

Effet de la prédation et des nutriments sur les réseaux microbiens planctoniques

Predation and nutrients impacts on planktonic microbial food webs

J. MARTY^{1*}, B. PINEL-ALLOUL¹, J.F. CARRIAS²

SUMMARY

An experimental study was conducted using large enclosures (8 m diam., 12 m depth.) set up in a humic lake on the Canadian Shield to determine the effects of nutrients and planktivorous fish on the microbial food web (protozoans, phytoplankton and zooplankton). A four treatments factorial design was applied as following: C (control), N (nutrients), P (planktivorous fish) and NP (nutrients and fish). Zooplankton, ciliate and phytoplankton abundance and biomass were measured for six weeks in the epi-, meta- and hypolimnion. In the fish enclosure, the decrease of cladoceran biomass produced an increase in ciliate abundance and phytoplankton biomass when both fish and nutrients were present. Nutrient loading increased the biomass of cladocerans, phytoplankton and ciliates. This study showed that, in humic lakes, the microbial community is regulated not only by nutrients, but top-down effects, via fish predation, must also be considered.

Key-words: *predation, nutrients, zooplankton, ciliates, trophic chain, biomanipulation.*

RÉSUMÉ

Les effets de l'ajout de nutriments et de poissons planctonophages sur le réseau trophique microbien (protozoaires, phytoplancton, zooplancton) ont été évalués lors d'une étude expérimentale utilisant des enclos de grande taille (8 m diam., 12 m prof.), placés dans un lac humique du Bouclier Cana-

-
1. Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL), Département des sciences biologiques, Université de Montréal, CP 6128, Succ. Centre ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada.
 2. Laboratoire de biologie des protistes, Université Blaise Pascal (Clermont II), UMR 6023 CNRS, Les Cézeaux, 63177 Aubière cedex, France.

*Correspondance. E-mail : jmarty@hotmail.com

Les commentaires seront reçus jusqu'au 31 mars 2003.

dien. Un plan factoriel avec 4 traitements, C (contrôle), N (ajout de nutriments), P (ajout de poissons planctonophages) et NP (ajout de nutriments et poissons) a été appliqué. L'abondance et la biomasse du zooplancton (Rotifères, Cladocères, Copépodes), des Protozoaires Ciliés et du phytoplancton (Chl. *a*) ont été déterminées pendant 6 semaines dans chaque strate (épi-, méta- et hypolimnion). La présence de poissons planctonophages a entraîné une baisse de la biomasse du zooplancton de grande taille (Cladocères), mais a favorisé le développement du zooplancton de petite taille (Rotifères). La diminution de biomasse des Cladocères dans les enclos avec poissons s'associait avec une hausse de l'abondance des Protozoaires Ciliés et du phytoplancton pour les enclos NP. L'ajout de nutriments a augmenté la biomasse des Cladocères, des Ciliés et du phytoplancton qui présentait une tendance monospécifique. L'étude a montré que dans un lac humique riche en carbone organique dissous, les nutriments ne sont pas le seul facteur déterminant la structure des communautés microbiennes. Celles-ci subissent également les effets en cascade de la prédation des poissons planctonophages situés au sommet de la chaîne alimentaire.

Mots clés : prédation, nutriments, zooplancton, Ciliés, chaîne trophique, biomanipulation.

1 – INTRODUCTION

Depuis quelques années, de nombreuses études ont décrit les relations trophiques reliant les organismes de la chaîne trophique dite classique (poisson-zooplancton-phytoplancton-nutriments) et les organismes protozoaires rassemblés au sein de la boucle microbienne (FENCHEL, 1987 ; PORTER *et al.*, 1988). Dans les lacs humiques oligotrophes, le compartiment microbien a un rôle primordial dans le recyclage de la matière organique et dans le relargage des ressources nutritives disponibles aux producteurs primaires (AZAM *et al.*, 1983). Ces réseaux trophiques seront donc très sensibles à la présence de nutriments et de consommateurs qui auront des effets directs (ex : prédation) et indirects (ex : excrétion, compétition) sur la boucle microbienne.

On a souvent étudié les effets de la prédation et des nutriments sur le zooplancton et le phytoplancton mais très peu de travaux font le lien avec les organismes protozoaires qui peuvent pourtant représenter une forte proportion de la biomasse planctonique (PACE et ORCUTT, 1981). De plus, les groupes taxinomiques ou fonctionnels du zooplancton sont rarement considérés dans ces études. Par exemple, *Daphnia* est l'espèce couramment utilisée dans les modèles d'interaction trophique (MAZUMDER *et al.*, 1990 ; JÜRGEN, 1994) alors que d'autres Cladocères (*Bosmina*, *Ceriodaphnia*), les Copépodes et les Rotifères sont aussi reportés comme des prédateurs des protozoaires mais demeurent peu étudiés (BURNS et GILBERT, 1993 ; WICKHAM, 1995 ; JÜRGENS *et al.*, 1996 ; ARNDT, 1993).

Le but de cette étude est de déterminer l'effet de la prédation et de l'ajout de nutriments sur plusieurs compartiments des réseaux planctoniques (phytoplancton, zooplancton et protozoaires Ciliés) afin de mieux comprendre les effets relatifs des facteurs bottom-up (nutriments) et top-down (prédateurs zooplanctoniques) sur la boucle microbienne et, en particulier, les interactions

avec les Ciliés. D'une part, il est reconnu que l'ajout de nutriments accroît la biomasse du phytoplancton (DILLON et RIGLER, 1974) et des organismes microbiens (BURNS et SCHALLENBERG, 1998) et indirectement celle du zooplancton filtreur. D'autre part, l'ajout de poissons planctivores a pour effet de diminuer la biomasse du zooplancton de grande taille (LAZZARO et LACROIX, 1995). Cette baisse devrait favoriser les Ciliés qui subissent alors une intensité de prédation moindre (MARCHESSAULT et MAZUMDER, 1997). Un ajout combiné de nutriments et de prédateurs devrait induire une augmentation de l'abondance des Ciliés moins sujets à des pertes par prédation et à la compétition pour les ressources nutritives (PACE et FUNKE, 1991).

2 – MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 Site d'étude

Le lac Croche (superficie : 4,82 ha, profondeur moyenne : 6 m) est un lac humique oligotrophe du Bouclier canadien, situé à 80 km au nord de Montréal (Québec) sur le territoire de la Station de biologie des Laurentides de l'Université de Montréal (74°00 N., 45°59 W.). Il est caractérisé par une stratification thermique très marquée de la fin juin à la mi octobre (épilimnion : 0-3 m, métalimnion : 3-7 m, hypolimnion : 7-12 m), un pH moyen de 7 et une concentration moyenne en phosphore total de 10 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ en période estivale. Une description détaillée des caractéristiques morphologiques et physiques du lac a été présentée par LAFOND *et al.* (1990).

2.2 Biomanipulation des enclos

Le système expérimental comprenait une série de huit enclos disposés en plan factoriel 2×2 . La biomanipulation consistait à changer la structure du zooplancton par ajout de poissons planctonophages et à enrichir le milieu en éléments nutritifs par ajout de phosphore et d'azote. Chaque enclos était formé d'un tube en polyéthylène renforcé de 8 m de diamètre et ouvert sur les sédiments à 12 m de profondeur. Un anneau de mousse en polyuréthane en surface et des chaînes d'ancrage en profondeur maintenaient l'enclos dans une forme cylindrique de volume proche de 600 m^3 .

Les enclos étaient disposés en duplicats et selon quatre traitements : contrôle (C) (pas d'ajout de nutriments, pas d'ajout de poissons), ajout de nutriments (N), ajout de poissons (P), ajout de poissons et de nutriments ensemble (NP). Les nutriments (12,57 g de NaNO_3 + 0,96 g de H_3PO_4 par enclos et par semaine) ont été ajoutés sur une période de 10 semaines, avec un rapport N/P de 13/1, ce qui correspond aux concentrations de nutriments et aux rapport N/P rencontrés dans les lacs eutrophes des régions tempérées (MAZUMDER *et al.*, 1998). Les poissons planctonophages utilisés étaient une espèce hybride de Cyprinidés, le méné à ventre rouge (*Phoxinus eos* et *Ph. neogaeus*). La biomasse de poisson ajoutée par enclos correspondait à 5 g de poids sec par m^2 (≈ 100 poissons de 6-8 cm de long par enclos), ce qui est suffisant pour observer des effets de prédation sur la communauté zooplanctonique (POST et MCQUEEN, 1987).

2.3 Échantillonnage

Les enclos et le lac ont été échantillonnés hebdomadairement durant une période de six semaines, à trois profondeurs (épilimnion : 3 m, métalimnion : 5 m et hypolimnion : 8 m).

Le zooplancton, prélevé à l'aide d'un filet à contre levier d'ouverture de maille de 53 μm . (FILION *et al.*, 1993), était anesthésié à l'aide d'eau carbonatée puis fixé dans une solution de formaldéhyde à 4 %. Un sous échantillon (5 à 10 mL), comprenant un minimum de 250 organismes, a été analysé à l'espèce à l'aide d'une cellule rotative de comptage de type Ward. Les comptages pour chaque espèce ont été transformés en densité (nb. ind./L⁻¹) puis en biomasse (mg·L⁻¹) à l'aide d'équations de régression longueur-poids (PINEL-ALLOUL *et al.* 1990 ; MALLEY *et al.*, 1989 ; BOTTREL *et al.*, 1976), puis calculés pour les grands groupes taxinomiques (Cladocères, Calanoïdes, Cyclopoïdes et Rotifères).

Les mesures de chlorophylle a ont été faites en suivant la méthode de NUSCH (1980) qui consiste en une extraction à partir d'éthanol chaud et une lecture par spectrophotométrie. Les cellules algales ont été fixées au Lugol 1 % puis dénombrées en utilisant la méthode d'UTERMÖHL (1958) modifiée par LEGENDRE et WATT (1971, 1972). Les données de biomasse de phytoplancton ont été calculées à partir du biovolume moyen d'une centaine d'organismes de chaque espèce en considérant que $10^6 \mu\text{m}^3 = 1 \mu\text{g}$ de poids sec.

Pour les Ciliés, les échantillons (230 mL) ont été fixés au chlorure de mercure (2,5 % final) puis conservés à l'obscurité à une température de 4 °C. Pour chaque échantillon, une centaine d'organismes a été observée au microscope inversé puis déterminée au genre, voir à l'espèce, à l'aide de clés taxinomiques (FOISSNER, 1994). Pour chaque espèce de protiste cilié, un biovolume moyen a été estimé en mesurant une cinquantaine de cellules et en assimilant celles-ci à des formes géométriques. Pour l'estimation des biomasses, le facteur de conversion proposé par PUTT et STOECKER (1989) a été utilisé, à savoir $1 \mu\text{m}^3 = 190 \text{ fgC}$.

2.4 Analyse statistique

Une analyse de variance à mesures répétées (RMANOVA) a été appliquée afin d'évaluer les effets des traitements tout en tenant compte du fait que les observations n'étaient pas indépendantes l'une de l'autre sur les six semaines d'échantillonnage. Le modèle considérait deux variables (poissons, nutriments) à deux niveaux chacune (présence versus absence), ainsi que l'interaction poissons-nutriments. Les effets inter-enclos sont ceux dus à l'ajout de nutriments (N) ou de poissons planctonophages (P) et à leur interaction (NP). Afin de satisfaire aux exigences de normalité des résidus et d'homoscédasticité, les données ont été préalablement transformées en $\log(x + 1)$. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sur JMP 3.2.6 (SAS Institute Inc., 1999).

3 – RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1 Nutriments

L'ajout de nutriments a augmenté significativement les concentrations de phosphore total (PT) ($P = 0,0005$) et de nitrate (N) ($P < 0,0001$) dans la colonne d'eau (figure 1, tableau 1). La concentration moyenne de PT et N dans les enclos fertilisés était respectivement de $15,6 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ et $526,3 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, ce qui correspondait à des concentrations au moins 50 % supérieures à celles des enclos non fertilisés. La comparaison des enclos non enrichis (C et P) avec le lac (L) montre que l'on a moins de TP et N dans les enclos contrôle (C) et avec poissons (P), avec des minimums de $8,4 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ en PT et $324,5 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ en N pour les enclos P. Ceci suggère un isolement des enclos vis-à-vis des apports extérieurs en nutriments provenant du bassin versant. Il n'y a pas d'effet significatif de l'ajout de poissons (P) ou de l'interaction (NP) sur les changements observés dans les concentrations de nutriments entre les différents enclos (tableau 1).

Tableau 1 Résultats de l'analyse de variance en mesure répétée (RM-ANOVA) montrant les effets des traitements Poisson (P) et Nutriments (N) ainsi que leur effet interactif (NxP) sur les variables transformées en log (x+1).

Les chiffres en indice de la statistique F représentent les degrés de liberté.

Table 1 Results of two-way repeated measures MANOVA showing individual (N) or (P) and interaction effects (NxP) of predation and nutrients on log (x+1) variables.

The degrees of freedom for the F statistics are indicated in underscore.

	P		N		P x N	
	F _{1,6}	P	F _{1,6}	P	F _{1,6}	P
Densité zooplancton total	4,5	0,07	3,1	0,13	0,2	0,67
Densité Cladocères	0,6	0,47	16,5	0,006	1,7	0,23
Densité Calanoïdes	0,1	0,77	0,04	0,85	0,3	0,61
Densité Cyclopoïdes	0,005	0,95	0,7	0,44	0,02	0,88
Densité Rotifères	14,9	0,008	0,9	0,38	1,6	0,25
Biomasse zooplancton total	0,6	0,47	2,2	0,19	0,2	0,63
Biomasse Cladocères	8,3	0,027	6,9	0,039	1,3	0,29
Biomasse Calanoïdes	0,2	0,66	0,1	0,79	0,5	0,52
Biomasse Cyclopoïdes	1,6	0,25	1,1	0,34	0,04	0,85
Biomasse Rotifères	15,4	0,007	0,1	0,71	0,01	0,93
Chl. a	0,1	0,73	14,6	0,008	5,9	0,051
Biomasse phytoplancton épi.	3,4	0,12	11,1	0,015	5,5	0,056
Abondance Ciliés	11,3	0,01	0,07	0,80	0,6	0,5
Biomasse Ciliés	5,9	0,02	1,7	0,2	1,9	0,19
	P		N		P x N	
	F _{1,26}	P	F _{1,26}	P	F _{1,26}	P
Phosphore total	0,2	0,6	15,9	0,0005	0,4	0,50
Nitrates	0,07	0,8	47,9	< 0,0001	0,2	0,62

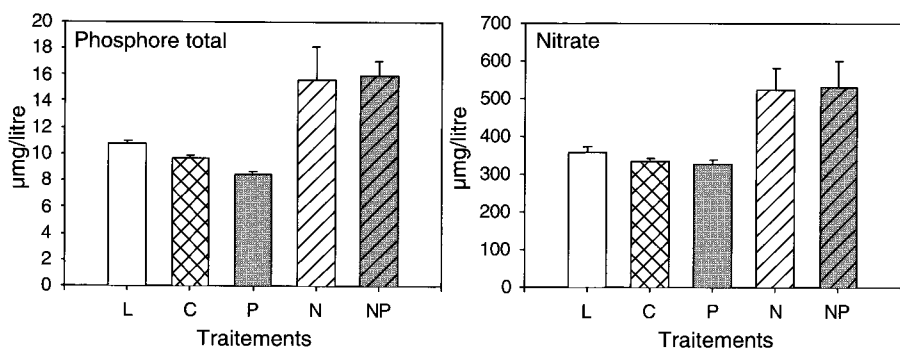


Figure 1 Moyennes et écart-types des concentrations en phosphore total et en nitrates, en fonction des traitements.

Seasonal means and standard deviations of total phosphorus and nitrates for the different treatments.

3.2 Effets des nutriments et des poissons sur le phytoplancton

L'ajout de nutriments a conduit à une augmentation significative de la biomasse phytoplanctonique, mesurée à partir de la Chl. *a* ($P = 0,008$) (figure 2, tableau 1). Les concentrations de Chl. *a* variaient de $4,2 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ pour les enclos non-enrichis (C et P) à $8,1 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ pour les enclos avec nutriments (N et NP), soit une augmentation de 50 % en fonction du traitement N. Dans les enclos avec poissons (P), il n'y a pas eu de changements dans la concentration de Chl. *a* ($P = 0,734$) alors que, en présence de nutriments et de poissons (NP), une augmentation significative est observée ($P = 0,051$).

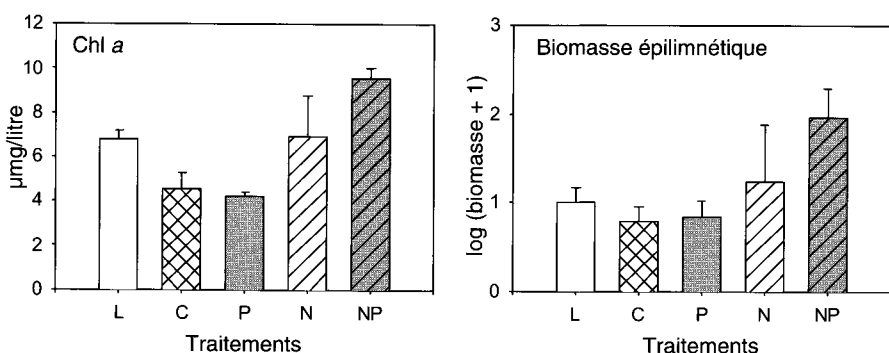


Figure 2 Moyennes et écart-types des concentrations en Chl. *a* et de la biomasse épilimnétique du phytoplancton (transformée en $\log(x+1)$), en fonction des traitements.

*Seasonal means and standard deviations of Chl. *a* and phytoplankton epilimnetic biomass ($\log(x+1)$ transformed) for the different treatments.*

Les données de biomasse du phytoplancton pour l'épilimnion, déterminées en microscopie, montrent des résultats semblables à ceux obtenus pour la Chl. *a* dans la colonne d'eau entière (figure 2, tableau 1). Pour les six semaines

d'échantillonnage, la biomasse de phytoplancton épilimnétique la plus élevée se trouvait dans les enclos NP et N. En moyenne, la biomasse algale épilimnétique pour le traitement NP était environ trois fois plus élevée que pour le traitement N et vingt fois plus élevée que celle des enclos contrôle (C). Les données par groupes taxinomiques d'algues montrent que l'ajout de nutriments induit un développement massif des chlorophycées qui représentaient plus de 50 % de la biomasse totale du phytoplancton (traitements N et NP confondus).

Ces résultats montrent que le phytoplancton est principalement régulé par des effets de type bottom-up et beaucoup moins par des effets top-down dans les milieux enrichis, où l'absence de brouteurs permet un développement algal important. Ceci suggère que la présence de nutriments favorise des espèces phytoplanctoniques facilement ingérables par les organismes brouteurs. L'absence d'effet descendant dans les enclos non enrichis s'explique par le fait que les organismes brouteurs sont naturellement peu nombreux dans les milieux oligotrophes comme celui de notre étude où la concentration estivale moyenne en Chl. *a* se situe autour de $3 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$.

3.3 Effets des nutriments et des poissons sur le zooplancton

L'ajout de poissons planctonophages et de nutriments a induit des changements dans la densité et la biomasse de certains groupes taxinomiques du zooplancton (*figure 3 et 4 ; tableau 1*). Le zooplancton du lac Croche est dominé par les Copépodes (50 % de la biomasse) suivis des Cladocères (25 %), des stades nauplii (13 %) et des Rotifères (10 %). L'ajout de poissons planctonophages a réduit significativement la biomasse des Cladocères ($P = 0,027$) en éliminant les espèces de plus grande taille, soit *Daphnia catawba* et *Daphnia longiremis* (*figure 4*). À l'inverse, la densité et la biomasse des Cladocères étaient plus élevées en présence de nutriments ($P = 0,006$ et $P = 0,039$, respectivement). La densité moyenne des Cladocères était de $4,5 \text{ ind}\cdot\text{L}^{-1}$ dans les enclos C et passait à $15 \text{ ind}\cdot\text{L}^{-1}$ dans les enclos N. Pour ces mêmes traitements, la biomasse des Cladocères doublait lors de l'ajout de nutriments. Des résultats similaires sont rapportés dans la littérature (JÜRGENS, 1994) et confirment que les Cladocères sont fortement dépendants des effets top-down (effets des prédateurs) et bottom-up (abondance du phytoplancton permettant le développement des organismes brouteurs).

Pour les Rotifères, la présence de poissons planctonophages s'est traduit par une augmentation significative de leur densité ($P = 0,008$) et de leur biomasse ($P = 0,007$) (*tableau 1*). En densité moyenne, on trouvait cinq fois plus de Rotifères dans les enclos P et seize fois plus dans les enclos NP que dans les enclos de contrôle (C). Ce groupe, dominé par *Keratella cochlearis*, *Polyartra vulgaris* et *Kellicottia longispina*, n'a pas répondu aux traitements dès la première semaine : l'augmentation des Rotifères n'était observable qu'à partir de la seconde moitié de la période d'échantillonnage. De plus, il n'y a pas d'effets significatifs de l'ajout de nutriments sur ces organismes (*tableau 1*). Ce résultat peut s'expliquer par une baisse des interactions de compétition pour les ressources nutritives, dans les enclos avec poissons, entre les Rotifères et les Cladocères brouteurs qui ont un taux de filtration plus élevé.

Les données pour les Calanoïdes et les Cyclopoïdes ne montraient pas de différences significatives entre les traitements, aussi bien en terme de biomasse que de densité. Les effets peuvent avoir été masqués par la forte varia-

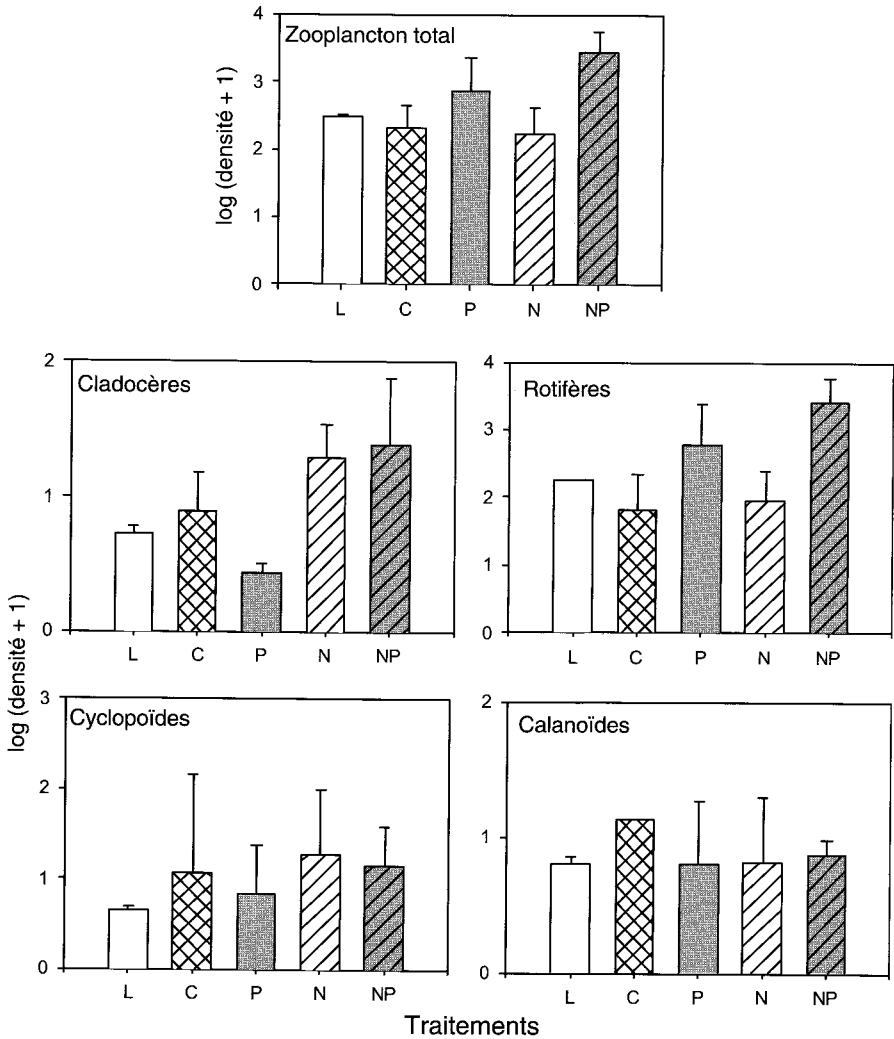


Figure 3 Valeurs moyennes et écart-types des densités des groupes zooplanctoniques (épi- et métalimnion, transformées en $\log(x+1)$), en fonction des traitements.

Seasonal means and standard deviations of zooplankton abundance (epi-+ metalimnetic, $\log(x+1)$ transformed) for the different treatments.

bilité inter-réplicats, notamment pour les biomasses des Cyclopoïdes qui montraient une tendance proche de celle des Cladocères.

Ces résultats montrent l'importance des effets descendants sur le zooplancton. Dans les milieux où la prédation est absente, la communauté zooplanctonique est dominée par des organismes brouteurs de grande taille de type *Daphnia*. Un changement dans l'intensité de prédation par les niveaux

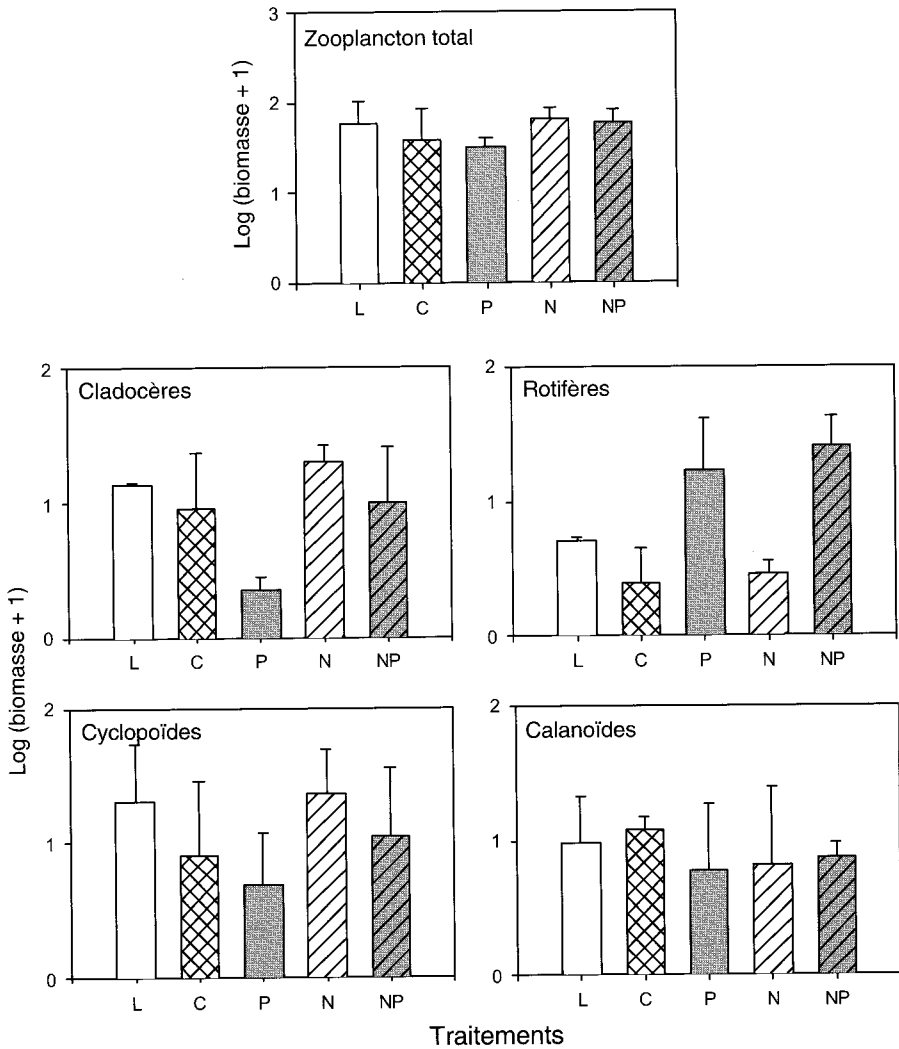


Figure 4 Biomasses moyennes et écart-types des groupes zooplanctoniques (épi- et métalimnion, transformées en $\log(x+1)$), en fonction des traitements.

Seasonal means and standard deviations of zooplankton biomass (epi-+ metalimnetic, $\log(x+1)$ transformed) for the different treatments.

supérieurs modifie la structure de la communauté en favorisant les organismes de petite taille, tels que les Rotifères.

3.4 Effets des nutriments et des poissons sur les Ciliés

L'ajout de poissons planctonophages a augmenté l'abondance ($P = 0,01$) et la biomasse ($P = 0,02$) des Ciliés totaux (tableau 1). La figure 5 montre une aug-

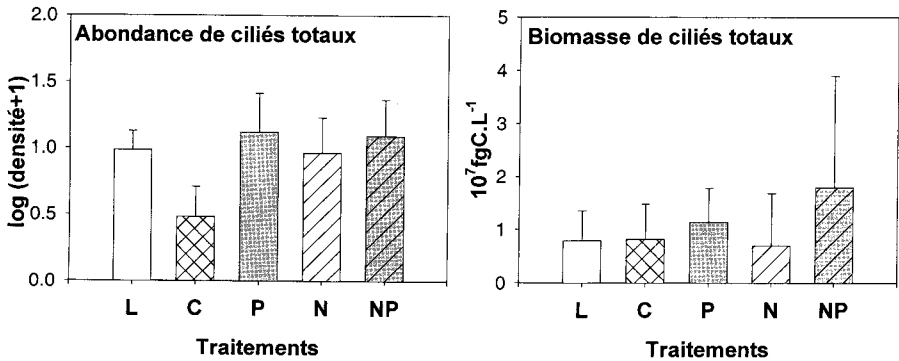


Figure 5 Moyennes et écart-types des densités et biomasses de Ciliés totaux (transformées en $\log(x+1)$), en fonction des traitements.

Seasonal means and standard deviations of ciliates abundance and biomass ($\log(x+1)$ transformed) for the different treatments.

mentation de 50 % de la densité des Ciliés totaux entre le contrôle C et les traitements P et NP. La biomasse des Ciliés était la plus élevée pour le traitement combiné d'ajouts de poissons et de nutriments (NP). L'ajout de nutriments (N) n'a pas eu d'effets significatifs sur la densité ($P = 0,8$) ni sur la biomasse des Ciliés ($P = 0,2$). Si on considère les différents groupes de Ciliés, on a observé que les traitements favorisaient le développement des Prostomatidés (algivores) et des Scuticociliés (bactérovores).

Ces résultats montrent la dépendance des Ciliés face aux effets combinés des facteurs top-down et bottom-up, en particulier dans les milieux riches en nutriments et où la planctivorie est importante. L'absence d'effet de l'ajout de nutriments sur les Ciliés peut être reliée à la forte pression de prédation exercée par les organismes Cladocères tels que *Daphnia*. De similaires résultats ont déjà été observés pour d'autres études de manipulations expérimentales (MARCHESSAULT et MAZUMDER, 1997).

L'ajout de poissons planctonophages permet de mettre en évidence les relations top-down du zooplancton sur les Ciliés. Ceux-ci subissent des effets directs des Cladocères par prédation ou interférence et des effets indirects par compétition pour les ressources nutritives (JACK et GILBERT, 1994). Dans notre expérience, on observe probablement une combinaison des effets directs et indirects. L'absence des gros Cladocères dans les enclos avec poissons permet de lever la pression de prédation sur les Ciliés alors que l'enrichissement induit une abondance des ressources nutritives évitant ainsi toute compétition. Cette hypothèse est supportée par le fait que l'enrichissement a permis le développement d'une algue de petite taille (*Scenedesmus* sp.), qui peut être ingérée autant par le zooplancton brouteur que par les organismes Ciliés. Lors de l'ajout de poissons et de nutriments, l'absence de compétiteurs et l'abondance des ressources nutritives expliquent les valeurs maximums de biomasse des Ciliés.

Si cette étude montre clairement les effets top-down des Cladocères sur les organismes Ciliés, elle ne permet pas de faire le lien avec les autres groupes taxinomiques du zooplancton. Les Rotifères, pourtant rapportés comme préda-

teurs potentiels des protozoaires (ARNDT, 1993), n'induisent pas de changements visibles sur les Ciliés. Enfin, les Calanoïdes, qui représentent une part importante de la communauté zooplanctonique étudiée et peuvent avoir des effets sur les Protozoaires (BURNS et SCHALLENBERG, 1998), ne répondent pas de façon significative aux traitements.

4 – CONCLUSION

Cette étude montre l'importance des effets top-down et bottom-up du zooplancton sur les protistes Ciliés. Les effets top-down sur les Ciliés s'observent dans les enclos où les Cladocères sont absents (enclos P). Cet effet est d'autant plus important si le milieu est fertilisé (enclos NP).

Les résultats obtenus dans cette étude devraient cependant toujours être reliés à deux considérations importantes :

- les enclos sont des systèmes artificiels fermés qui ne sauraient donner les mêmes réponses que le lac pris dans son ensemble. Les effets d'enclos se font ressentir le plus fortement dans la physicochimie de l'eau, ce qui semble affecter principalement les organismes situés en bas de chaîne trophique (Ciliés et phytoplancton) ;
- la planctivorie induite dans les enclos avec poissons est différente de celle rencontrée dans le lac. En effet, nous avons ajouté une seule espèce de planctivores alors que le lac en contient plusieurs. Il est reconnu que l'impact de prédation est variable en fonction des espèces de planctivores (MATVEEV *et al.*, 2000) ce qui suggère que les effets de prédation seront différents en milieu naturel où se côtoient plusieurs espèces. Dans cette optique, la présente étude montre que les relations trophiques planctoniques sont régulées par une combinaison d'effets ascendants et descendants.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par une subvention de recherche du CRSNG accordée à B. Pinel-Alloul et par une bourse post-doctorale de la région Auvergne accordée à J-F. Carrias. Nous remercions D. Sargos pour les analyses de phytoplancton, G. Méthot et E. Mangas pour l'aide en taxinomie du zooplancton, les étudiants d'été (M. Hugues, D. Rochefort), le personnel de la station de biologie des Laurentides ainsi que les réviseurs pour leurs commentaires et suggestions.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARNDT H., 1983. Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates). *Hydrobiologia*, 255/256, 231-246.
- AZAM F., FENCHEL T., FIELD J.G., GRAY J.S., MEYER-REIL L.A., THINGSTAD T.F., 1983. The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10, 257-263.
- BOTTRELL H.H., DUNCAN A., GLICWICZ Z.M., GRYGIEREK E., HERZIG A., HILLBRICHT-ILKOWSKA A., KURASAWA H., LARSSON P., WEGLENSKA T., 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.*, 24, 419-456.
- BURNS C.W., GILBERT J.J. 1993. Predation on ciliates by freshwater calanoid copepods: Rates of predation and relative vulnerabilities of prey. *Freshwater Biol.*, 30, 377-393.
- BURNS C.W., SCHALLENBERG M., 1998. Impacts of nutrients and zooplankton on the microbial food web of an ultra-oligotrophe lake. *J. Plankton Res.*, 20, 1501-1525.
- DILLON P.J., RIGLER F.H., 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 19, 2112-2116.
- FENCHEL T., 1987. Ecology of protozoa: the biology of free living phagotrophic protists. [Springler-Verlag].
- FOISSNER W., 1994. Protozooplankton ecology-methods and seasonal successions, *Mar. Microb. Food Webs*, 8, 9-35.
- JACK J.D., GILBERT J.J., 1994. Effects of *Daphnia* on microzooplankton communities. *Journal of plankton research*, 16, 1499-1512.
- JÜRGEN K., 1994. Impact of *Daphnia* on planktonic microbial food webs- A review. *Mar. Microb. Food Webs.*, 8, 295-324.
- JÜRGEN K., WICKHAM S.A., ROTHHAUPT K.O., SANTER B., 1996. Feeding rates of macro- and micro-zooplankton on heterotrophic nanoflagellates. *Limnol. Oceanogr.*, 41, 1833-1839.
- LAFOND M., PINEL ALLOUL B., ROSS P., 1990. Biomass and photosynthesis of size fractionated phytoplankton in Canadian Shield lakes. *Hydrobiologia*, 196, 25-38.
- LAZZARO X., LACROIX G., 1995. Impacts des poissons sur les communautés aquatiques (Limnologie générale), Chapitre 23, Masson, Paris.
- LEGENDRE L., WATT L.D., 1971-1972. On a rapid technique for plankton enumeration. *Ann. Inst. Oceanogr*, Paris, XLVIII, (2), 173-177.
- MALLEY D.F., LAWRENCE S.G., MACIVER M.A., FINDLAY W.J., 1989. Range of variation in estimates of dry weight for planktonic crustacea and Rotifera from temperate North American Lakes. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1666, iv + 49 p.
- MARCHESSAULT P., MAZUMDER A., 1997. Grazer and nutrient impacts on epilimnetic ciliate communities. *Limnol. Oceanogr.*, 42, 843-900.
- MATVEEV V., MATVEEVA L., JONES G.J., 2000. Relative impacts of *Daphnia* grazing and direct stimulation by fish on phytoplankton abundance in mesocosm communities. *Freshwater Biology*, 44, 375-385.
- MAZUMDER A., HAVENS K.E., 1998. Nutrient-chlorophyll-secchi relationships under contrasting grazer communities of temperate versus subtropical lakes, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55, 1652-1662.
- MAZUMDER A., MC QUEEN D.J., TAYLOR W.D., LEAN D.R.S., 1990. Effects of fish and plankton on lake temperature and mixing dept. *Science.*, 247, 312-315.
- NUSCH E A., 1980. Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 14, 14-36.
- PACE M.L., FUNKE E., 1991. Regulation of planktonic microbial communities by nutrients and herbivores. *Ecology*, 72, 904-914.
- PACE M.L., ORCUTT J.D., 1981. The relative importance of protozoans, rotifers and crustaceans in freshwater zooplankton community. *Limnol. Oceanogr.*, 26, 822-830.
- PINEL-ALLOUL B., METHOT G., VERNEAULT G., VIGNEAULT Y., 1990. Zoo-

- plankton species associations in Quebec lakes: variation with abiotic factors, including natural and anthropogenic acidification. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47, 110-121.
- PORTER K.G., PAERL H., HODSON R., PACE M., PRISCU J., RIEMANN B., SCAVIA D., STOCKNER J., 1988. Microbial interactions in lake food webs. In: CARPENTER SR (ed), *Complex interactions in lake communities*. Springer-Verlag, 209-227.
- POST J.R., MCQUEEN D.J., 1987. The impact of planktivorous fish on the structure of a plankton community, *Freshwater Biology*, 17, 79-89.
- PUTT M., STOECKER D.K., 1989. An experimentally determined carbon: Volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 34, 1097-1103.
- SAS INSTITUTE INC., 1996. JMP Start Statistics, a guide to statistical and data analysis using JMP and JMP IN®Software.
- UTERMÖHL H., 1958. Zur Vervollkommnung des quantitativen Phytoplankton-methodik. *Mitt int. Ver. Limnol.*, 9, 1-38.
- WICKHAM S.A., 1995. Cyclops predation on ciliates: species-specific differences and functional responses. *J. Plankton Res.*, 17, 1633-1646.