

# LE BACTÉRIOPLANCTON DU LÉMAN

Campagne 2001

PAR

**Sylvie VIBOUD et Dominique FONTVIEILLE**

UMR/CARTEL<sup>1</sup>, UNIVERSITÉ DE SAVOIE - INRA, FR - 73376 LE BOURGET-DU-LAC Cedex

## RÉSUMÉ

*La campagne 2001 est caractérisée par une relation assez étroite entre la production bactérienne et la production primaire phytoplanctonique. La concentration totale des bactéries hétérotrophes, celle des bactéries actives et la production bactérienne passent par plusieurs pics en correspondance avec de fortes valeurs de la production primaire phytoplanctonique ou avec des phases de dégénérescence du phytoplancton.*

*Paradoxalement, alors que la concentration en nutriments organiques (COD et CODB) s'est fortement accrue par rapport à l'année précédente, tous les descripteurs des populations microbiennes sont en diminution. C'est le cas en particulier de la production bactérienne dont les valeurs sont maintenant inférieures à celles des années 1986 et 1987 et inférieures à celle enregistrées dans le lac d'Annecy, considéré comme oligo-mésotrophe.*

*Le rapport de la production bactérienne à la production primaire est en forte diminution par rapport aux années précédentes (de l'ordre de 4.6 % contre 40 % en 2000 et 27 % en 1999).*

## 1. INTRODUCTION

Considéré du point de vue biologique, le fonctionnement du lac est basé sur deux grands types de composés, les nutriments minéraux et les nutriments organiques. Le rôle de la composante bactérienne des biocénoses est de rendre accessible aux étages trophiques supérieurs (protistes et zooplancton) l'énergie et les éléments contenus dans les nutriments organiques, qu'ils soient d'origine allochtone ou autochtone. Certaines bactéries font cependant exception, leur production de biomasse étant basée sur l'incorporation de carbone minéral (cas des picocyanobactéries et des cyanobactéries).

Cette chaîne trophique basée sur les nutriments organiques est appelée "boucle microbienne". Elle est tout à la fois parallèle et complémentaire à la chaîne trophique basée sur les nutriments minéraux et le phytoplancton (dite "chaîne classique"). Le rapprochement des descripteurs de la boucle microbienne (concentration des nutriments organiques, activité et biomasse bactérienne) avec ceux de la chaîne classique (production primaire et biomasse phytoplanctonique) est l'un des éléments d'appréciation de l'évolution des stratégies de production de l'ensemble des biocénoses pélagiques et donc, indirectement, des ressources trophiques sur lesquelles est basé le fonctionnement biologique du lac.

## 2. MÉTHODES

Les prélèvements sont effectués simultanément à ceux destinés aux analyses chimiques (18 profondeurs, 17 campagnes en 2001). Quatre mélanges sont effectués en tenant compte de l'importance relative des différentes strates dans le volume total du Grand Lac : 0 à 5 m (épilimnion), 5 à 20 m (métalimnion supérieur), 20 à 50 m (métalimnion inférieur) et 50 à 309 m (hypolimnion).

Le dénombrement des bactéries est effectué sur un sous-échantillon immédiatement fixé au formol (concentration finale 5 %) et ultérieurement filtré puis coloré par un fluorochrome, le DAPI (méthode de PORTER et FEIG, 1980). Les comptages ne prennent pas en compte les classes de volumes bactériens. Il n'est donc pas fait d'estimation de la biomasse totale du bactérioplancton.

---

<sup>1</sup> CARTEL : Centre Alpin de Recherche sur les Réseaux Trophiques des Ecosystèmes Limniques

La production bactérienne est mesurée par la méthode de l'incorporation de la thymidine tritiée dans les acides nucléiques des bactéries (FUHRMAN et AZAM, 1982). Le facteur de conversion utilisé est de  $3,86 \times 10^{18}$  cellules par mole de thymidine incorporée. Le choix de cette valeur a été dicté par le souci de placer les résultats dans la continuité de ceux acquis par DUFOUR et al. de 1986 à 1990.

La concentration en bactéries métaboliquement actives (BMA) est calculée à partir de dénombrements au microscope en épifluorescence après incubation des cellules en présence de chlorure de 5'cyano 2,3 di-4 tolyl tetrazolium ou CTC (méthode de RODRIGUEZ et al., 1992). Le CTC est un accepteur d'électrons qui entre en compétition avec les accepteurs naturels de la voie finale commune. Le CTC réduit (CTC-formazan) émet une fluorescence rouge sous l'effet de la source UV d'un microscope. Le rapport des concentrations des bactéries "CTC-actives" à celui des bactéries dénombrées après coloration au DAPI est une indication du pourcentage de bactéries actives.

Deux mesures sont réalisées sur le plan des nutriments organiques en tant que substrats potentiels pour le métabolisme bactérien, celle du carbone organique dissous (COD, oxydation par l'association persulfate de sodium-UV et détection infrarouge) et celle du carbone organique dissous biodégradable (CODB, méthode de SERVAIS et al., 1987). Le carbone organique dissous réfractaire (CODR) est calculé par différence entre le COD et le CODB.

Pour aider à l'interprétation, les campagnes sont groupées en "saisons" dont les limites sont définies sur la base de la stratification thermique, de la situation de la phase des eaux claires et de l'abondance du phytoplancton :

- p = printemps (campagnes du 26/03/2001 au 24/04/2001),
- ec = eaux claires (campagnes du 09/05/2001 et du 11/06/2001),
- e = été (campagnes du 25/06/2001 au 21/08/2001),
- a = automne (campagnes du 24/09/2001 au 26/11/2001),
- h = hiver (campagnes du 17/01/2001 au 05/03/2001).

### 3. RÉSULTATS

#### 3.1 Evolution saisonnière des descripteurs

##### 3.1.1 Le carbone organique dissous

- **Strates supérieures (0-20 m)**

La concentration en carbone organique dissous (COD) des strates supérieures du lac a varié de 1.02 à 8.5 ppm au cours de l'année 2001 (figure 1A). Les minima sont observés au cours des mois de mars et d'avril, cette dernière période (24/04/2001) correspondant pourtant au moment où la production primaire phytoplanctonique atteint la moitié de la valeur maximale enregistrée le 25 juin 2001 (LEBOULANGER, 2002). Les pics les plus élevés de COD se situent durant les campagnes du mois de juin (25/06/2001) et du mois d'août (21/08/2001). Le premier (25/06/2001) correspond à un pic de la production phytoplanctonique. Le second n'est pas aussi clairement en relation avec la production primaire, ni avec la biomasse phytoplanctonique (estimée à travers la concentration en chlorophylle). La figure 2A montre que la moyenne et la variabilité de la concentration en COD sont plus élevées lors de la période des eaux claires et en été (CV respectifs de 64 % et 45 %). En automne, la concentration de COD est relativement basse (2 ppm environ) malgré un petit pic de production primaire enregistré lors de la campagne du 9 octobre 2001.

Dans les strates supérieures du lac, la part biodégradable du carbone organique dissous (CODB) représente de 5.7 à 90 % du carbone organique dissous total (figure 1B). Les valeurs les plus grandes sont associées aux périodes pendant lesquelles la production primaire est la plus forte même si, dans le détail des dates, il n'apparaît généralement pas de correspondance entre les pics des descripteurs (la campagne du 25 juin 2001 fait exception de ce point de vue). La figure 2B montre que le pourcentage de CODB est plus élevé en été, avec des valeurs moyennes de 57 % et une forte variabilité dans la strate 5-20m.

- **Strates inférieures (20-309 m)**

La concentration de COD varie au cours de l'année de 1.02 à 4.38 ppm (figure 1A). Les variations saisonnières sont moins importantes que dans les strates supérieures (figure 2A) et plus marquées près du fond en été.

La part biodégradable du carbone organique dissous (CODB) varie de 5.4 à 71.4 % (figure 1B). La valeur maximale est observée en période estivale. La variabilité la plus importante du pourcentage de CODB est observée au printemps dans la strate 20-50m et en hiver dans la strate 50-309 m (Figure 2B).

### 3.1.2 Les bactéries hétérotrophes totales et métaboliquement actives

- **Ensemble de la colonne d'eau**

La stratification des bactéries hétérotrophes est marquée à partir du mois d'avril et reste bien établie jusqu'à la dernière campagne d'octobre (figure 7). La figure 4A montre que leur variabilité est nettement et symétriquement plus élevée dans les strates supérieures de la colonne d'eau que dans les strates inférieures.

- **Strates supérieures (0-20 m)**

Dans les strates supérieures du lac, la concentration des bactéries hétérotrophes varie de  $8.2 \times 10^5$  à  $5.6 \times 10^6$  bact/ml (figure 3A). Les valeurs les plus fortes se distribuent selon trois périodes, l'hiver, la fin du printemps et l'automne. Certains pics s'établissent en correspondance avec ceux de la production primaire phytoplanctonique (25 juin et 9 octobre 2001; LÉBOULANGER, 2002). Le nombre de bactéries reste élevé pendant la phase des eaux claires, alors que la pression de prédation est sans doute assez forte. Elle serait donc compensée par une forte production bactérienne (figure 6B) probablement basée sur les produits de la lyse de nombreuses cellules phytoplanctoniques. Dans la strate 0-5 m, la variabilité des concentrations est importante quelle que soit la période (figure 4A), à l'exception de la phase des eaux claires. La concentration des bactéries n'est pas significativement différente dans la strate 5-20 m. Sa variabilité est cependant bien moins grande en été et en automne.

L'amplitude des variations de la concentration des bactéries hétérotrophes métaboliquement actives (bactéries CTC-actives) a été particulièrement importante, dans les strates supérieures du lac, au cours de l'année 2001 (de 67 à  $1.04 \times 10^5$  bact/ml, figure 3B). Les valeurs maximales ont été enregistrées lors des campagnes du 23 juillet et du 24 septembre 2001. Les variations ne sont généralement pas directement associées à celles de l'activité phytoplanctonique ou de la production bactérienne. Globalement, par contre, l'augmentation du nombre de bactéries actives s'accompagne d'une augmentation de leur pourcentage vis-à-vis des bactéries totales (figure 5A) mais dans une mesure bien moins grande (de 0 à 6 % pour les strates supérieures). La population des bactéries actives correspond donc plus à la production de nouvelles cellules qu'à une activation de cellules pré-existantes. La figure 4B montre que la moyenne et la variabilité des concentrations de bactéries actives sont plus élevées dans les strates supérieures (0-5m et 5-20m) que dans les strates inférieures (à l'exception de la période des eaux claires). Bien que les différences ne soient pas significatives, les valeurs sont en moyenne plus élevées et moins variables dans la strate 5-20m (strate qui inclut le métalimnion) que dans la strate 0-5m (figure 6A). Cette observation est probablement à mettre en relation avec le fait que les apports en nutriments sont plus importants et plus réguliers dans la strate 5-20m.

- **Strates inférieures (20-309 m)**

La concentration totale des bactéries hétérotrophes dans les strates inférieures du lac varie de  $2.5 \times 10^5$  à  $3.2 \times 10^6$  bact/ml (figure 3A). Les valeurs sont plus élevées dans la strate 20-50m que dans la strate 50-309m (la campagne du 25 juin 2001 fait exception). Les variations saisonnières sont plus importantes en 2001 que lors des campagnes de l'année précédente (figure 4A). Elles sont également plus importantes que dans les strates supérieures du lac. Le facteur multiplicatif entre la valeur minimale (celle de l'été) et la valeur maximale (celle de la phase des eaux claires) est ainsi de 4.7 et 3.5 respectivement dans la strate 20-50m et dans la strate 50-309m. Les valeurs de ce facteur sont seulement de 1.5 et de 2.0, respectivement, dans les strates 0-5m et 5-20m. Ce résultat est à mettre en relation, là encore, avec la régularité et l'importance des apports en nutriments organiques.

La concentration des bactéries actives dans les strates inférieures du lac varie de  $9.4 \times 10^2$  à  $7.2 \times 10^4$  bact/ml (figure 3B). Les valeurs les plus élevées sont observées principalement en automne (campagne du 22 octobre 2001), durant la période estivale et, plus ponctuellement, au printemps. La figure 4B montre que les variations des moyennes saisonnières sont peu marquées (moins marquées d'ailleurs dans la strate 20-50m que dans la strate 50-309m) et que leur dispersion est plus grande en automne que durant les autres saisons. Au niveau de ces strates profondes du lac, l'effet des saisons est en fait du même ordre de grandeur (valeurs très proches du rapport concentration maximale/concentration minimale) sur la concentration des bactéries actives que sur l'ensemble des bactéries hétérotrophes. C'est en automne que la concentration des bactéries actives est la plus forte, résultat à rapprocher de la disparition progressive de la stratification thermique et de l'arrivée par sédimentation, dans ces strates, de gros apports en matières organiques.

Les variations saisonnières du pourcentage de bactéries actives vis-à-vis de l'ensemble de la population bactérienne sont comparables à celles de leurs concentrations (figure 5A). La figure 6A montre que ce pourcentage est très variable en période estivale et automnale.

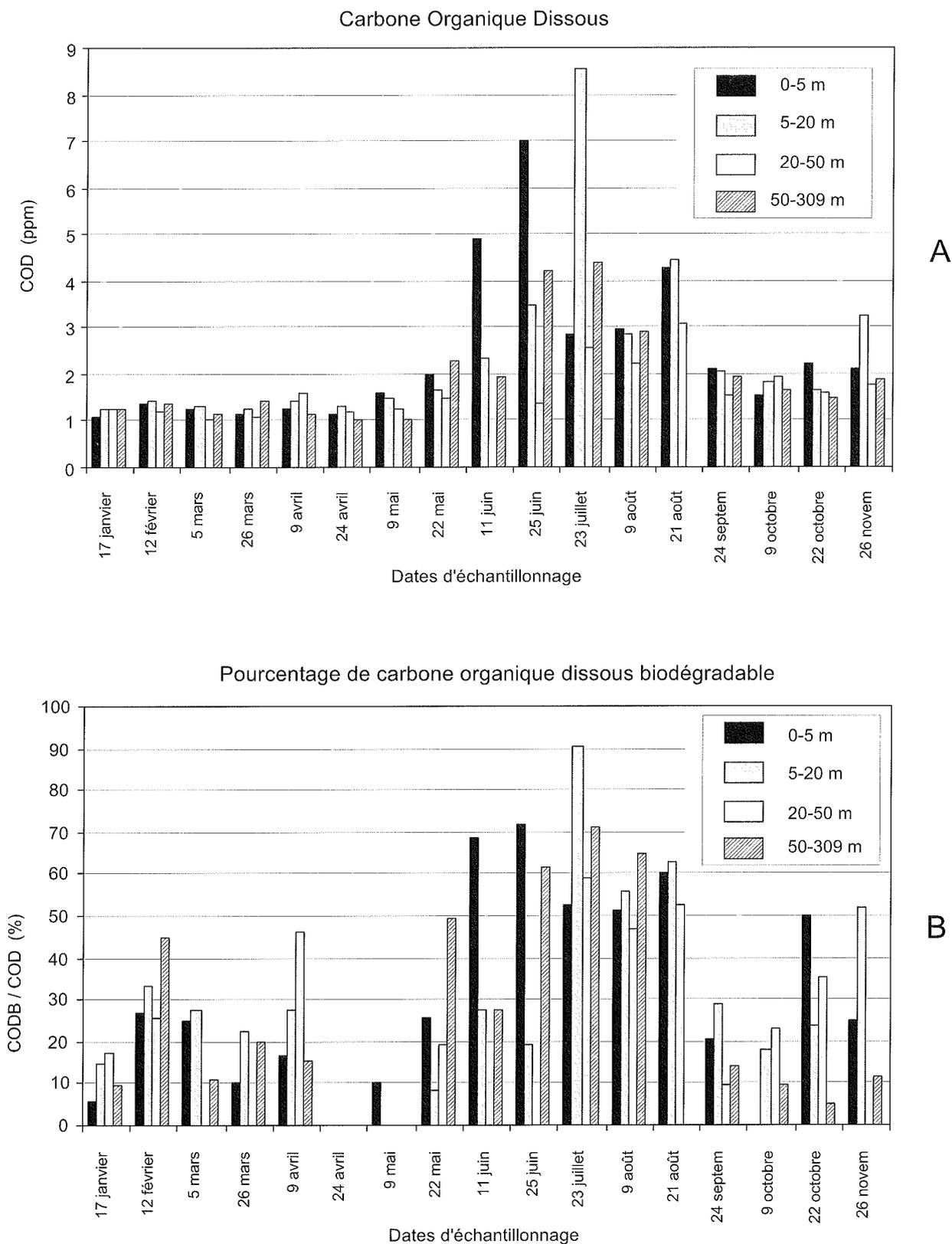


Figure 1 : Variations saisonnières et stratification de la concentration du carbone organique dissous (COD, **A**) et de l'importance relative du carbone organique dissous biodégradable (CODB, **B**) au point SHL2 en 2001. L'absence d'histogramme à certaines strates et certaines dates indique que la valeur est manquante (et non égale à zéro)

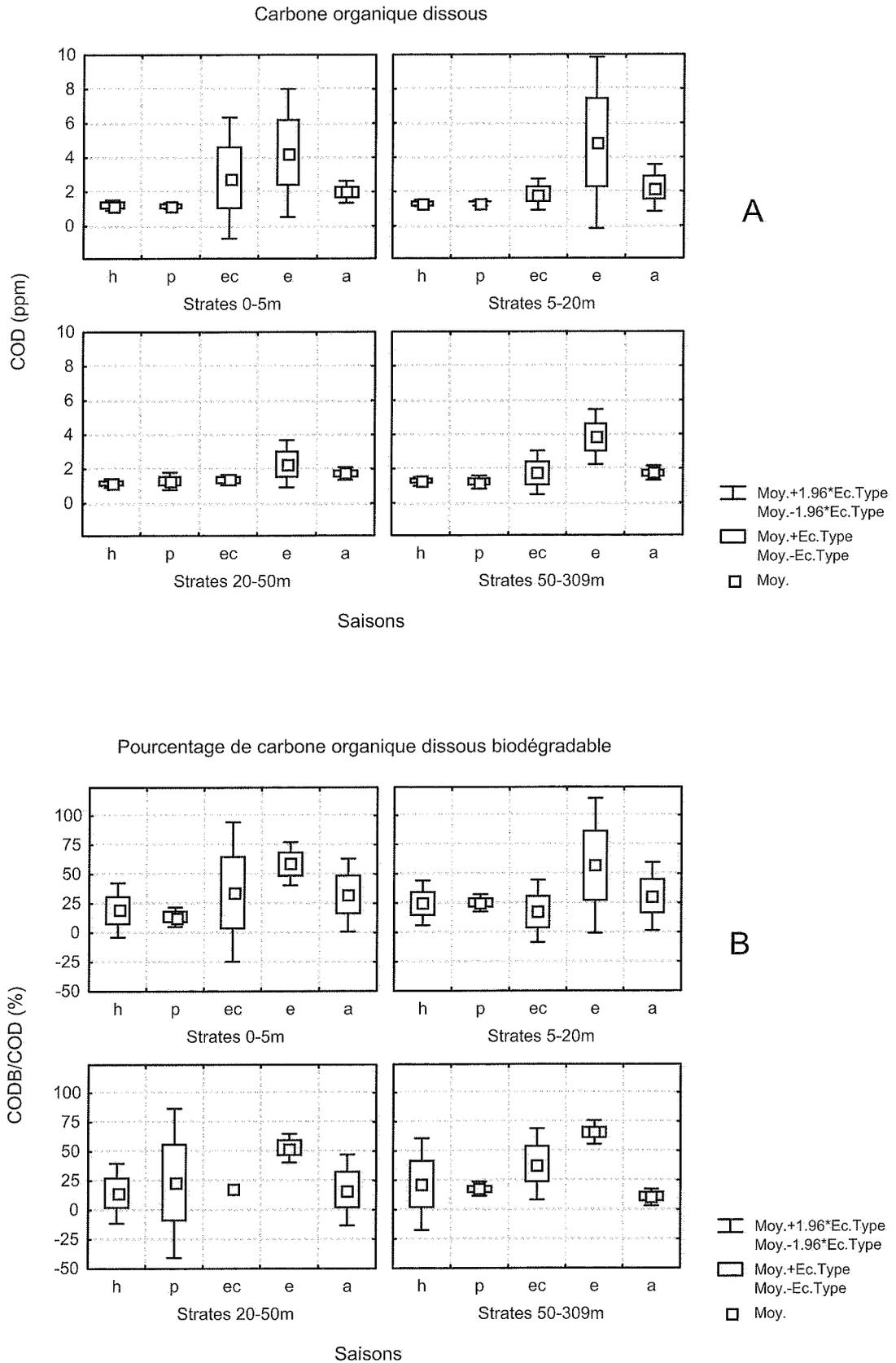
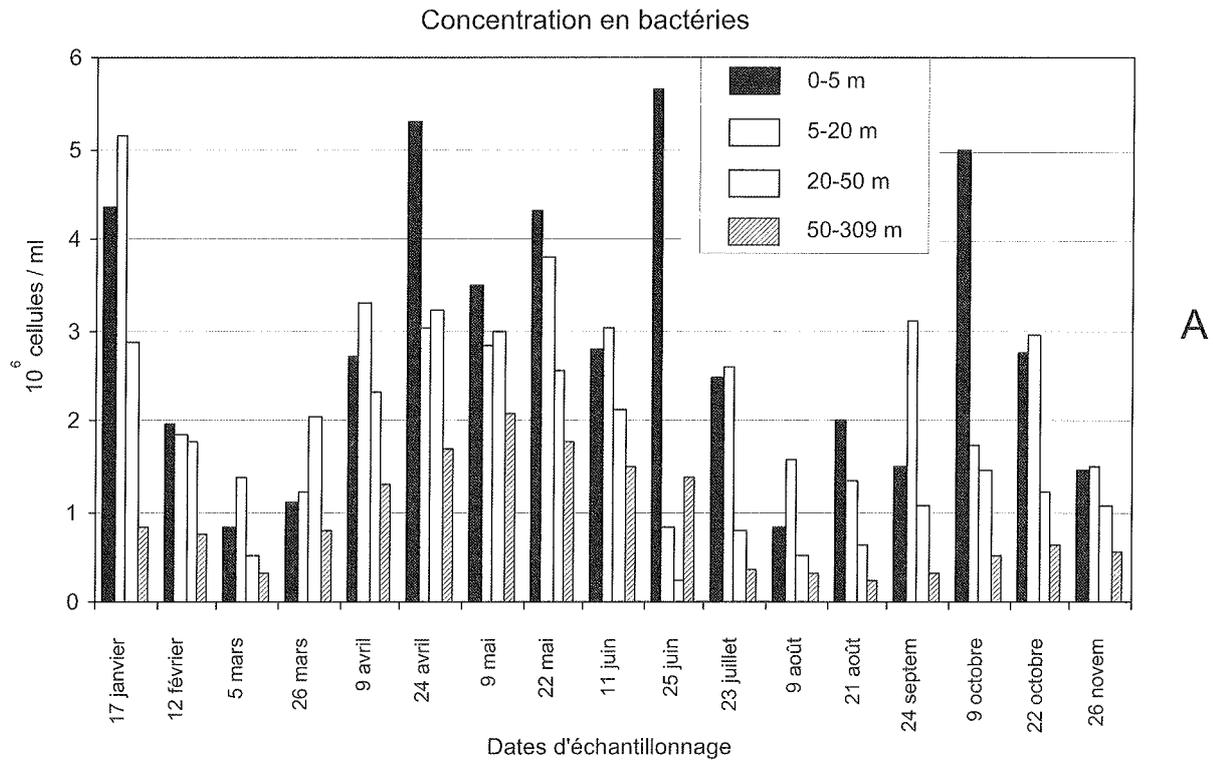
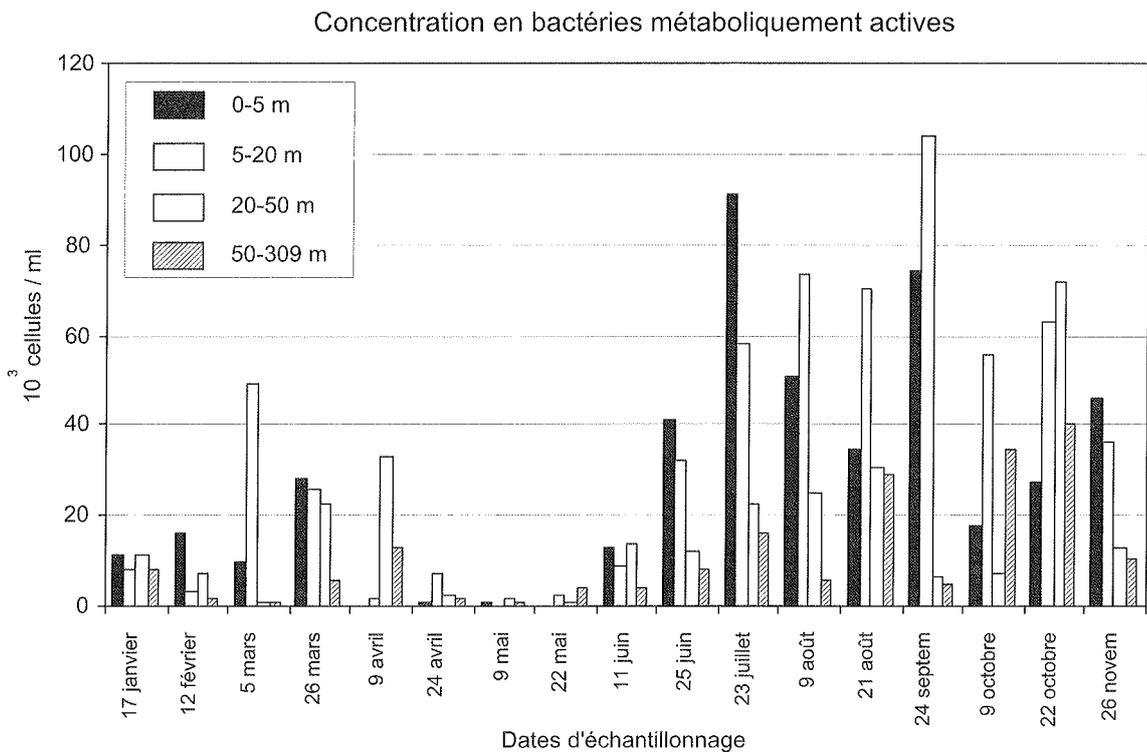


Figure 2 : Valeurs moyennes et variabilité du carbone organique dissous (COD) et de l'importance relative du carbone organique dissous biodégradable (CODB) par strate et par saison (campagne 2001)

p = printemps (campagnes du 26/03 au 24/04), ec = eaux claires (campagnes du 09/05 et du 11/06), e = été (campagnes du 25/06 au 21/08), a = automne (campagnes du 24/09 au 26/11), h = hiver (campagnes du 17/01 au 05/03)



A



B

Figure 3 : Variations saisonnières et stratification de la concentration des bactéries totales (coloration au DAPI, **A**) et des bactéries métaboliquement actives (marquées au CTC-formazan, **B**) au point SHL2 en 2001

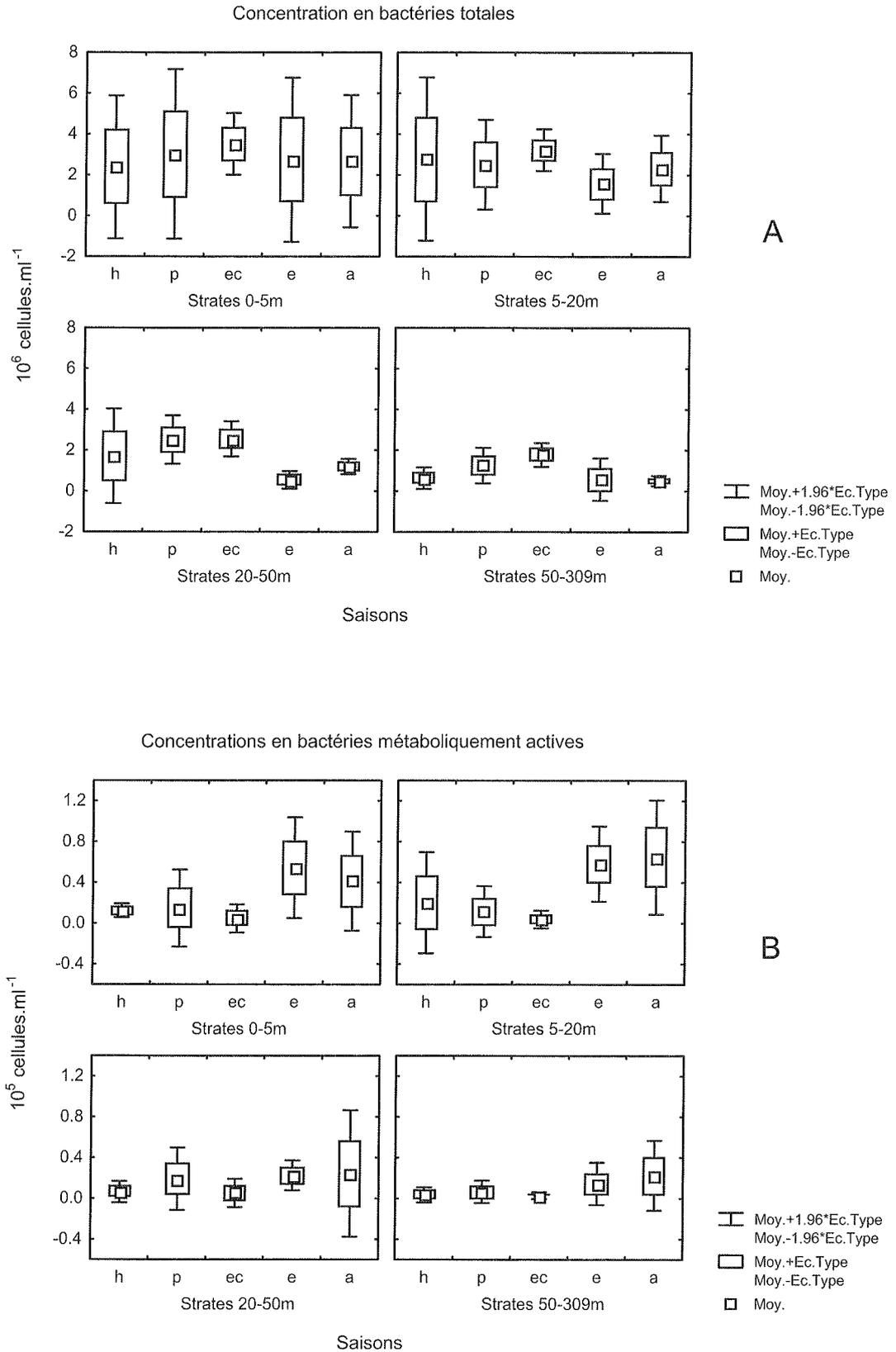


Figure 4 : Valeurs moyennes et variabilité de la concentration des bactéries totales (coloration au DAPI, **A**) et des bactéries métaboliquement actives (marquées au CTC-formazan, **B**), par strate et par saison (campagne 2001)

p = printemps (campagnes du 26/03 au 24/04), ec = eaux claires (campagnes du 09/05 et du 11/06), e = été (campagnes du 25/06 au 21/08), a = automne (campagnes du 24/09 au 26/11), h = hiver (campagnes du 17/01 au 05/03)

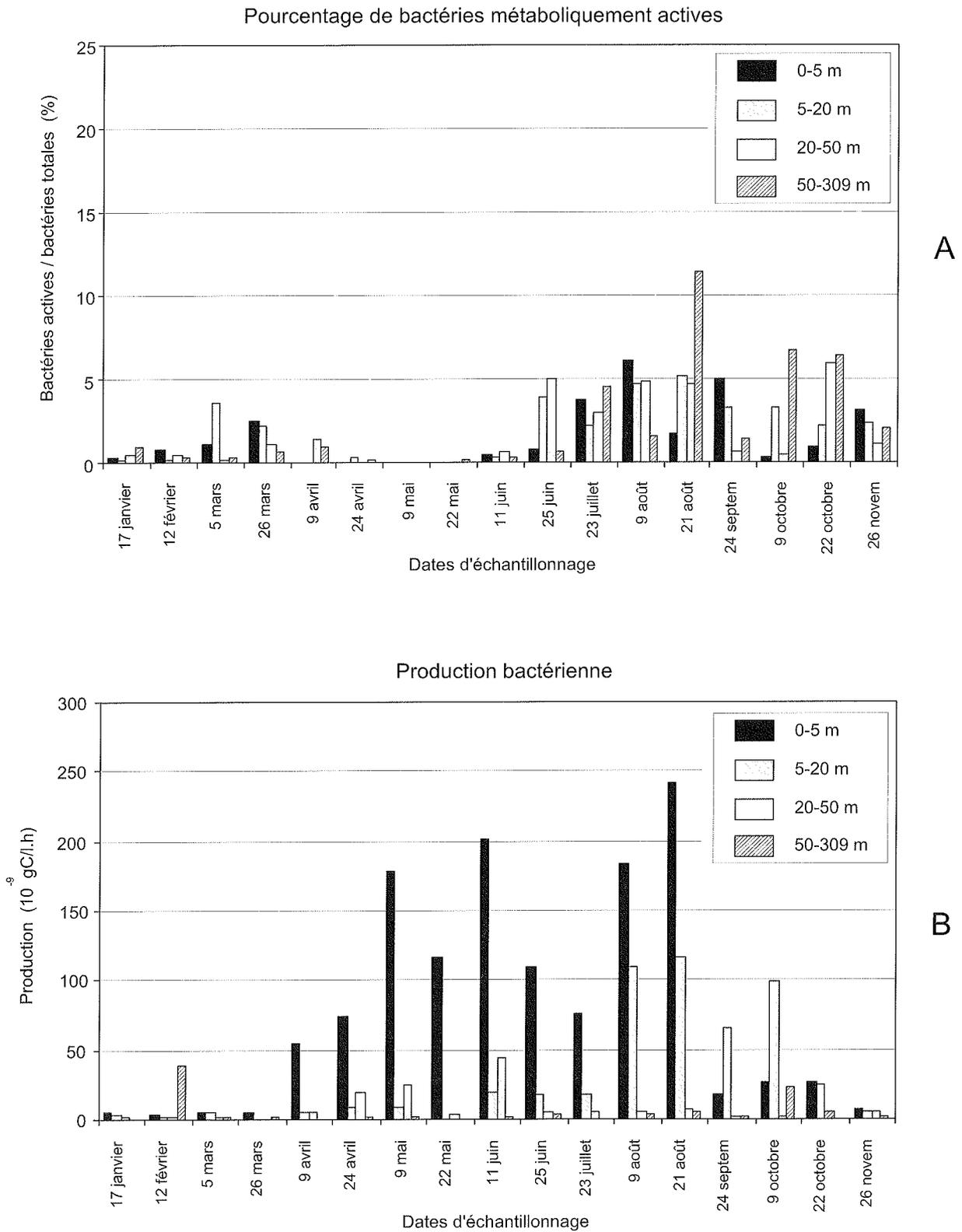


Figure 5 : Variations saisonnières et stratification du pourcentage des bactéries métaboliquement actives vis-à-vis de la concentration de l'ensemble des bactéries (A) et de la production bactérienne au point SHL2 (B) au point SHL2 durant l'année 2001

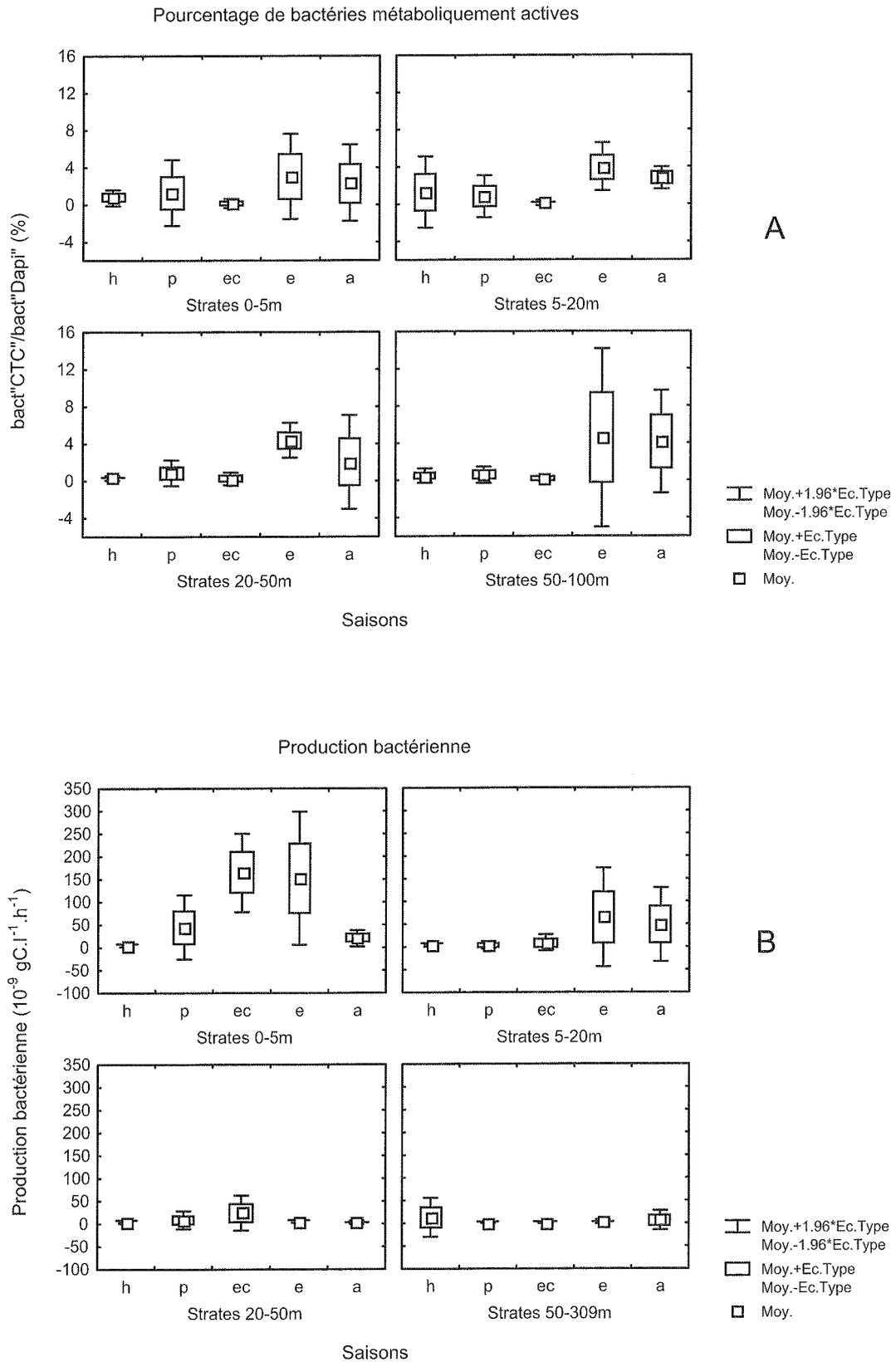


Figure 6 : Valeurs moyennes et variabilité par strate et par saison du pourcentage des bactéries métaboliquement actives vis-à-vis de la concentration de l'ensemble des bactéries (marquées au CTC-formazan, **A** et de la production bactérienne, **B**) (campagne 2001)

p = printemps (campagnes du 26/03 au 24/04), ec = eaux claires (campagnes du 09/05 et du 11/06), e = été (campagnes du 25/06 au 21/08), a = automne (campagnes du 24/09 au 26/11), h = hiver (campagnes du 17/01 au 05/03)

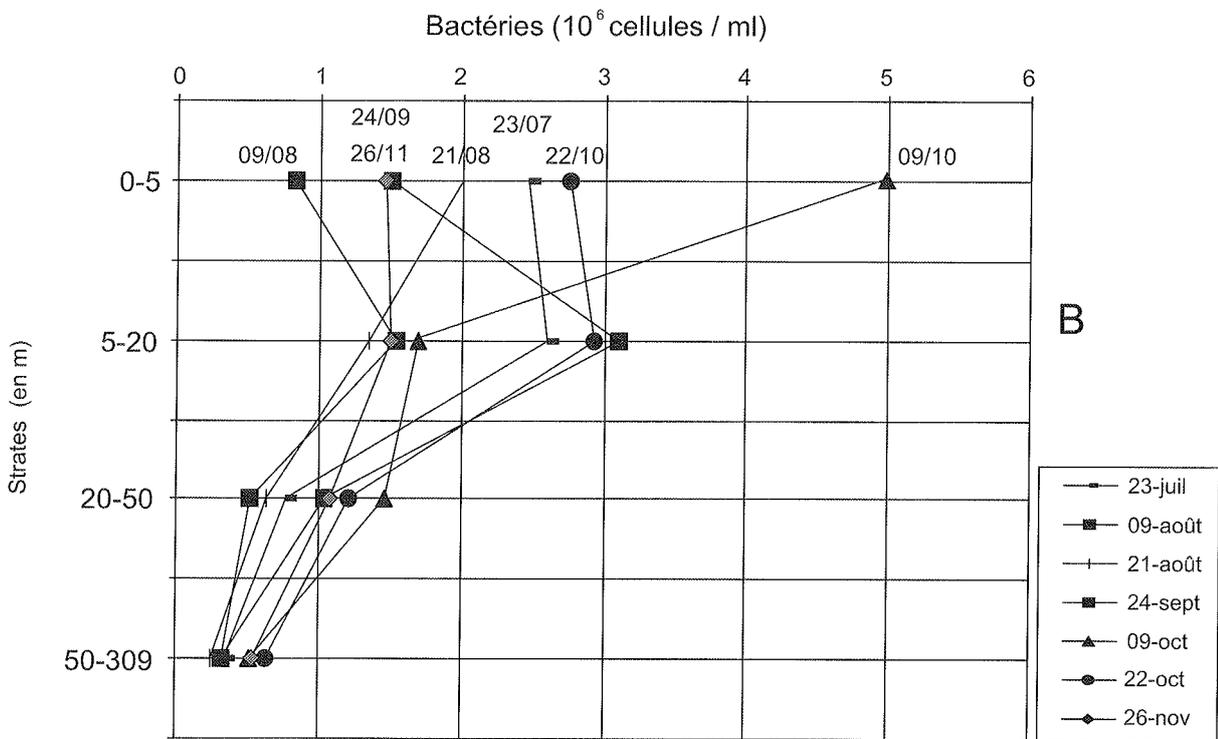
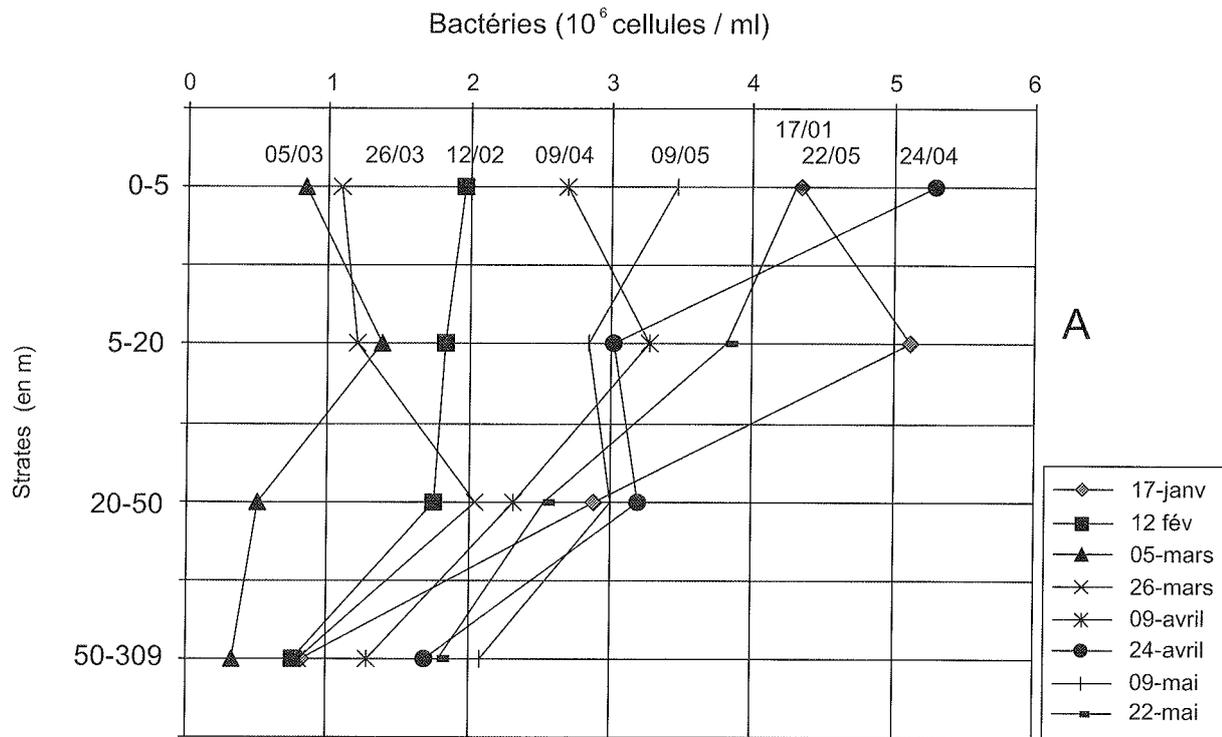


Figure 7 : Evolution saisonnière de la stratification de la concentration des bactéries (dénombrement après coloration au DAPI) au point SHL2 durant l'année 2001. **A** : 1er semestre, **B** : 2ème semestre

Tableau 1 - Valeurs des descripteurs intégrés sur la totalité de la colonne d'eau (campagnes 2001)

Dates	Bac. tot. (cell./ m <sup>2</sup> )	Bact. Activ. (cell./ m <sup>2</sup> )	Bact. Activ. (%)	Product. Bact. (mgC / m <sup>2</sup> .j)	COD (mg / m <sup>2</sup> )	CODB (mg / m <sup>2</sup> )	CODR (mg / m <sup>2</sup> )	CODB / COD (%)	Prod. Phytopl. (mgC / m <sup>2</sup> .j)	Prod. Bact. / Prod. Phytopl. (%)
17 janvier 2001	3.99e+14	2.57e+12	0.6	5.8	3.84e+05	4.07e+04	3.44e+05	10.6	415	1.4
12 février 2001	2.85e+14	8.28e+11	0.3	288.5	4.24e+05	1.79e+05	2.45e+05	42.2	817	35.3
5 mars 2001	1.25e+14	1.06e+12	0.8	12.6	3.46e+05	3.80e+04	3.08e+05	11.0	625	2.0
26 mars 2001	2.92e+14	2.56e+12	0.9	10.5	4.21e+05	7.73e+04	3.44e+05	18.4	1'085	1.0
9 avril 2001	4.67e+14	4.31e+12	0.9	18.5	3.74e+05	7.54e+04	2.99e+05	20.1	1'690	1.1
24 avril 2001	6.05e+14	6.29e+11	0.1	44.7	3.25e+05				2'125	2.1
9 mai 2001	6.87e+14	3.23e+11	0.0	70.0	3.34e+05	8.00e+02	3.34e+05		3'085	2.3
22 mai 2001	6.17e+14	1.03e+12	0.2	20.1	6.73e+05	3.08e+05	3.65e+05	45.8	2'844	0.7
11 juin 2001	5.06e+14	1.69e+12	0.3	92.3	5.65e+05	1.66e+05	3.98e+05	29.5	2'855	3.2
25 juin 2001	4.02e+14	3.15e+12	0.8	54.5	1.23e+05	7.08e+05	5.19e+05	57.7	3'722	1.5
23 juillet 2001	1.65e+14	6.13e+12	3.7	24.2	1.35e+05	9.79e+05	3.74e+05	72.3	3'631	0.7
9 août 2001	1.28e+14	3.46e+12	2.7		8.76e+05	5.50e+05	3.26e+05	62.8	3'043	
21 août 2001	1.15e+14	9.61e+12	8.4	135.3	1.81e+05	1.03e+05	7.74e+04	57.2	2'074	6.5
24 septembre 2001	1.71e+14	3.34e+12	1.9	50.3	5.91e+05	8.54e+04	5.05e+05	14.5	1'245	4.0
9 octobre 2001	2.29e+14	1.01e+13	4.4	223.2	5.19e+05	5.99e+04	4.59e+05	11.5	1'839	12.1
22 octobre 2001	2.57e+14	1.37e+13	5.3	22.2	4.66e+05	4.92e+04	4.17e+05	10.6	1'389	1.6
26 novembre 2001	2.04e+14	3.93e+12	1.9	20.7	5.97e+05	8.47e+04	5.12e+05	14.2	893	2.3
Moyennes	3.33e+14	4.03e+12	1.97	68.3	5.68e+05	2.19e+05	3.64e+05	31.9	1'963	4.9

### 3.1.3 La production bactérienne

- **Strates supérieures (0-20 m)**

Dans cette partie de la colonne d'eau, la production bactérienne varie de 0.3 à 242 ngC/l.h (figure 5B). Les valeurs les plus grandes sont observées dans la strate 0-5m. Le 1<sup>er</sup> pic (177 ngC/l.h) s'établit en liaison avec le 1<sup>er</sup> pic de production primaire (campagne du 9 mai 2001) et pourrait être expliqué par l'émission d'exsudats phytoplanctoniques. Les pics suivants (200 ngC/l.h et 242 ngC/l.h) se situent en aval de pics de production primaire (campagnes du 11 juin, du 21 août et, dans une moindre mesure, campagne du 22 octobre 2001) et pourraient avoir pour origine les produits relargués par les cellules phytoplanctoniques à la suite du broutage par le zooplancton ou plus généralement à la suite de la dégénérescence des populations phytoplanctoniques. La stratification verticale de la production bactérienne est particulièrement marquée entre le 26 mars et le 21 août 2001, les valeurs de la strate 0-5m étant en moyenne 4.5 fois supérieures à celles de la strate 5-20m. La figure 6B montre que sa variabilité est plus grande dans la strate 0-5m (printemps, eaux claires, été) que dans la strate 5-20m (été, automne).

- **Strates inférieures (20-309 m)**

Dans cette zone, la production bactérienne varie de 0.1 à 43 ngC/l.h (figure 5B). L'effet des saisons est très peu marqué (maximum durant la phase des eaux claires pour la strate 20-50m, en hiver pour la strate 50-309m). La production moyenne est de 8.7 ngC/l.h dans la strate 20-50m et de 5 ngC/l.h dans la strate 50-309m. La figure 6B montre que sa variabilité est très faible par comparaison avec celle des strates supérieures.

Tableau 2 - Moyennes annuelles par strate et écarts-types des descripteurs des communautés bactériennes et leurs nutriments organiques (campagne 2001)

Strates	Bactéries totales (cellules/ml)		Bactéries actives (cellules/ml)		% Bactéries actives	Production bactérienne (ngC/l.h)	
	Moyennes	Ecart-type	Moyennes	Ecart-type	Moyennes	Moyennes	Ecart-type
0 - 5 m	2.85e+08	1.57e+06	2.89e+04	2.64e+04	1.68	78.44	79.49
5 - 20 m	2.42e+06	1.13e+06	3.52e+04	3.17e+04	1.99	29.83	40.54
20 - 50 m	1.61e+06	9.55e+05	1.65e+04	1.76e+04	1.76	8.22	11.16
50 - 309 m	9.02e+05	5.90e+05	1.11e+04	1.21e+04	2.26	4.97	10.13

Strates	COD (mgC/l)		CODB (mgC/l)		% CODB	
	Moyennes	Ecart-type	Moyennes	Ecart-type	Moyennes	Ecart-type
0 - 5 m	2.40	1.62	1.19	1.43	34.7	22.2
5 - 20 m	2.45	1.83	1.22	1.94	34.1	21.8
20 - 50 m	1.64	0.56	0.53	0.55	25.7	20.7
50 - 309 m	1.94	1.05	0.81	1.01	29.7	23.6

### 3.2 Valeurs intégrées des descripteurs et importance de la production bactérienne par rapport à la production primaire

Le calcul des valeurs intégrées des descripteurs sur la hauteur de la colonne d'eau permet de comparer plus aisément les descripteurs de la boucle microbienne (nutriments organiques, biomasses et production bactérienne) et ceux de la chaîne classique (biomasse et production photosynthétique).

Le tableau 1 montre que la production bactérienne représente de 0.7 à 35 % de la production photosynthétique. La valeur de 35 % représente une exception et la moyenne se situe à 4.9 % de la production photosynthétique. Comme indiqué précédemment, la production bactérienne est élevée au moment des 1ers pics de production primaire phytoplanctonique et immédiatement après le déclin des populations algales (figure 8A). Le COD et le CODB sont en faible concentration au moment du 1<sup>er</sup> pic (9 mai 2001, figure 1A et B) et constituent alors très probablement un facteur limitant. Cela n'est probablement plus le cas au moment du 2<sup>e</sup> et du 3<sup>e</sup> pic (11 juin et 21 août 2001) situés respectivement à la fin de la phase des eaux claires et au moment du début du déclin du phytoplancton, périodes pour lesquelles de fortes concentrations des nutriments organiques sont enregistrées.

Toutes ces périodes sont marquées par des concentrations plutôt faibles en bactéries hétérotrophes totales et en bactéries actives, probablement en liaison avec une activité de broutage importante de la part du zooplancton.

La figure 8B montre en effet qu'il ne s'établit pas de relation claire entre les effectifs bactériens et la biomasse algale estimée à travers la concentration en chlorophylle, probablement en raison de l'intervention complexe des prédateurs sur ces deux types d'organismes.

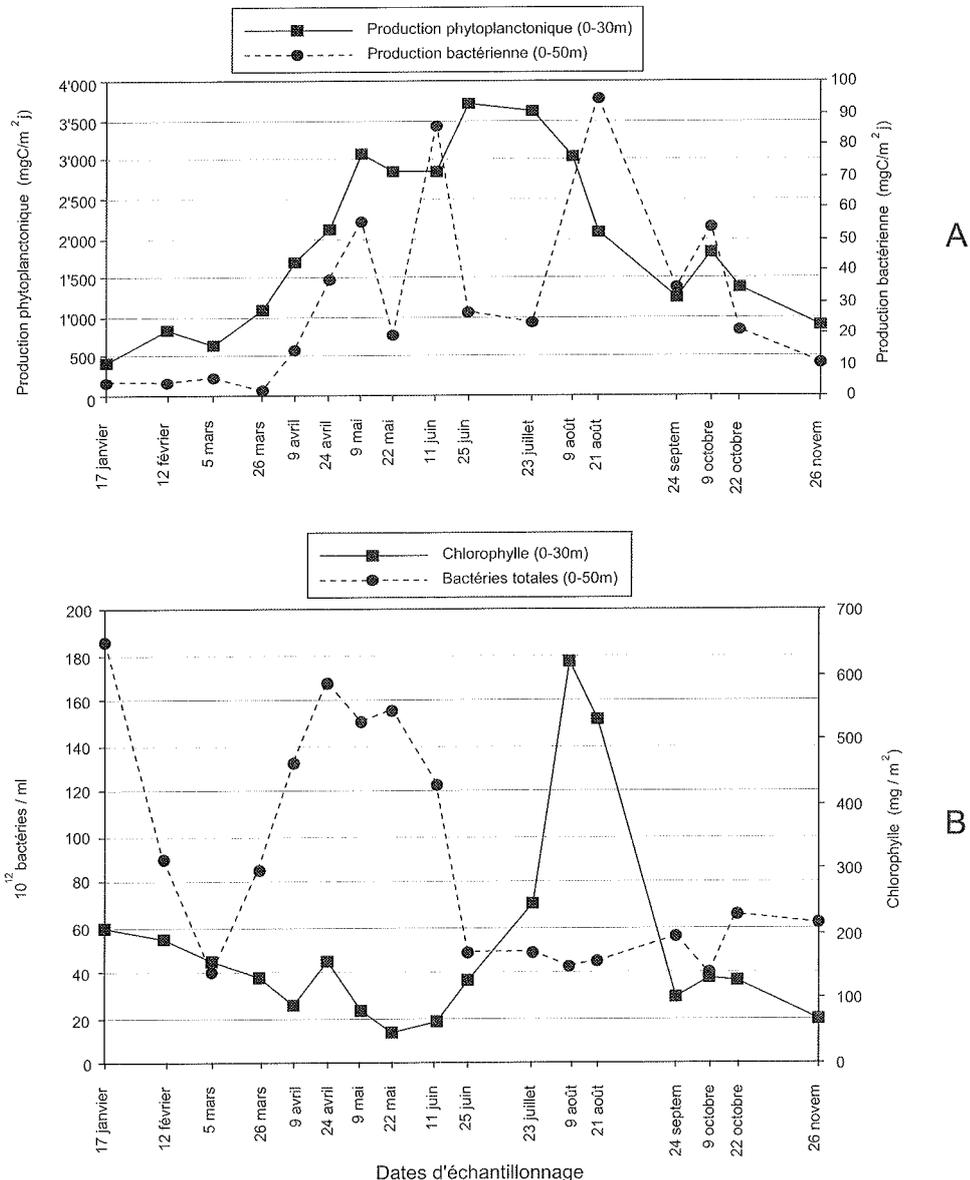


Figure 8 : Comparaison de l'évolution saisonnière du bactérioplancton et du phytoplancton en terme d'activité (A) et d'estimateurs de biomasse (B), campagne 2001

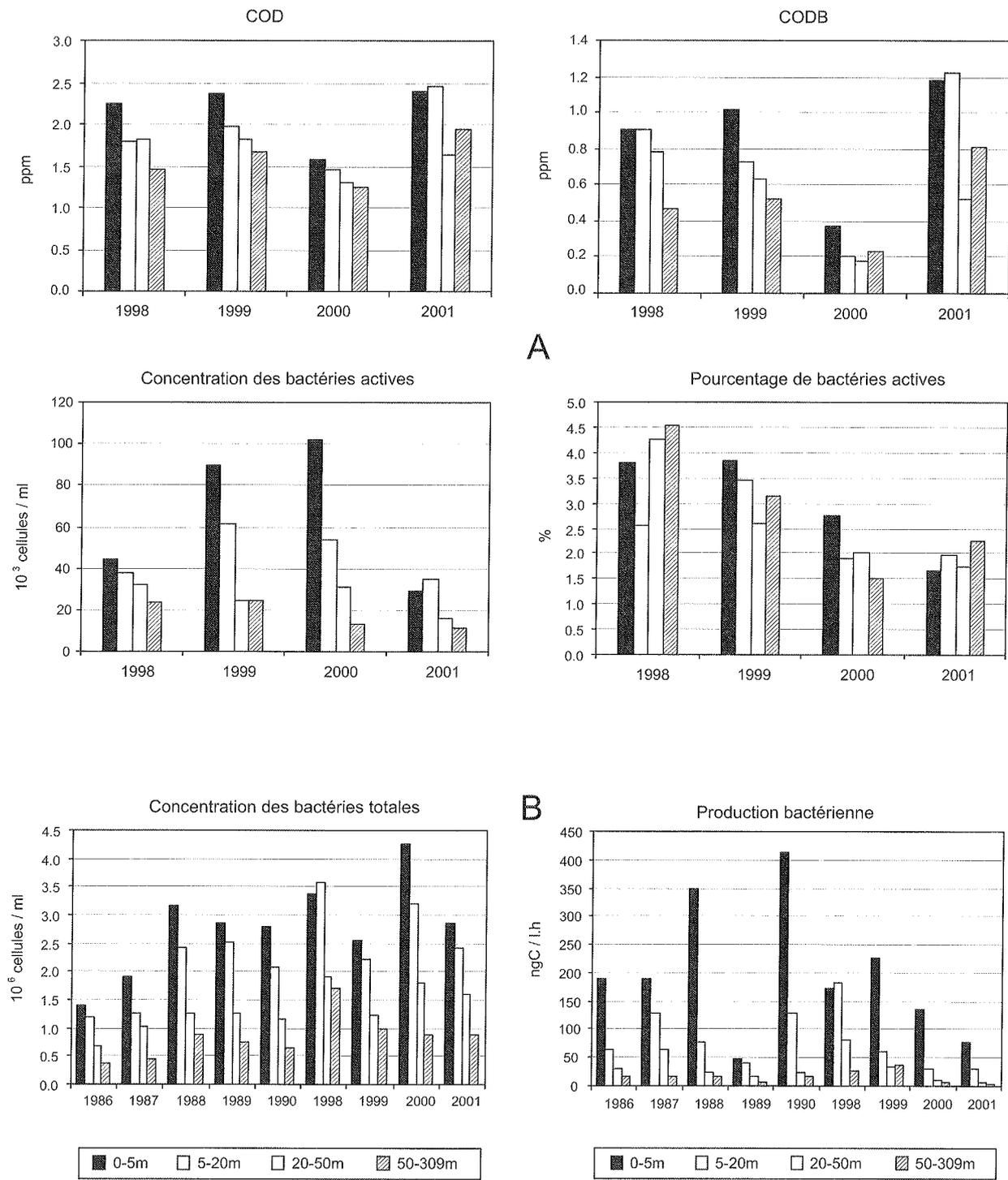


Figure 9 : Evolution du COD, du CODB, de la concentration et du pourcentage de bactéries actives par strates de 1998 à 2001 (A) et du nombre de bactéries totales et de la production bactérienne par strate de 1986 à 2001 (B)

## 4. CONCLUSIONS

### 4.1 Evolution intra-annuelle

L'année 2001 est caractérisée par une distribution uni-modale de la concentration en COD, centrée sur le pic de production primaire du 25 juin (figure 1A). La fraction biodégradable de cette charge organique se distribue selon trois épisodes de fortes concentrations mais d'inégales importances, en hiver, en été et en automne (figure 1B). Il en est de même pour la concentration de l'ensemble des bactéries hétérotrophes dont la période de plus grande abondance est plutôt centrée sur la phase des eaux claires (figure 3A). La fraction métaboliquement active de ces bactéries ne présente que deux épisodes de grande abondance, l'une en mars, période de transition entre l'hiver et le printemps, l'autre durant la période de transition entre l'été et l'automne (figure 5A). La corrélation entre l'activité de bactéries et celle du phytoplancton est particulièrement nette durant cette année 2001, la production bactérienne s'établissant soit en concordance (campagne du 9 mai) soit en aval des épisodes de forte production primaire (campagnes du 11 juin, du 9 et du 21 août, figure 5B). Ce résultat illustre bien le rôle des bactéries dans leur fonction de recyclage des éléments : transformation d'une partie du COD en COP (carbone organique particulaire) et minéralisation de l'autre partie. En outre, le fait que les périodes de forte production bactérienne (09/05/2001, 11/06/2001, 09/08/2001 et 21/08/2001) ne soient pas associées aux plus fortes valeurs de la concentration des bactéries (figure 3A) laisse supposer une grande importance de la prédation (protistes, zooplancton) et donc du transfert du carbone organique vers les étages trophiques supérieurs. Ce constat s'applique particulièrement aux périodes durant lesquelles le pourcentage de bactéries actives est grand (09/08/2001 et 21/08/2001). L'analyse de l'évolution inter-annuelle des descripteurs atténue sensiblement la valeur de cette interprétation (paragraphe 4.2).

Les moyennes des descripteurs par strates, toutes périodes confondues, montrent que la stratification est bien marquée du point de vue de la concentration des bactéries totales et de la production bactérienne (tableau 2). La concentration des bactéries actives est en moyenne plus élevée dans la strate 5-20 m alors que leur proportion vis-à-vis de l'ensemble des bactéries hétérotrophes tend à s'accroître avec la profondeur.

On peut remarquer enfin que, par son amplitude, l'effet des saisons est le même sur les bactéries totales et sur les bactéries actives dans les strates profondes (20-50 m et 50-305 m) alors que cet effet est évidemment beaucoup plus marqué sur les bactéries actives que sur l'ensemble des bactéries dans le cas des strates de surface (0-5m et 5-20m).

### 4.2 Comparaison interannuelle et comparaison avec d'autres lacs de l'arc alpin

Les concentrations moyennes des strates, en COD et surtout en CODB, sont particulièrement importantes en 2001 (figure 9A) par comparaison avec l'année précédente (de 3 à 6 fois plus importantes pour le CODB, selon la strate). Ce résultat doit sans doute être rapproché de la forte augmentation de la production phytoplanctonique relevée par ailleurs (LEBOULANGER, 2002). L'importance relative du CODB vis-à-vis de la concentration en COD (31 %) est de nouveau, cette année, supérieure à celle mesurée en 1998 dans le lac d'Annecy considéré comme oligo-mésotrophe (GERDEAUX et al., 1999).

Paradoxalement, les résultats montrent qu'il se produit simultanément une diminution de tous les autres descripteurs bactériens : concentration en bactéries hétérotrophes et en bactéries actives, production bactérienne. Pour la production bactérienne et le pourcentage de bactéries actives, ce résultat s'inscrit dans la continuité d'une évolution observée depuis plusieurs années (figure 9B). Les valeurs de la production bactérienne sont maintenant inférieures à ce qu'elles étaient dans le Léman en 1986 et 1987. Elles sont en moyenne plus de 3 fois inférieures à celles mesurées en 1996 dans le lac du Bourget alors qu'il était considéré comme méso-eutrophe (GAYTE et al., 1998). Elles sont également 7 fois inférieures à celles du lac d'Annecy en 1998 (GERDEAUX et al., 1999). On peut encore noter que la participation de la strate 5-20 m à la production bactérienne de l'ensemble de la colonne d'eau, a été plus grande au cours de cette année 2001, avec des valeurs supérieures, à deux reprises (24 septembre et 9 octobre), à celles de la strate 0-5 m. Ce résultat est probablement en concordance avec l'importance des biomasses chlorophylliennes enregistrées en dessous de 10 m par LEBOULANGER (2002).

Le pourcentage de bactéries actives est trois fois plus faible dans le Léman que dans les lacs voisins (lac du Bourget, lac d'Annecy; GAYTE et al., 1998; GERDEAUX et al., 1999). Dans le détail, la diminution ne concerne en fait, que la strate 0-5 m. Une augmentation du pourcentage est même enregistrée dans la strate 50-305 m.

Sur l'ensemble des données analysées, il n'apparaît pas de tendance claire de l'évolution de la concentration des bactéries hétérotrophes, quelle que soit la strate.

Bien que la production bactérienne ait été étroitement liée à la production phytoplanctonique durant cette année 2001, l'ensemble des résultats conduit à la conclusion provisoire de la médiocrité des transferts de carbone basés sur le vecteur bactérien. Plus que les années précédentes, le fonctionnement du lac durant l'année 2001 semble avoir été gouverné par la composante autotrophe des biocénoses malgré l'augmentation des concentrations en COD et CODB. La production bactérienne ne représente plus, en moyenne, que 4.9 % de la production primaire alors que le rapport était de 40 % en 2000 et de 27 % en 1999.

Cette campagne est la dernière d'une série de mesures entreprise en 1998 dans le prolongement de cinq années d'auscultation réalisées entre 1986 et 1990 par P. DUFOUR. Le protocole suivi durant ces quatre dernières années était calqué sur celui des années 1986-90 et comportait, notamment, deux descripteurs supplémentaires avec la mesure du carbone organique dissous biodégradable et celle du pourcentage de bactéries actives.

Les conclusions générales qui peuvent être tirées de l'ensemble des résultats sont les suivantes :

- L'évolution de la concentration en carbone dissous biodégradable et de son importance relative vis-à-vis du carbone organique dissous est trop rapide par rapport au pas de temps de l'échantillonnage de l'auscultation pour qu'une évolution interannuelle ait pu être mise en évidence. Les mesures qui en ont été faites en donnent l'ordre de grandeur et montrent que ce descripteur est stratifié.
- Le compartiment bactérien est encore peu considéré dans les auscultations de lacs. Les mesures de référence font défaut et il reste difficile d'interpréter des caractéristiques générales, telles que celles mesurées au cours des quatre dernières années, en relation avec le niveau trophique du Léman.
- Bien que l'échelle de temps des variations des descripteurs bactériens soit relativement courte par rapport à celle des organismes plus évolués, la figure 9 montre que des évolutions interannuelles sont mises en évidence, notamment en ce qui concerne les descripteurs relatifs à l'activité des bactéries (production bactérienne, pourcentage de bactéries actives).
- L'analyse par strate de ces descripteurs généraux des populations bactériennes rend leur interprétation complexe en raison d'évolutions parfois contraires d'une strate à une autre. L'interprétation des résultats intégrant l'ensemble de la colonne d'eau est plus démonstrative d'une évolution interannuelle du lac.

## BIBLIOGRAPHIE

- DUFOUR, P. et COLON, M. (1991) : Le bactérioplancton du Léman. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 1990, 83-89.
- FUHRMAN, J. A. et AZAM, F. (1982) : Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters : evaluation and field results. Mar. Biol., 66, 109-120.
- GAYTE, X., VINCON-LEITE, B., FONTVIEILLE, D., TASSIN, B., BLANC, P., PELLETIER, J. et BALVAY, G. (1998) : Evolution des apports de nutriments et de l'état trophique du lac du Bourget. Rapport au District Urbain de la Cluse de Chambéry (DUCC) et à l'Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse, 310p.
- GERDEAUX, D., VERNEAUX, V., VIBOUD, S., FONTVIEILLE, D., ANGELI, N., ROSSO-DARMET, A. et LAFONT, M. (1999) : Le fonctionnement trophique du lac d'Annecy. Rapport de fin de contrat, IXème Contrat Plan Etat-Région, Région Rhône-Alpes, 111p.
- LEBOULANGER, C. (2002) : Dynamique de la production phytoplanctonique et de la biomasse chlorophyllienne dans le Léman. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 2001.
- PORTER, K. G. et FEIG, Y. S. (1980) : Use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. Limnol. Oceanogr., 25, 943-948.
- REVACLIÉ, R. et DRUART, J.-C. (2000) : Evolution du phytoplancton du Léman. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne 1999, 67-78.
- RODRIGUEZ, G. G., PHIPPS, D., ISHIGURO, K. R. et RIDGWAY, H. F. (1992) : Use of a fluorescent redox probe for direct visualization of actively respiring bacteria. Appl. Environ. Microbiol., 58(6), 1801-1808.
- SERVAIS, P., BILLEN, G., and HASCOET, M. C. (1987) : Determination of the biodegradable fraction of dissolved organic matter in waters. Wat. Res., 21(4), 445-450.