 75'000 ind.m⁻², sauf pour *Asplanchna* dont les pics de printemps et d'été atteignent des valeurs plus importantes que celles observées l'année précédente (311'053 ind.m⁻² le 16 mai et 429'418 ind.m⁻² le 26 juillet).

VI. CONCLUSIONS GENERALES

L'abondance des microcrustacés du lac du Bourget est du même ordre de grandeur que celles observées dans les lacs d'Annecy et Léman. Par ailleurs, la dynamique saisonnière des 3 principaux ordres zooplanctoniques suit le modèle saisonnier classique décrit pour les lacs péri-alpins.

Les deux années de suivi ont toutefois permis de mettre en évidence une variabilité inter-annuelles tant au niveau spécifique que phénologique. Cette variabilité traduit la sensibilité de cette communauté zooplanctonique aux conditions environnementales (ressources nutritive et notamment phytoplancton ; température et taux de prédation). En effet, plusieurs travaux montrent que le zooplancton est un bon indicateur des changements environnementaux et notamment ceux liés aux fluctuations climatiques (Anneville et al., 2002 ; Straile, 2002, Beaugrand et al., 2003). La mise en évidence de telles modifications structurelles et fonctionnelles, essentielle pour la compréhension des fluctuations au sein des espèces piscicoles, nécessite généralement de longues séries de données ce que ne permet pas un suivi discret comme celui du Bourget.

Le changement qui s'est opéré au sein de la communauté phytoplanctonique après le dernier suivi lourd réalisé en 1995-96, ne semble pas affecter, en terme quantitatif, la communauté zooplanctonique. Alors que la proportion de nanoplancton diminue et que *P. rubescens* présente des développements massifs en été, automne et hiver, les cladocères auraient tendance à augmenter pendant ces saisons. De plus, l'ensemble de la communauté crustacéenne présente des effectifs globalement plus élevés en automne-début hiver. En 2004-2005 le zooplancton semble présenter une dynamique plus favorable pour les communautés piscicoles qu'en 1995-96.

Bibliographie

- Anneville O, Souissi S, Ibanez F, Ginot V, Angeli N. 2002. Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva: Annual and interannual changes in their patterns of succession. *Limnol. Oceanogr.* 47:1355-1366
- Balvay G, Blanc P., Druart J.C., Guichard V. 1997. Suivi de la qualité des eaux du lac d'Annecy 1996. Synd. Intercomm. Lac Annecy (éd.). Rapp. INRA, IL 127.97, 117p.
- Straile D 2002. North Atlantic Oscillation synchronizes food-web interactions in central European lakes. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 269:391-395
- Vivier P. 1937 Sur les variations quantitatives du plancton pélagique du lac du Bourget. *Verh. Internat. Limnol.* 8(1) : 55-108.

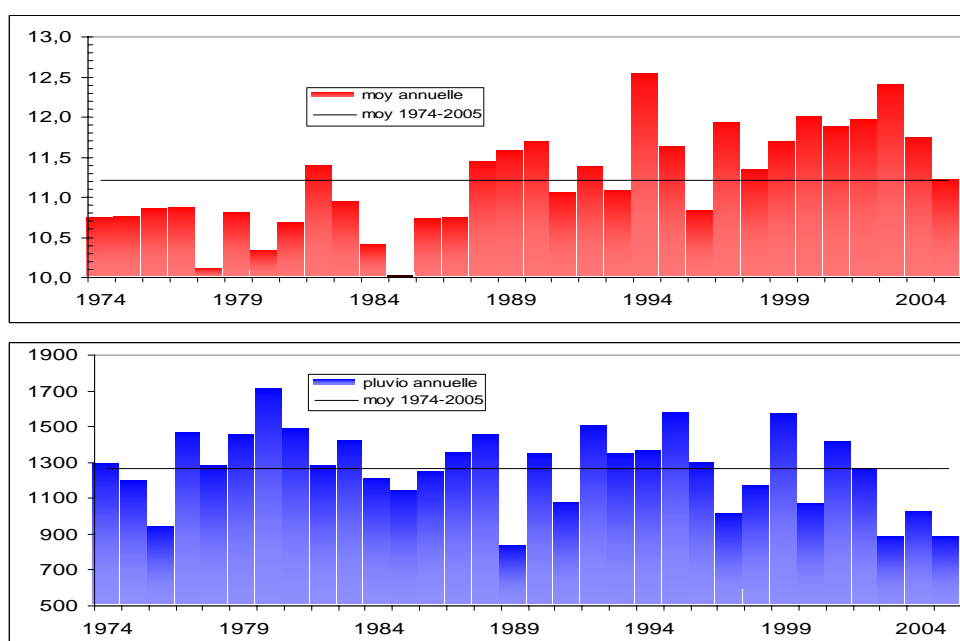
DISCUSSION

Analyse intégrée des résultats

Dans cette première partie de la discussion, nous présentons une synthèse et une analyse globale des résultats obtenus en insistant sur les principales évolutions survenues dans le lac du Bourget par rapport aux travaux antérieurs et sur les indications fournies quant à son état trophique.

En ce qui concerne le compartiment physico-chimique, deux observations majeures semblent ressortir des différents résultats obtenus. La première est que les effets du changement climatique et plus particulièrement du réchauffement actuel de notre planète ont un effet observable sur divers paramètres et processus physico-chimiques. La seconde est que le lac a très peu évolué au niveau de ses paramètres nutritifs par rapport à 1995-1996.

Le réchauffement climatique se manifeste à la fois sur les températures de l'air et de l'eau et sur la pluviométrie, comme le montrent les deux figures ci-dessous réalisées à partir des données de la station météorologique de Voglans. Ces figures révèlent une tendance marquée depuis le début des années 1990 à la fois à une augmentation des températures moyennes annuelles et à une diminution de la pluviométrie. Concernant cette dernière variable, si des années exceptionnellement peu arrosées avaient déjà été observées dans le passé, on constate cependant que celles-ci se sont multipliées au cours de la dernière décennie.



Evolution inter annuelle des températures et de la pluviométrie sur le lac du Bourget

Graphique supérieur : Moyennes annuelles de températures, échelle des ordonnées exprimée en °C

Graphique inférieur : Pluviométries cumulées, échelle des ordonnées exprimée en mm

Ces modifications climatiques (à mettre en relation avec les anomalies de l'oscillation Nord atlantique) se traduisent, en Europe occidentale et donc au lac du Bourget, 1) par un mélange plus tardif de la colonne d'eau en hiver en liaison avec des automnes et des débuts d'hiver plus doux mais aussi 2) par une mise en place plus précoce de la stratification thermique, en lien avec des débuts de printemps plus chauds. En revanche, le cœur de l'hiver (Mi-janvier à mi-mars) est resté froid, notamment au cours des trois dernières années, ce qui s'est traduit par une baisse de la température au niveau de la couche profonde en période de stratification de la colonne d'eau. Il est difficile d'évaluer les conséquences de ces modifications sur le fonctionnement global du lac mais certains éléments laissent à penser qu'elles ne sont peut être pas négligeables.

Ainsi, grâce à l'analyse des longues séries chronologiques disponibles sur le Léman, Anneville et al. (2002a) ont montré que le réchauffement précoce des eaux du lac au printemps s'accompagne de modifications dans les successions phytoplanctoniques. Ces modifications semblent elles-mêmes en partie s'expliquer par un développement précoce des communautés zooplanctoniques et donc une pression de broutage plus forte. Cette même observation a aussi été réalisée sur le lac de Constance (Straile, 2000). On peut donc se demander par exemple si, pour le lac du Bourget, le développement précoce du phytoplancton puis sa consommation par le zooplancton ne contribue pas à épuiser très rapidement le phosphore disponible dans l'épilimnion. En effet les organismes zooplanctoniques sont ensuite consommés par le poisson ou ils sédimentent, ce qui appauvrit cette strate en phosphore utilisable par les microorganismes. Cet épuisement précoce pourrait être renforcé par le fait que l'activité bactérienne demeure limitée au début du printemps en raison d'une température des eaux encore basses, avec comme conséquence principale une faible reminéralisation de la matière organique. Il est d'ailleurs intéressant de noter que l'activité virale semble également faible à cette période de l'année (Jacquet et al., 2005). Les faibles concentrations en phosphore dans l'épilimnion se traduiraient alors par une moindre production phytoplanctonique dans cette strate et donc par une augmentation de la transparence qui serait favorable à l'installation de *P. rubescens* dans le métalimnion. En effet, ce paramètre de transparence est apparu comme un facteur clé permettant d'expliquer pourquoi *P. rubescens* colonise le lac du Bourget depuis la fin des années 1990 (Jacquet et al., 2005).

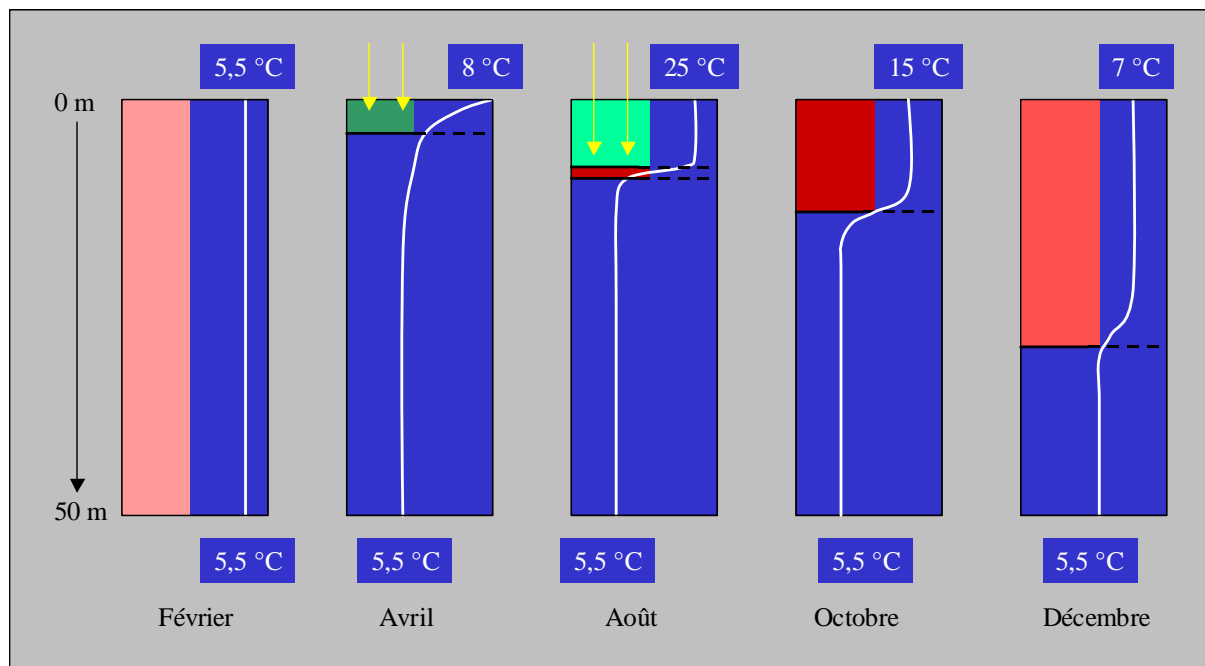
Comme indiqué précédemment, la deuxième observation majeure pour le compartiment physico-chimique concerne la grande stabilité des concentrations en nutriments

(azote, phosphore et silice) et en ions majeurs (Cl, SO₄, Ca, Mg, Na, K) depuis l'étude de 1995-1996. Le lac du Bourget, comme beaucoup de grands lacs alpins et péri-alpins, a vu ses concentrations en phosphore se stabiliser autour d'une valeur de 30 µg/L. Cette concentration situe cet écosystème dans un état trophique qualifié de mésotrophe. Selon les critères de l'OCDE (1982), l'état de mésotrophie se caractérise notamment par des concentrations hivernales en phosphore total en hiver se situant entre 10 et 35 µg/L, des valeurs moyennes annuelles et maximales de chlorophylle *a* comprises entre 2,5 et 8 pour les premières, et 8 et 25 µg/L pour les secondes. Il faut noter qu'en ce qui concerne les concentrations en chlorophylle *a*, une valeur moyenne de 2,9 µg/L a été estimée en 2005 ce qui situe le lac du Bourget juste au dessus de la limite oligotrophie-mésotrophie. Cette estimation moyenne est cependant à prendre avec précaution dans le sens où elle n'intègre pas toujours les valeurs de chlorophylle *a* du pic de *Planktothrix* situé dans le métalimnion. La valeur maximale en 2005 était de 12,2 µg/L en avril, ce qui correspond à un état mésotrophe. La faible valeur moyenne estimée pour la chlorophylle *a* s'explique par la diminution des concentrations en phosphore dans l'épilimnion et l'état de réoligotrophisation avancée du lac du Bourget. De même, si l'on tient compte des valeurs de transparences minimale et moyenne, le Lac du Bourget peut être qualifiée d'oligotrophe en 2004 et de mésotrophe en 2005.

Les résultats obtenus sur le compartiment phytoplanctonique confirment globalement l'état mésotrophe actuel du lac du Bourget, établi sur la base des paramètres chimiques et physiques. En effet, l'espèce dominante au cours des deux saisons d'étude, *P. rubescens*, est décrite comme typique des lacs profonds mésotrophes (Stratégie R dans Reynolds et al., 2002), et elle se caractérise par un développement qui se localise en partie dans le métalimnion. Les autres taxons observés se partagent entre des espèces fréquemment observées dans les milieux eutrophes et des espèces de milieux mésotrophes et oligotrophes. C'est ainsi que les principales diatomées observées au début du printemps sont plutôt des espèces de milieux eutrophes, en relation avec des concentrations encore élevées en phosphore dans les premiers mètres de la colonne d'eau, en début de saison. En revanche, lorsque la stratification thermique est bien établie et que les concentrations en phosphore sont faibles dans l'épilimnion, les espèces présentes dans cette strate en fin de printemps et en été sont plutôt des espèces généralement associées à des milieux oligotrophes ou oligo-mésotrophes, à l'exemple de *Dinobryon* ou de *Erkenia subaequiciliata*. De même, la présence de genres mixotrophes (*Ceratium*, *Peridinium*...) constitue aussi un indicateur de réoligotrophisation de cette strate. Ce même type d'observation avait été réalisé par Anneville

et al. (2002) sur le Léman. En appui de cette signature plutôt oligotrophe du phytoplancton dans l'épilimnion en fin de printemps et en été, il faut constater que les concentrations en chlorophylle *a* sont souvent inférieures à 3 µg/L en été, ce qui correspond à ce qui peut être observé dans des écosystèmes oligotrophes. Il faut aussi noter que ces valeurs de chlorophylle *a* augmentent de façon très originale en automne, en raison de la dispersion de *P. rubescens* dans l'épilimnion à cette saison (Briand et al., 2005, Jacquet et al., 2005).

Le développement de la cyanobactérie *P. rubescens* dans le lac du Bourget suit la même dynamique spatiale et temporelle chaque année. L'espèce s'établit au niveau du métalimnion lorsque la stratification des eaux est déjà bien marquée. Elle subit une première phase de développement en été qui peut lui permettre d'atteindre des biomasses importantes (chiffre record de 70 000 cellules/ml). A l'automne, elle gagne l'épilimnion où elle subit généralement une seconde phase de développement. Le mélange progressif des eaux en hiver l'entraîne ensuite vers des profondeurs croissantes. Ses concentrations cellulaires diminuent alors en liaison avec sa dispersion dans une couche d'eau de plus en plus épaisse (voir figure suivante).



Légendes de la figure : Coupe transversale du lac du Bourget entre 0 et 50 m de profondeur.

Trait blanc : profil de température dans la colonne d'eau (les valeurs de température sont indiquées au dessus et en dessous de la figure)

Rectangles rouges (forte concentration) à **roses** (faible concentration) : localisations et concentrations de *P. rubescens* dans la colonne d'eau.

Rectangles verts foncés (forte concentration) et **verts clairs** (faible concentration): localisation et concentration du phytoplancton autre que *P. rubescens*

Flèches jaunes : pénétration de la lumière

Le « paradoxe » de l'installation durable de cette cyanobactérie dans le lac du Bourget alors que ce lac est en voie de restauration repose sur trois processus essentiels (Jacquet et al., 2005) :

- Le premier est que l'épuisement précoce du phosphore dans l'épilimnion s'est traduit par une augmentation des transparences qui permet désormais à la lumière de pénétrer plus en profondeur dans la colonne d'eau. Des mesures récentes réalisées dans le lac du Bourget ont d'ailleurs montré qu'une quantité importante de lumière, dominée par les longueurs d'ondes vertes, parvenaient encore à 12-15 m de profondeur (Oberhaus et al., en révision).

- Le second est que cette lumière peut être utilisée par *P. rubescens* pour sa photosynthèse car cette espèce possède une pigmentation rouge (liée à la présence de phycoérythrine) lui permettant d'être particulièrement efficace pour absorber la lumière verte. De plus elle est capable d'avoir une croissance non négligeable à une température de 15°C ce qui correspond aux conditions thermiques du métalimnion (Oberhaus et al., en révision).

- Le troisième est que la stratification thermique très marquée du lac du Bourget, avec un métalimnion bien défini, est particulièrement favorable à l'installation de la cyanobactérie. Le petit lac de Zürich et le lac de Nantua qui connaissent, ou ont connu, des problèmes avec *P. rubescens*, partagent cette même structure physique en été, à l'inverse du lac Léman qui bien que présentant des caractéristiques chimiques et une histoire "écologique" très proches de celles du Bourget, ne connaît que très rarement des proliférations de *P. rubescens*.

La question essentielle qui demeure par rapport aux proliférations de *P. rubescens* dans le lac du Bourget concerne l'origine du phosphore qu'elles utilisent pour leur croissance. En effet, comme les analyses chimiques l'ont montré, la couche appauvrie en phosphore est de 25-30 m en été ce qui, en théorie, devrait limiter la croissance de la cyanobactérie localisée à 12-15 m de profondeur. Pourtant, les fortes biomasses observées montrent que *P. rubescens* doit bénéficier, à certains moments, de « pulses » de phosphore qui lui permettent d'assurer sa croissance. Ces pulses n'ont pas été détectés car il est probable que quand ils surviennent, tout le phosphore est immédiatement consommé et/ou stocké par les cellules ce qui ne permet pas, par des analyses ponctuelles, de les mesurer. Deux origines sont suspectées pour ces pulses. La première est que le phosphore relargué par les sédiments au niveau des rives réalimenterait le métalimnion et donc la cyanobactérie. Aucune évidence claire ne s'est dégagée à ce sujet au cours du programme DYLACHEM mais cet amendement par les berges reste une possibilité. Il est évident que le rôle des ondes internes dans les mélanges verticaux en période stratifiée mérite encore d'être étudié pour bien évaluer son éventuelle incidence sur le développement de *P. rubescens*. La seconde origine de ces pulses de phosphore pourrait être les crues qui

transportent l'essentiel du phosphore allochtone qui parvient dans le lac. Cette hypothèse reste cependant entièrement à vérifier mais l'été 2003, qui s'était révélé particulièrement sec, avait aussi été marqué par une disparition progressive de *P. rubescens* dans le métalimnion alors que celle-ci s'était bien installée au printemps.

Les données obtenues sur la boucle microbienne confirment le caractère encore mésotrophe du lac du Bourget, notamment en raison de la faible proportion des formes unicellulaires ou coloniales de picocyanobactéries par rapport aux formes nano- et microplanctoniques. Il faut cependant remarquer que le développement des picocyanobactéries est surtout observé dans l'épilimnion en été et en début d'automne, au moment où il se caractérise par des conditions de type oligotrophiques, ce qui confirme les observations réalisées sur le phytoplancton. En ce qui concerne les ciliés, la richesse spécifique importante observée correspond plutôt à celle que l'on trouve dans des lacs mésotrophes et eutrophes.

Les estimations d'abondances bactériennes nous renseignent peu sur l'état trophique du lac, même si elles semblent être ponctuellement plus élevées que celles du lac d'Annecy par exemple. Il en est de même pour la composition de ces communautés puisqu'une étude comparative menée sur les trois lacs (Annecy, Bourget et Léman) a montré que la composition globale des communautés était peu différentes d'un lac à l'autre, et que de nombreux taxons étaient communs aux trois lacs (Dorigo et al., en révision). Cependant, ces travaux ont aussi révélé que des différences ponctuelles dans l'espace et dans le temps peuvent être observées en liaison avec la dynamique du phytoplancton.

Enfin, la production bactérienne dans le lac du Bourget peut représenter une fraction très importante de la productivité de l'écosystème et constituer par voie de conséquence une source de carbone pour les niveaux trophiques supérieurs. Ceci est particulièrement vrai en été dans l'épilimnion, et suggère que cet écosystème fonctionne alors plus en hétérotrophie qu'en autotrophie.

Le dernier compartiment étudié était le compartiment zooplanctonique. Deux pics d'abondance ont été observés chaque année. Le premier en mai est clairement lié au développement printanier de certaines diatomées de chlorophycées. L'impact du zooplancton sur le phytoplancton se traduit par la phase des eaux claires et une augmentation de la transparence, lorsque tout le phytoplancton a été consommé. Le second en été concerne des

espèces différentes qui ne vont pas exercer un contrôle aussi drastique qu'au printemps sur les populations phytoplanctoniques. La forte variation inter annuelle dans la composition et l'abondance des communautés est très difficile à interpréter car elle est liée à de multiples facteurs que seules, de longues séries de données pourront nous permettre d'identifier. Peu de différences par rapport à l'enquête de 1995-1996 ont été observées, et les caractéristiques générales de ce compartiment (composition spécifique, abondance...) sont proches de celles du lac d'Annecy et du Léman.

Cependant, il apparaît une différence remarquable par rapport à 1995-1996 concernant l'augmentation des effectifs de cladocères, calanoïdes et cyclopoïdes en automne et début d'hiver. Diverses données de la littérature mais aussi de nos propres expérimentations (Oberhaus et al., soumis) montrent que les cyanobactéries sont peu consommées par le zooplancton en raison de divers facteurs telles que la taille des filaments qui rend l'ingestion difficile, ou la production de toxines ou d'autres métabolites qui entraîneraient un comportement d'évitement des cyanobactéries par le zooplancton. Ces expérimentations ont aussi montré que les daphnies étaient capables d'ingérer des filaments de petites tailles, ce qui pourrait permettre d'expliquer en partie l'augmentation des effectifs en automne. De plus, un lien indirect entre le zooplancton et la présence de *P. rubescens* pourrait aussi exister à travers par exemple la prédation des bactéries associées aux cyanobactéries. Enfin, on ne peut complètement exclure aussi qu'une baisse de la prédation par les poissons contribue à expliquer ce phénomène (voir le rapport de l'étude piscicole).

Pour conclure sur cette analyse intégrée des résultats, nous avons tenté de proposer un schéma récapitulatif du fonctionnement du lac du Bourget prenant en compte à la fois les données physico-chimiques et biologiques. Ce schéma est structuré en quatre blocs définis par rapport aux saisons car il existe bien une rythmicité saisonnière marquée dans le fonctionnement du lac du Bourget. Dans chacun de ces blocs sont rappelés les points qui nous sont apparus comme essentiels dans chacun des compartiments étudiés (physico-chimie, phytoplancton, zooplancton & boucle microbienne).

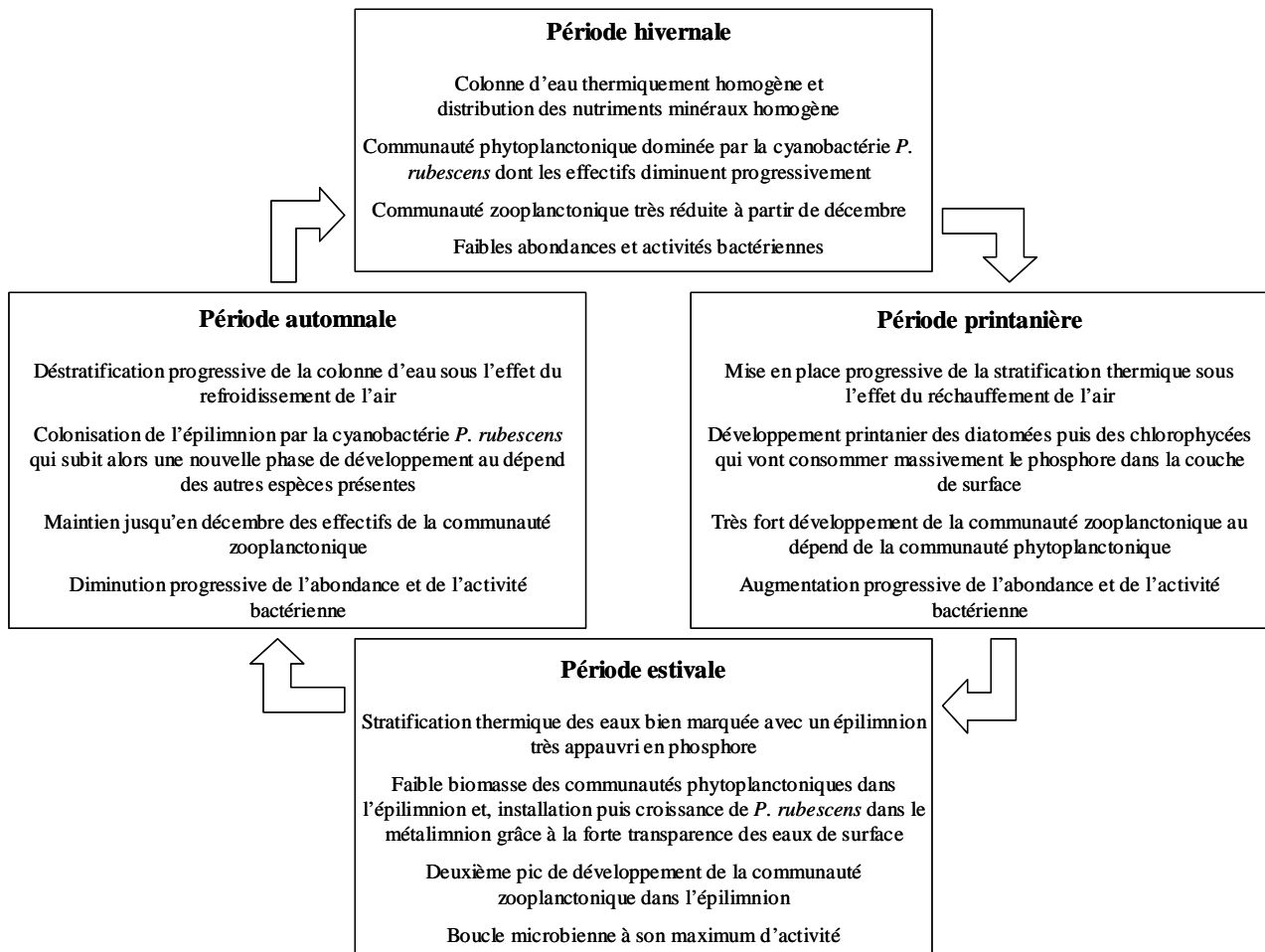


Schéma récapitulatif du fonctionnement saisonnier du lac du Bourget

Bibliographie

- Anneville et al. (2002a). Temporal mapping of phytoplankton assemblages in lake Geneva: Annual and interannual changes in their patterns of succession. *Limnol. Oceanogr.* 47, 1355-1366.
- Anneville et al. (2002b). Restoration of Lake Geneva: Expected versus observed responses of phytoplankton to decreases in phosphorus. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 7, 67-80.
- Briand, J.-F., S. Jacquet, C. Flinois, C. Avois-Jacquet, C. Maisonnète, B. Leberre and J.-F. Humbert. 2005. Variations in the microcystins production of *Planktothrix rubescens* (cyanobacteria) assessed by a four years *in situ* survey of Lac du Bourget (France) and by laboratory experiments. *Microb. Ecol.* 50:418-428
- Dorigo U., D. Fontvieille. and J.F. Humbert. No dramatic differentiation in the bacterioplankton community composition of three deep alpine lakes differing by their trophic status. En révision pour *Env. Microbiol.*
- Jacquet, S., I. Domaizon, S. Personnic, S. Duhamel, A. S. Pradeep Ram, M. Heldal and T. Sime-Ngando. 2005. Estimates of protozoan and virus-mediated mortality of bacterioplankton in Lake Bourget (France). *Fresh. Biol.* 50:627-645
- Jacquet, S., J.-F. Briand, C. Leboulanger, C. Avois-Jacquet, G. Paolini, L. Oberhaus, B. Tassin, B. Vinçon-Leite, J.-C. Druart, O. Anneville and J.-F. Humbert. 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
- Oberhaus L., M. Gelinas M., B. Pinel-Alloul, A. Ghadouani and J.F. Humbert. Comparative grazing of two toxic *Planktothrix* species by geographic isolates of *Daphnia*. Soumis à *J. Plankt. Res.*
- Oberhaus, L. J.-F. Briand, C. Leboulanger, S. Jacquet and J.-F. Humbert. Comparative effects of the quality and quantity of light on the growth of *Planktothrix agardhii* and *P. rubescens*. En révision pour *J. Phycol.*
- OCDE (1982). Eutrophisation des eaux : méthodes de surveillance, d'évaluation et de lutte. Paris, 164 pp.
- Reynolds et al. (2002). Towards a functional classification of the freshwater phytoplakton. *J. Plankt. Res.* 24, 417-428.
- Straile D. (2000). Meteorological forcing of plankton dynamics in large and deep continental European lake. *Oecologia* 122, 44-50.

Comment définir l'état trophique actuel du lac du Bourget ?

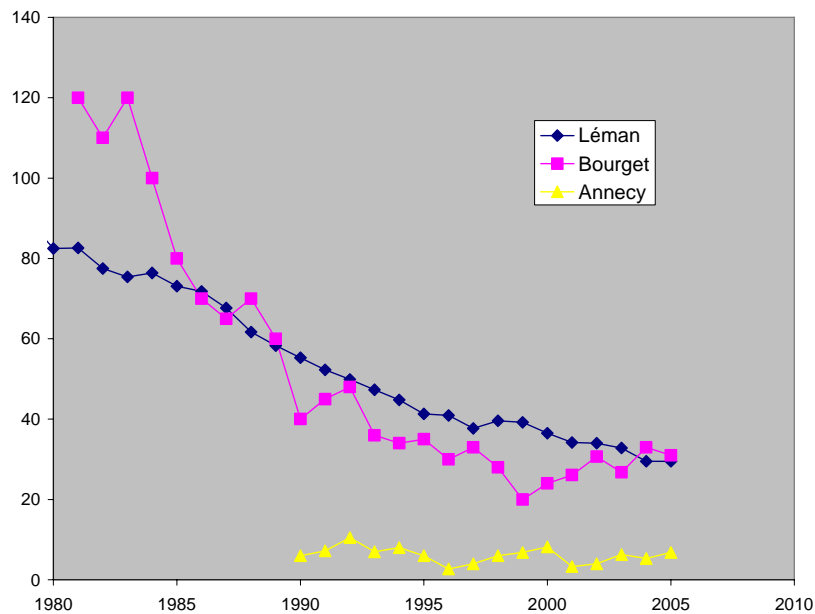
Cette question, en théorie simple, ne l'est plus forcément à la lecture de ce rapport, tant il est vrai que les différents descripteurs peuvent être porteurs d'informations plus ou moins contradictoires ce qui ne permet pas de trancher de manière sûre et définitive. Nous avons toutefois apporté plusieurs éléments de réflexion ou de réponse à cette question, que l'on sait être essentielle pour les gestionnaires. Ces éléments de réponse basés sur l'analyse des résultats des divers compartiments étudiés, montrent clairement que le lac du Bourget se situe dans un état trophique intermédiaire entre l'eutrophie et l'oligotrophie, que l'on peut qualifier de mésotrophie.

Les débats dans la communauté scientifique sur la caractérisation de l'état trophique d'un écosystème aquatique perdurent depuis des années et ont généré une importante littérature. Divers organismes officiels (OCDE, Cemagref, Agences de l'eau, ...) se sont appuyés sur ces publications pour tenter de proposer des grilles d'évaluation prenant en compte un nombre plus ou moins important de critères relevant à la fois de la physico-chimie et de la biologie. C'est sur la base d'une telle approche que l'on a défini, dans le chapitre précédent, le lac du Bourget comme étant mésotrophe, notamment par rapport à ses concentrations en phosphore total en hiver ou par rapport à l'importance prépondérante, dans la communauté phytoplanctonique, de la cyanobactérie toxique *P. rubescens*.

Cette information sur l'état trophique actuel de ce lac est cependant en soit, finalement, assez peu intéressante. En effet, il nous semble bien plus pertinent de déterminer dans quelle dynamique trophique évolutive se trouve actuellement cet écosystème. C'est dans ce sens que nous avons analysé l'ensemble des informations apportées par ce suivi et que nous les avons comparées aux enquêtes antérieures.

Au niveau des variables physico-chimiques, le message essentiel de cette enquête concerne la stabilité des concentrations en phosphore dans les eaux du lac car ce paramètre est, au contraire de l'azote, le facteur limitant la production phytoplanctonique en milieu lacustre. Depuis les années 1980, les mesures de gestion prises pour limiter les apports en nutriments dans le lac se sont révélées particulièrement efficaces puisque la concentration en phosphore a été divisée par 4. Si l'on compare cette évolution à celle du Léman (voir figure ci-dessous), on constate que l'abatement en phosphore a été beaucoup plus important dans le lac

du Bourget. A plus large échelle géographique, cette réduction est aussi plus importante que celles observées dans les lacs de Constance et de Zürich (lac aval) qui ont connu des cinétiques de phosphore très proches de celle du Léman. Il est important toutefois de tempérer nos propos en rappelant que ces différents écosystèmes n'ont pas la même taille, la même pression au sein de leur bassin versant, ... et que la comparaison reste par conséquent toute relative.



Evolution des concentrations en phosphore dans les trois grands lacs alpins français pendant la période de restauration

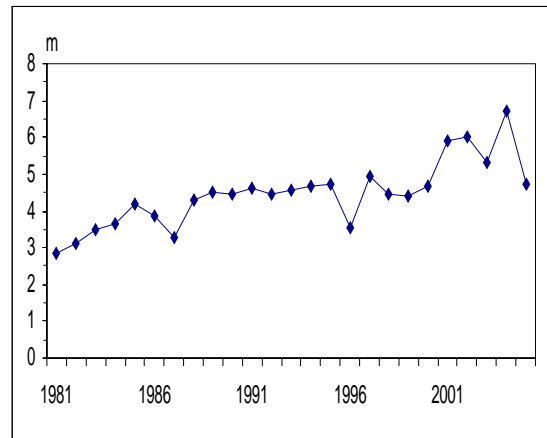
(Echelle des ordonnées : Concentrations en phosphore total en hiver exprimée en µg/L)

Dans tous ces écosystèmes qui ont connu une phase eutrophe dans les années 1970-80, il est remarquable de constater que les concentrations en phosphore se sont actuellement stabilisées à des valeurs comprises entre 20 et 40 µg/L. Le lac du Bourget au niveau du paramètre phosphore a donc très clairement évolué vers une réoligotrophisation de ses eaux si l'on tient compte des 30 dernières années. Cependant, le processus semble s'être stoppé depuis une dizaine d'années, ce qui montre les limites actuelles des mesures prises dans les années 1980.

La transparence constitue un indicateur physique très intéressant car ce paramètre est fortement lié à la biomasse phytoplanctonique présente dans l'épilimnion du lac du Bourget mais aussi à la qualité de cette biomasse. En effet, la transparence est moins bonne, à biomasse égale, avec des espèces de petites tailles qu'avec des espèces de grandes tailles.

Depuis 25 ans, la transparence moyenne annuelle n'a cessé de croître dans le lac du Bourget comme le révèle le graphique ci-dessous. Des maxima de transparence se situant entre 17 et 15 m ont même été observés dans le lac, respectivement lors des hivers 2004 et 2005. De même, des minima de 4,2 et 2,4 ont été enregistrés lors de ces deux années.

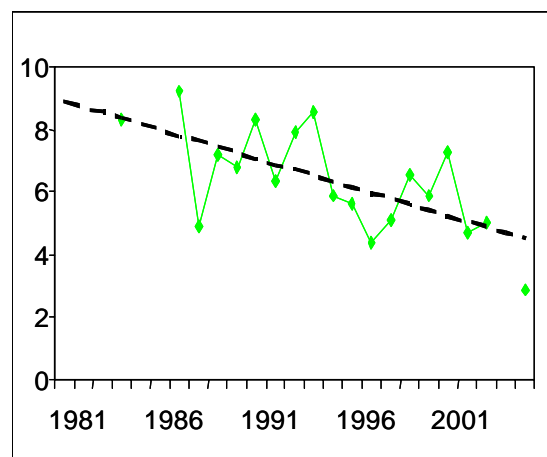
Evolution des transparences moyennes annuelles dans le lac du Bourget
(Echelle des ordonnées : profondeurs exprimées en mètre)



L'analyse de ces valeurs, selon les critères de l'OCDE, montre qu'en 2004, les estimations minimale, moyenne et maximale de transparence définissaient le lac du Bourget comme un lac oligotrophe alors qu'en 2005, ces valeurs étaient celles d'un lac mésotrophe. Le fait que, pour la première fois en 2004, des valeurs de transparence correspondant à un état oligotrophe aient été observées montre que ce critère confirme lui aussi le processus de réoligotrophisation du lac du Bourget.

L'évolution des concentrations moyennes en chlorophylle *a* dans la zone euphotique est en accord avec les données de transparence comme le révèle la figure ci-dessous.

Evolution des concentrations moyennes annuelles en chlorophylle *a* dans la zone euphotique du lac du Bourget
(Echelles des ordonnées : concentrations exprimées en µg/L)



L'analyse de cette figure, par rapport aux critères OCDE, montre que, depuis 1995-1996, les valeurs moyennes de concentrations en chlorophylle *a* se sont toujours situées au

dessous du seuil de 8 µg/L qui définit la limite inférieure d'un état eutrophe pour un plan d'eau. Il faut aussi remarquer que les estimations des dernières années se rapprochent de la limite d'un état oligotrophe. Ces résultats doivent être cependant nuancés par le fait que la biomasse de *P. rubescens* n'est pas toujours prise en compte dans cette estimation, notamment lorsque la cyanobactérie est dans sa phase stratifiée. On peut cependant constater que cet estimateur, comme les précédents, suggère que le lac du Bourget se situe dans un processus de réoligotrophisation de ses eaux.

Au niveau des divers compartiments biologiques, le phytoplancton est celui qui nous a donné le plus d'informations sur la dynamique d'évolution trophique du lac du Bourget, en partie parce que les données « historiques » sont plus nombreuses que pour les autres compartiments biologiques. Dans ce compartiment phytoplanctonique, une des approches intéressantes peut être de se concentrer sur l'évolution de la communauté de cyanobactéries depuis les années 1980. Les données alors acquises par le CEMAGREF, signalaient la présence importante de *Microcystis aeruginosa* en été dans l'épilimnion. Or, cette espèce est typique des milieux eutrophes lorsqu'elle se développe en été dans l'épilimnion. Lors de l'enquête 1995-1996, elle n'est plus retrouvée dans l'épilimnion mais des colonies sont encore présentes à des profondeurs plus importantes. Enfin, le présent travail a révélé une présence anecdotique de cette espèce en 2004-2005. A un degré moindre, les mêmes observations peuvent être faites pour *Aphanizomenon flos aquae* qui est aussi une cyanobactérie filamenteuse typique des milieux eutrophes. A l'inverse de ces deux espèces, si *P. rubescens* était déjà signalée en 1982-1983 puis en 1995-1996, ce n'est que depuis 1997 qu'elle forme des biomasses vraiment importantes dans le lac du Bourget, notamment au niveau du métalimnion lors de la période estivale. Or cette espèce est typique des milieux mésotrophes profonds. Ainsi sur la base de l'étude des seules cyanobactéries, on voit bien que le lac du Bourget se place dans une dynamique de réoligotrophisation, avec un état actuel intermédiaire entre la phase eutrophe et la phase oligotrophe.

En ce qui concerne les espèces phytoplanctoniques autres que les cyanobactéries, l'un des événements essentiels ayant marqué l'évolution récente du lac du Bourget entre 1995-1996 et le présent travail est la moindre importance de *Mougeotia* qui constituait la biomasse la plus importante en 1995-1996. Cette espèce est typique des lacs eutrophes et elle présente une sensibilité élevée au déficit en nutriments (Reynolds et al., 2002). Son remplacement par *P. rubescens* constitue donc aussi une indication claire sur la réoligotrophisation en cours du

système. Il faut cependant noter qu'elle est encore capable de se développer ponctuellement dans le lac à l'exemple de ce que nous avons observé en 2003.

Enfin, nous avons souligné dans nos résultats sur le compartiment phytoplanctonique, que la part du nanoplancton avait diminué depuis 1995-1996, ce qui contredit nos propos précédents sur le processus de réoligotrophisation des eaux. En effet, un tel processus devrait conduire à une dominance des petites formes phytoplanctoniques sur les plus grosses. Il est clair que les biomasses importantes de *P. rubescens* intégrées dans les calculs, faussent cet indicateur. Les données recueillies sur le compartiment microbien montrent en effet dans l'épilimnion un fort développement estival des picocyanobactéries, en accord avec une diminution des concentrations en phosphore dans cette strate.

Dans le même ordre d'idée, les travaux sur la boucle microbienne ont révélé qu'en été, le fonctionnement hétérotrophe était au moins aussi important que le fonctionnement autotrophe, ce qui constitue une signature de milieux plutôt oligotrophes. La présence, chez les ciliés et les flagellés, d'espèces mixotrophes constituent aussi un marqueur de réoligotrophisation au niveau de ce compartiment microbien.

Les données obtenues sur le compartiment zooplanctonique sont peu informatives par rapport à l'état trophique du lac car la composition mais aussi les abondances observées sont peu différentes de celles du lac d'Annecy et du Léman, qui se caractérisent pourtant des statuts trophiques très différents.

L'ensemble de ces éléments appuie donc la conclusion globale que le lac du Bourget connaît depuis quelques années un processus évolutif entre un état eutrophe et un état tendant vers l'oligotrophie. Cet état transitoire peut être qualifié de mésotrophe mais les exemples donnés précédemment montrent que sa signification est en soit limitée puisqu'il se définit, pour une part importante, par des indicateurs traduisant des états qui vont de l'eutrophie à l'oligotrophie.

Dans une perspective de clarification et de meilleure définition de ces états trophiques pour les gestionnaires des écosystèmes aquatiques, il semble plus que jamais pertinent de tenter d'élaborer des tables ou des équations mathématiques simples à partir de différents indicateurs pertinents en utilisant des coefficients de pondération tenant compte de leur importance pour le fonctionnement de l'écosystème. Des travaux ont déjà été engagés en ce sens en dehors de nos frontières.

Quels sont les indicateurs pertinents pour le suivi de l'évolution de la qualité des eaux du lac du Bourget ?

L'ensemble des données acquises au cours de cette étude montre que les indicateurs les plus pertinents pour le suivi de l'évolution trophique du lac du Bourget sont à la fois des indicateurs physico-chimiques et des indicateurs biologiques. En effet, nous avons observé dans les chapitres précédents que l'amélioration de la qualité des eaux du lac du Bourget se traduisait dans les différents compartiments étudiés de façon inégale. Les concentrations en phosphore ont par exemple baissé rapidement dès lors que les mesures de gestion des apports en nutriments ont été prises, alors qu'un délai a été nécessaire pour les communautés biologiques, présentant de surcroît une cinétique clairement différente. Cela n'a rien de surprenant puisqu'il est admis que, pour les communautés biologiques, plus on progresse dans les réseaux trophiques (de la bactérie jusqu'aux poissons) plus la réponse aux variations de l'environnement est lente à se mettre en place. Il paraît donc indispensable de disposer d'indicateurs dans les différents compartiments car ils permettent d'obtenir une image intégrée, à diverses échelles temporelles, des variations environnementales en général, et de l'amélioration de la qualité des eaux du lac en particulier.

Concernant le compartiment physico-chimique, le suivi des nutriments et notamment celui du phosphore total constitue un indicateur privilégié de l'évolution de l'état trophique du lac, de même que de l'évolution de la transparence. Enfin, le suivi de la désoxygénation reste un paramètre d'intérêt mais ce dernier nous renseigne plus sur l'environnement climatique du lac que sur son fonctionnement. Les suivis légers effectués sur le lac du Bourget depuis le début des années 1980 permettent donc bien de répondre à la partie physico-chimique de cette demande d'indicateurs. Il pourrait se révéler intéressant et complémentaire de pouvoir déterminer dans un avenir plus ou moins proche, l'origine du phosphore utilisé par le compartiment biologique, afin d'estimer la part relative des apports externes et du recyclage interne dans le cycle biologique de cet élément (voir la partie : synthèse globale). Cependant les méthodologies restent encore en partie à développer et nécessitent des moyens humains et analytiques très lourds, ce qui ne peut se faire que dans le cadre de projets de recherche multidisciplinaire.

Pour les compartiments biologiques, la concentration moyenne en chlorophylle *a* qui pourrait constituer un estimateur global très pertinent, ne donne en fait qu'une image partielle de l'évolution de la communauté phytoplanctonique, en raison du fait qu'elle est seulement estimée dans la couche euphotique. Ainsi, elle ne prend pas toujours en compte la présence de cyanobactéries comme *Planktothrix rubescens*, lorsque celles-ci occupent le métalimnion. Cependant, les variations de ces concentrations en chlorophylle *a* demeurent intéressantes, surtout si l'on considère cet indicateur en fonction des saisons et des strates du lac. C'est ainsi qu'en été, dans l'épilimnion, les valeurs estimées ces dernières années montrent que le lac du Bourget tend nettement vers l'oligotrophie, ce qui constitue donc un indicateur très positif de son évolution. De même, en automne, les concentrations en chlorophylle *a* plus ou moins élevées dans ce même épilimnion, traduisent l'ampleur du développement de la cyanobactérie pendant la première partie de son cycle annuel, et ainsi nous fournit un renseignement supplémentaire sur l'état trophique de cet écosystème. C'est pourquoi l'utilisation de la sonde spectrofluorimétrique s'avère particulièrement intéressante car elle permet d'obtenir une image sur les 50 premiers mètres de la colonne d'eau de la distribution de la chlorophylle.

Les connaissances sur le compartiment microbien (à l'exception du phytoplancton) sont encore assez partielles (en comparaison des données accumulées sur le phytoplancton), ce qui rend plus difficile son utilisation comme indicateur. Nous avons constaté par exemple que les abondances et la composition de la communauté bactérienne nous renseignaient peu sur l'état trophique du lac du Bourget. Plus intéressant semble être la distribution en taille des flagellés hétérotrophes qui constitue un marqueur de comportement alimentaire plus ou moins dirigé vers les picocyanobactéries ou les bactéries, suivant le niveau trophique du milieu. De même, pour les flagellés mais aussi les ciliés, l'importance relative des formes mixotrophes en comparaison des hétérotrophes stricts, semble constituer un indicateur intéressant d'état trophique, puisque les espèces mixotrophes peuvent se développer dans des systèmes appauvris en nutriments et ainsi marquer un processus de réoligotrophisation.

Concernant le microphytoplancton, les cyanobactéries constituent un indicateur intéressant d'état trophique d'un milieu car les genres les plus courants dans les écosystèmes aquatiques continentaux sont souvent associés à des conditions trophiques bien définies. A l'évidence, pour le lac du Bourget, l'évolution de la population de *P. rubescens* dans les prochaines années va donc nous renseigner sur l'évolution de l'état trophique de cet écosystème. La surveillance de cette cyanobactérie, outre le fait qu'elle est nécessaire par

rapport à l'usage de cette ressource pour alimenter une partie des populations riveraines, devra donc être poursuivie.

Il pourrait être aussi intéressant de mener une réflexion et aussi des recherches sur l'utilisation des diatomées comme indicateur d'état trophique. En effet, dans les cours d'eau, elles ont montré toute leur pertinence pour évaluer la qualité des eaux et elles sont aussi utilisées dans les lacs en paléolimnologie, pour déterminer l'évolution trophique de ces écosystèmes à partir de l'étude des sédiments.

Enfin, nos résultats sur le compartiment phytoplanctonique ont suggéré qu'il pourrait s'avérer très utile d'étudier plus précisément l'évolution relative des proportions de pico-, nano- et microphytoplancton dans la communauté autotrophe du lac du Bourget. Cet indicateur semble en effet assez bien traduire l'évolution trophique des écosystèmes.

Les informations sur les échelons trophiques supérieurs (zooplancton crustacéen) n'ont pas permis de dégager, pour le lac du Bourget, d'indicateurs vraiment pertinents d'évolution de son état trophique. Comme pour la boucle microbienne, les données disponibles sont historiquement beaucoup moins nombreuses que pour le phytoplancton ce qui limite les interprétations qui peuvent en être faites. Il est évident que ce compartiment joue un rôle fondamental dans le fonctionnement global du lac, notamment à travers le contrôle exercé sur certaines populations phytoplanctoniques ou microbiennes (bactéries, ciliés, flagellés...) mais aussi comme ressource pour les échelons trophiques supérieurs (poissons). Alors que la communauté zooplanctonique semble peu différente, en terme de composition et d'abondance, de celles observées dans le Léman ou dans le lac d'Annecy, les biomasses de poissons sont en revanche, inférieures dans le lac du Bourget. La recherche des facteurs ou processus permettant de comprendre ce phénomène pourrait donc se révéler particulièrement intéressante pour mieux comprendre le fonctionnement du lac et ainsi, pour mettre en évidence d'autres indicateurs que ceux actuellement utilisés pour le zooplancton.

Cette réflexion sur la notion d'indicateurs de l'état trophique et donc en partie, de l'état écologique des écosystèmes, dépasse le strict cadre du lac du Bourget, notamment dans la perspective d'application de la Directive Cadre sur l'Eau élaborée à l'échelle de l'Europe. C'est ainsi, qu'un véritable travail d'intégration de tous ces indicateurs serait nécessaire à partir de données portant sur un nombre important d'écosystèmes. En préalable, un important travail bibliographique semble aussi indispensable afin de

synthétiser au niveau de l'Europe, mais aussi à plus larges échelles, les données ainsi que les réflexions sur cette question.

De même, certains processus et facteurs d'origine anthropique ne sont pas encore intégrés dans nos suivis et peut être aussi dans notre réflexion sur l'évaluation de l'état écologique du lac du Bourget. Par exemple, le nombre de molécules de pesticides détectées dans ce lac est important sans que l'on soit encore capable de bien en évaluer les effets. Ces pollutions par les pesticides s'intègrent pleinement dans le cadre des changements globaux et vont donc nécessiter, elles aussi, que l'on dispose d'indicateurs si on veut se donner les moyens d'en évaluer les effets sur les communautés biologiques.

Est-il possible de prédire l'état écologique du lac du Bourget pour les prochaines années ?

Nous avons établi dans les chapitres précédents que de nombreux indicateurs révèlent que le lac du Bourget se situe, depuis les années 1980, dans une dynamique de restauration de la qualité de ses eaux, et qu'il est aujourd'hui dans un état transitoire entre l'eutrophisation et l'oligotrophisation. Ce caractère « intermédiaire » rend dès lors difficile l'exercice prédictif sur l'évolution de cet écosystème dans les prochaines années. En effet, des changements importants peuvent intervenir dans le fonctionnement biologique au cours d'une période de temps très courte lorsqu'un écosystème se situe dans un tel état de transition. C'est ainsi, par exemple, que *P. rubescens*, qui était pourtant présente depuis de nombreuses années dans le lac, est devenue assez brutalement, à partir de 1997, une espèce dominante au sein de la communauté phytoplanctonique. Cette dominance s'explique par des processus qui ont pourtant varié de façon continue (augmentation de la température et de la transparence, par exemple), ce qui peut suggérer l'existence d'effets seuils et d'effets combinatoires entre facteurs et/ou processus, qui sont extrêmement difficiles à prévoir et/ou analyser (compétitions entre espèces).

Cependant, nous avons aussi observé depuis une dizaine d'années, que les concentrations en nutriments, notamment en phosphore, évoluent peu dans le lac, ce qui suggère l'existence d'un pallier dans le processus évolutif vers la réoligotrophisation. Ce pallier se traduit par un fonctionnement biologique du lac, dominé par les proliférations récurrentes de *P. rubescens*. Le schéma annuel de fonctionnement est globalement assez stable même si des variations interannuelles peuvent être observées. Sur cette base, et en absence d'évolution significative dans les concentrations en phosphore, il est donc à craindre que le fonctionnement actuel du lac se maintienne encore pendant quelques années.

L'exemple des autres lacs périalpins, connaissant ou ayant connu un schéma de fonctionnement du compartiment phytoplanctonique dominé par *P. rubescens*, renforce cette hypothèse. Le lac Majeur situé au nord de l'Italie est naturellement oligotrophe, voire ultra-oligotrophe. A la fin des années 1970, le niveau maximal de phosphore (30 µg/L) a été atteint puis a régulièrement baissé jusqu'à une valeur de 15 µg/L. La population de *P. rubescens* qui était apparue au début des années 1970, était alors devenue progressivement dominante dans la communauté phytoplanctonique, puis a ensuite progressivement régressé (elle n'est plus dominante) tout en restant toujours présente. Le même phénomène a été observé dans le lac de Nantua où la biomasse de *P. rubescens* a significativement diminué lorsque les

concentrations hivernales en phosphore ont atteint une valeur de 15 µg/L. Enfin, le bassin inférieur du lac de Zürich a connu des proliférations importantes de *P. rubescens* dans la première moitié du 20ème siècle, quand le lac s'est eutrophisé. Cette espèce a ensuite régressé lorsque le lac était eutrophe pour ne réapparaître puis devenir dominante à nouveau, que lorsque les concentrations en phosphore ont significativement diminué ! Actuellement, avec des concentrations en phosphore de 20-25 µg/L, la cyanobactérie est toujours capable d'atteindre des biomasses importantes. L'ensemble de ces observations suggère donc qu'il est nécessaire d'atteindre des concentrations en phosphore inférieures à 15 µg/L pour espérer voir un changement important dans le fonctionnement du compartiment phytoplanctonique du lac du Bourget.

On ne peut cependant exclure que le processus actuel de réchauffement climatique se traduise par des modifications du fonctionnement du lac du Bourget beaucoup plus rapides que celles attendues. Par exemple, l'année 2003 particulièrement chaude pendant la période estivale, avait été marquée par une dynamique de *P. rubescens* très différente du schéma habituel, sans que l'on puisse encore (les analyses sont en cours) déterminer la ou les causes exactes de ce phénomène. Il va être intéressant de suivre l'évolution de la population de cyanobactérie en cette année 2006 qui semble s'annoncer elle aussi, comme une année particulièrement chaude en été. Les dernières analyses, faites en juin 2006, ont d'ailleurs révélé de faibles concentrations de *P. rubescens*, comparativement à la même période pour les années 2004 et 2005.

Ces modifications climatiques peuvent avoir des conséquences sur les flux de nutriments (absence d'apports pendant toute la période estivale) mais elles ont aussi d'ores et déjà des conséquences sur la biologie de certaines espèces. C'est ainsi que dans le lac Léman, il a été montré Par C. Gillet que le comportement reproducteur de plusieurs espèces de poissons s'était modifié depuis 20 ans en liaison avec le réchauffement climatique. On peut imaginer qu'un décalage dans la fraie ou dans l'éclosion des oeufs de poissons puisse connaître ensuite des traductions sur l'ensemble des réseaux trophiques, notamment à travers les relations de type prédateur-proie.

L'exercice prédictif est donc particulièrement difficile, voire impossible sans l'intervention de modèles théoriques puissants, et ce en particulier dans le contexte actuel de changements globaux. Cette remarque nous semble d'autant plus pertinente que ces changements interviennent sur une période de temps très courte, si on la

compare aux changements historiques ayant déjà marqué l'histoire de notre planète et donc du lac du Bourget. Un nombre croissant de publications dans les meilleurs revues internationales souligne d'ailleurs l'impossibilité actuelle de bien intégrer les conséquences des changements globaux aux modèles prédictifs les plus usuels. Pour donner un exemple précis, alors que tout le monde constate des fortes atteintes à la biodiversité animale et végétale, on est en revanche incapable, à l'heure actuelle, d'évaluer les conséquences de ces atteintes sur le fonctionnement des écosystèmes.