

## Potentialités phagotrophes des phytoflagellés dans la retenue de barrage Allal El Fassi (Maroc)

### Phagotrophic potentialities of phytoflagellates in the Allal El Fassi Reservoir (Morocco)

S. RACHIQ<sup>1\*</sup>, M. RAOUI<sup>1</sup>, N. CHADLI<sup>1</sup>, C. AMBLARD<sup>2</sup>, M. M. ALAOUI<sup>3</sup>, J.-F. CARRIAS<sup>2</sup>, T. SIME-NGANDO<sup>2</sup>, D. SARGOS<sup>2</sup>

#### SUMMARY

The numerical abundances of bacterial and phytoplanktonic cells and the bacterivorous activity from phytoflagellates were measured at different depths from march to December 1998 in the Allal El Fassi Reservoir (Morocco). Bacterial community was dominated by free-living spherical cells. Their abundance fluctuated from 1.0 to  $9.8 \cdot 10^6$  cells·mL<sup>-1</sup>, with the highest values occurring in spring, coinciding with the beginning of the thermal stratification and the bloom of the centric diatom *Cyclotella ocellata*. Bacterial number then decreased drastically in summer and increased slightly in autumn, when two chrysophytes (*Dinobryon sertularia* and *D. cylindricum*) dominated the algal community, accompanied by two dinoflagellates (*Peridinium cinctum* and *Ceratium hirundinella*) and by the cryptophyte *Cryptomonas ovata*. Grazing experiments using bacterial tracers indicated that these five algal species were exhibiting a bacterivorous activity. The impact of predation from these mixotrophic community varied from 1.2 to  $357 \cdot 10^4$ ·bacteria·L<sup>-1</sup>·h<sup>-1</sup>, about 81% of the impact being related to the activity of the two chrysophytes, vs 12% for the two dinoflagellates and 7% for the cryptophyte. We conclude that mixotrophic phytoflagellates play a significant role in the functioning of the microbial food web in the Allal El Fassi Reservoir, primarily by controlling the bacterial development in autumn.

**Key-words:** phagotrophic phytoplankton, mixotrophy, bacteria, reservoirs.

1. Département de biologie, Faculté des sciences et techniques de Fès-Saïss, BP 2202, Maroc.
2. Laboratoire de biologie des protistes, UMR CNRS 6023, Université Blaise Pascal (Clermont-Ferrand II), 63177 Aubière cedex, France.
3. Département de biologie, Faculté des sciences Dhar El Mehratz, BP 1796, Fès, Maroc.

\* Correspondance. Email : s.rachiq@voila.fr

## RÉSUMÉ

L'abondance des communautés bactériennes et phytoplanctoniques et l'activité bactériovore des phytoflagellés ont été mesurées à différentes profondeurs de mars à décembre 1998, dans une retenue de barrage (Allal El Fassi, Maroc). L'abondance des communautés bactériennes, essentiellement constituées de cellules libres de forme sphérique, a fluctué de  $1,0$  à  $9,8 \cdot 10^6$  cellules·mL<sup>-1</sup>. À toutes les profondeurs, les plus fortes valeurs ont été mesurées au printemps, avec la mise en place de la stratification thermique et le développement de la diatomée centrique *Cyclotella ocellata*. Le nombre de bactéries baisse de manière notable en été et augmente légèrement au cours de l'automne, alors que deux Chrysophycées (*Dinobryon sertularia* et *D. cylindricum*) dominaient la communauté algale, accompagnées de deux Dinophycées (*Peridinium cinctum* et *Ceratium hirundinella*) et d'une Cryptophycée (*Cryptomonas ovata*). À l'aide d'expériences de broutage utilisant un traceur bactérien, nous avons pu mesurer une activité bactériovore chez les cinq espèces d'algues citées. L'impact de la prédation de l'ensemble de cette communauté de phytoflagellés mixotrophes a varié de  $1,2$  à  $357 \cdot 10^4$ ·bactéries·L<sup>-1</sup>·h<sup>-1</sup>, 81 % de cet impact étant lié à l'activité des deux Chrysophycées, contre seulement 12 % pour les deux Dinophycées et 7 % pour la Cryptophycée. L'ensemble des résultats acquis au cours de cette étude laissent donc supposer que le rôle des phytoflagellés mixotrophes est essentiel dans le fonctionnement du réseau trophique microbien du réservoir Allal El Fassi, notamment dans la régulation des peuplements bactériens se développant en automne.

**Mots clés :** *phytoplancton phagotrophe, mixotrophie, bactéries, réservoirs.*

## 1 - INTRODUCTION

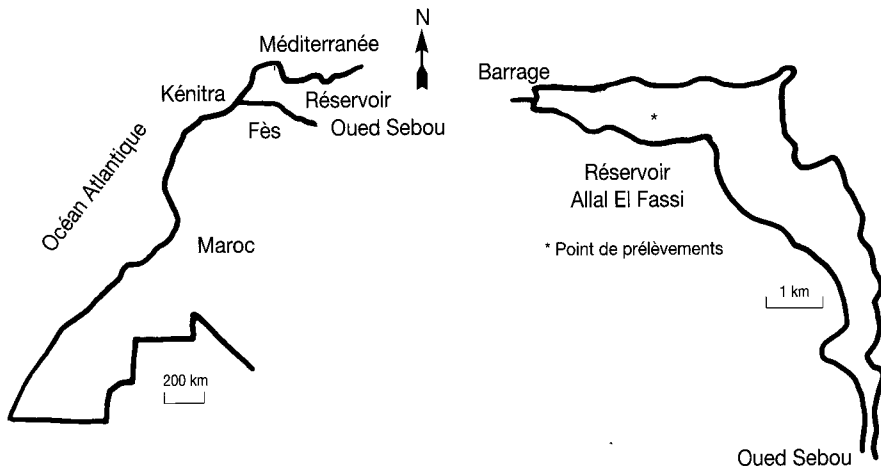
La communauté picoplanctonique procaryote occupe une place importante dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques (POMEROY, 1974 ; AZAM *et al.*, 1983). La pression de prédation sur cette communauté constitue un des facteurs les plus importants dans le contrôle de leur abondance en milieu naturel. Les microflagellés hétérotrophes sont des consommateurs majeurs de la communauté picoplanctonique (FENCHEL, 1982 ; SIEBURTH et DAVIS, 1982 ; GÜDE, 1986). Toutefois, certaines populations phytoplanctoniques sont capables d'assimiler de la matière organique dissoute par osmotrophie (AARONSON, 1980 ; ANTIA, 1980 ; RACHIQ *et al.*, 1991 ; AMBLARD *et al.*, 1992), ou d'ingérer de la matière organique particulaire par phagotrophie (ESTEPE *et al.*, 1986 ; BIRD et KALFF, 1986 ; 1987 ; 1989 ; PORTER, 1988 ; SANDERS, 1991). Les potentialités phagotrophes du phytoplancton ont été mises en évidence aussi bien en culture (KIMURA et ICHIDA, 1985) qu'en milieu naturel (BIRD et KALFF, 1986). De nombreuses Chrysophycées (BIRD et KALFF, 1987) et Cryptophycées (SANDERS et PORTER, 1988) mixotrophes sont ainsi capables de compléter leur nutrition autotrophe par une activité de prédation, s'exerçant notamment sur les bactéries.

L'objectif de ce travail a été de suivre, dans le réservoir Allal El Fassi (Maroc), les variations de l'abondance et de l'activité des communautés bactérienne et phytoplanctonique. Un intérêt particulier a été porté aux espèces phytoplanctoniques mixotrophes, dont l'activité bactériovore a été estimée à l'aide de particules traçantes.

## 2 – MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 2.1 Site d'étude et échantillonnage

La retenue du barrage Allal El Fassi est située dans la province de Sefrou du Maroc, à environ 50 km de la ville de Fès (~ 34°N, 5°O). Elle est alimentée par l'oued de Sebou, seul affluent tributaire du réservoir (*figure 1*). Les principales caractéristiques morphométriques de cette retenue sont données dans le *tableau 1*.



**Figure 1** Localisation géographique du réservoir Allal El Fassi.  
*Geographic localisation of the Allal El Fassi reservoir.*

**Tableau 1** Caractéristiques morphométriques de la retenue de barrage Allal El Fassi.

**Table 1** *Morphometric characteristics of Allal El Fassi reservoir.*

Mise en eau	1992
Surface du bassin versant du haut Sebou (km <sup>2</sup> )	5 770
Surface de la retenue (km <sup>2</sup> )	4,8
Longueur (km)	7
Largeur maximale (km)	0,7
Profondeur maximale (m)	34
Côte normale (m)	418
Volume au niveau normal (Mm <sup>3</sup> )	81
Temps de séjour (an)	0,3
Creux du lac (Zm /S <sup>-1/2</sup> )	0,016
Surface du bassin versant/surface de la retenue	1 203

Cette étude correspond à une série de 16 prélèvements réalisés entre le 3 mars et le 21 décembre 1998. Les prélèvements ont été effectués dans la

zone la plus profonde du lac et, selon les variables, à au moins trois des profondeurs suivantes : 0, 2, 5, 10, 15, 20 m et 1 m au-dessus des sédiments (*i.e.* fond - 1 m). Les échantillons ont été prélevés à l'aide d'une bouteille fermante de type Van Dorn horizontale et préfiltrés sur un filet de 160  $\mu\text{m}$  de vide de maille, afin d'éliminer la majeure partie du zooplancton.

## 2.2 Méthodes analytiques

La température et le pH ont été mesurés *in situ* à l'aide d'appareils à affichage numérique. Les teneurs en oxygène dissous ont été dosées par titration au thiosulfate, selon la méthode de Winkler (RODIER, 1984). Les concentrations en chlorophylle *a* ont été déterminées par spectrophotométrie après extraction dans de l'acétone à 90 % et à l'obscurité, selon le protocole décrit par MILLE-RIOUX (1976). Les équations utilisées pour le calcul de ces concentrations sont celles proposées par le groupe de travail SCOR-UNESCO (1966).

Les échantillons pour l'abondance phytoplanctonique ont été fixés au lugol fort (BOURRELY, 1966) et les dénombrements effectués à l'aide d'un microscope inversé et à partir d'échantillons de 20 à 50 mL, conformément à la méthode d'UTERMOHL (1958) modifiée par LEGENDRE et WATT (1971, 1972).

L'assimilation photosynthétique a été déterminée *in situ* après incubation des échantillons autour du midi solaire local, selon la méthode du bilan d'oxygène dissous (RODIER, 1984). Cette technique procure des résultats fiables pour les milieux productifs (KUPARINEN, 1985).

Les échantillons pour le dénombrement des bactéries ont été immédiatement, après prélèvement, fixés au formaldéhyde (concentration finale 2 %). Au laboratoire, des sous-échantillons (6 mL) sont colorés au DAPI (4,6-diamidino 2-phénylindol) et les cellules sont dénombrées en microscopie à épifluorescence, selon le protocole de HOBBIÉ *et al.* (1977). Entre 1 500 et 2 000 cellules réparties sur au moins 20 champs microscopiques choisis de manière aléatoire ont été dénombrées, pour chaque échantillon analysé.

Pour la mesure de l'activité bactériovore des phytoflagellés, des échantillons prélevés à trois profondeurs (5, 10 et 15 m) sont répartis dans une série de flacons en verre Pyrex de 100 mL. Des microsphères fluorescentes de taille (0,5  $\mu\text{m}$  de diamètre) similaire à celles des bactéries du milieu, sont ajoutées dans les flacons, pour représenter environ 20 % de l'abondance des bactéries (MCMANUS et OKUBO, 1991). Après fixation (voir ci-dessous) de sous échantillons (20 mL) au temps initial  $T_0$ , les flacons sont incubés *in situ* pour une durée de 15 à 20 mn, au bout desquelles les échantillons expérimentaux sont fixés au glutaraldéhyde (grade I, Sigma) tamponné, à une concentration finale de 2 % (SANDERS *et al.*, 1989). De retour au laboratoire, 20 mL des différents échantillons expérimentaux sont colorés à la primuline (concentration finale 20  $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ ) et les micro-organismes sont retenus par filtration sous vide (pression < 100 mm de Hg) sur des filtres Nuclepore noirs en polycarbonate (porosité 0,8  $\mu\text{m}$ ). Chacun de ces filtres est ensuite monté entre lame et lamelle et conservé à l'obscurité à - 25 °C, pour une observation ultérieure en microscopie à épifluorescence (microscope Olympus BH-2), à un grossissement de 1250X (CARRIAS, 1996). Les filtres correspondants aux sous-échantillons fixés au temps initial  $T_0$  vont servir à déterminer le nombre exact de traceurs ajoutés, et de contrôle pour la superposition de ces particules traçantes sur les phyto-

flagellés bactériovores. Les autres filtres vont servir au dénombrement des flagellés pigmentés mixotrophes en lumière UV, identifiés par la présence de microsphères dans leurs vacuoles digestives en lumière bleue. L'activité bactériovore de ces phytoflagellés est ensuite calculée en considérant qu'ils ingèrent les microsphères aux mêmes taux qu'ils ingèrent les bactéries du milieu (CARRIAS, 1996).

### 3 - RÉSULTATS

#### 3.1 Paramètres physicochimiques

Le début de cette étude a coïncidé avec l'amorce de la stratification thermique des eaux du réservoir, avec une température de surface qui a progressivement augmenté de 18 °C en mars à un maximum de 28 °C en juillet, suivi d'un refroidissement saisonnier et d'une homogénéisation des valeurs dans la colonne d'eau dès le mois d'octobre. Au cours de l'étude, les eaux du réservoir sont restées légèrement alcalines (pH autour de 7,5), et généralement bien oxygénées en surface ( $> 5 \text{ mgO}_2 \cdot \text{L}^{-1}$ ). Une désoxygénation marquée ( $< 2 \text{ mgO}_2 \cdot \text{L}^{-1}$ ) des eaux profondes a été observée pendant la période de stratification thermique.

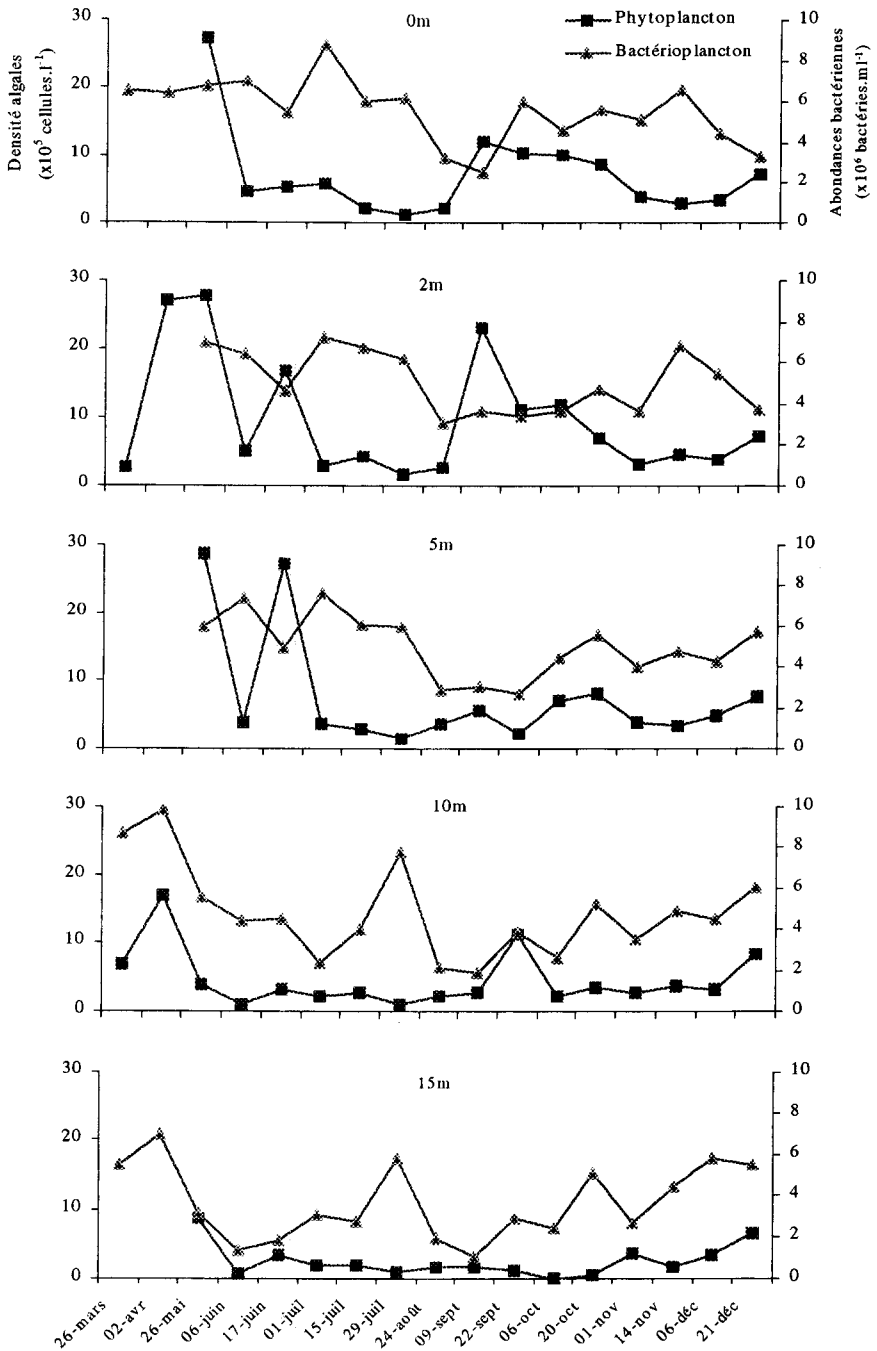
#### 3.2 Abondance bactérienne

Au cours de cette étude, les densités bactériennes ont varié de  $1,0$  à  $9,8 \cdot 10^6 \text{ cellules} \cdot \text{mL}^{-1}$  (figure 2). En moyenne, les valeurs tendent à diminuer avec la profondeur (5,5 ; 5,1 ; 5,0 ; 4,8 et  $3,6 \cdot 10^6 \text{ cellules} \cdot \text{mL}^{-1}$ , respectivement à 0, 2, 5, 10 et 15 m). À toutes les profondeurs, les plus fortes densités bactériennes apparaissent au cours du printemps. Elles tendent ensuite à diminuer en période estivale, et à augmenter légèrement avec le brassage des eaux en automne (figure 2). La communauté bactérienne était essentiellement composée de cellules libres et sphériques au cours de cette étude. En effet, les cellules fixées ne représentaient, en moyenne, qu'environ 16 % du nombre total des bactéries. Cependant, l'importance relative de ces bactéries fixées augmente avec la profondeur, en relation avec la présence de cellules sénescents et de débris. Les cellules sphériques (coques) représentaient en moyenne 70,3 % de l'abondance totale, et les autres formes cellulaires respectivement 13,3 ; 12,1 et 4,3 %, pour les vibrions, les bacilles et les cellules filamenteuses.

#### 3.3 Communauté phytoplanctonique

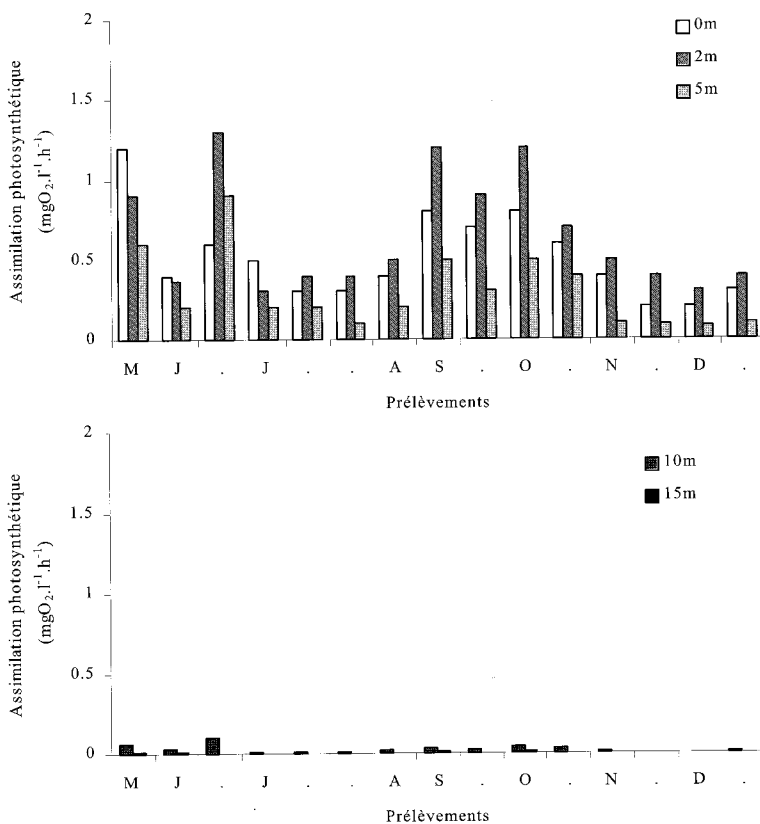
Les teneurs en chlorophylle *a* sont restées relativement faibles au cours de cette étude, avec des valeurs comprises entre 0,5 et  $10,2 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ . Dans les couches supérieures du réservoir (*i.e.* entre 0 et 10 m), ces teneurs ont oscillé autour de  $4 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$  pendant l'étude, ce qui est, en moyenne, environ deux fois supérieur aux concentrations mesurées dans les eaux profondes (à 15 et 20 m et fond - 1 m).

Les variations spatiotemporelles de la chlorophylle étaient similaires à celles de l'abondance phytoplanctonique, qui a varié de 0,3 à  $28,9 \cdot 10^5 \text{ cellules} \cdot \text{L}^{-1}$



**Figure 2** Variations spatio-temporelles des densités phytoplanctoniques et bactériennes.  
*Spatial-temporal variations of phytoplanktonic and bacterial abundances.*

(figure 2). Les plus fortes densités phytoplanctoniques sont généralement observées à 2 m, puis on note une diminution progressive avec la profondeur. Les valeurs moyennes par profondeur sont : 7,1 ; 10,6 ; 7,6 ; 4,5 ; 2,7 ; 2,1 et  $1,6 \cdot 10^5$  cellules $\cdot$ L $^{-1}$ , respectivement à 0, 2, 5, 10, 15, 20 et fond - 1 m. À toutes ces profondeurs, les densités cellulaires les plus élevées ont été enregistrées au printemps, alors que la communauté phytoplanctonique était largement dominée par la Diatomophycée *Cyclotella ocellata*, les principales espèces accompagnatrices étant *Cryptomonas ovata* et *Peridinium cinctum*. En été et en automne, l'abondance phytoplanctonique est généralement restée faible à toutes les profondeurs, à l'exception de pics apparents enregistrés au cours de la première moitié de l'automne, liés notamment au développement de *Dinobryon sertularia* et *cylindricum* et, dans une moindre mesure, de *Peridinium cinctum* et *Cryptomonas ovata*.



**Figure 3** Variations spatio-temporelles des valeurs de production primaire à différentes profondeurs ( $\text{mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$ ).  
*Spatial-temporal variations of primary production at different depths ( $\text{mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$ ).*

Les taux de production primaire estimés à l'aide de la méthode du bilan d'oxygène dissous ont varié au cours de cette étude de 0 à  $1,3 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (figure 3). Les valeurs les plus élevées ont été, naturellement, enregistrées dans

les eaux de surface, notamment à 2 m puis à 0 m, en relation avec l'abondance phytoplanctonique et le phénomène de photo-inhibition. En effet, l'assimilation photosynthétique par profondeur s'élève en moyenne à 0,51 ; 0,65 ; 0,3 ; 0,02 et 0,002  $\text{mgO}_2 \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ , respectivement à 0 ; 2 ; 5 ; 10 et 15 m. Comme pour les densités cellulaires, les valeurs les plus élevées ont été enregistrées au printemps et durant la première moitié de l'automne (figure 3).

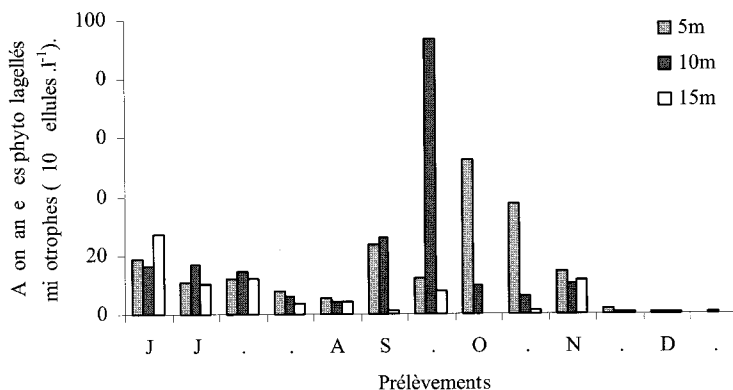
### 3.4 Activité bactérivore des phytoflagellés

Au cours de cette étude, les principales espèces d'algues ayant ingéré des microsphères appartiennent aux groupes des Chrysophycées (*Dinobryon sertularia* et *Dinobryon cylindricum*), des Dinophycées (*Peridinium cinctum* et *Ceratium hirundinella*) et des Cryptophycées (*Cryptomonas ovata*). Les variations spatiotemporelles de l'abondance totale de ces algues, considérées comme mixotrophes, sont présentées sur la figure 4, pour les profondeurs où l'activité bactérivore a été mesurée (i.e. 5, 10 et 15 m). Les valeurs les plus élevées, enregistrées en automne, sont essentiellement liées au développement des deux espèces de *Dinobryon*, qui ont très largement dominé l'activité bactérivore totale. Le nombre moyen de microsphères ingérées par cellule de *Dinobryon* et par heure a varié de 0 à 14,2, avec des valeurs moyennes similaires pour les trois profondeurs échantillonnées : 6,9 ; 6,78 et 6,45, respectivement à 5, 10 et 15 m. L'impact de la prédation de l'ensemble des phytoflagellés mixotrophes a varié de 1,2 à  $357 \cdot 10^4$  bactéries  $\cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ , avec une fluctuation spatiotemporelle proche de celle de leur abondance (figures 4, 5). Tout comme l'abondance totale des bactéries, les valeurs moyennes de l'activité bactérivore des phytoflagellés baissent avec la profondeur (elles s'élèvent à 75 ; 65 et  $25 \cdot 10^4$  bactéries  $\cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ , respectivement à 5, 10 et 15 m). En moyenne, les deux espèces de Chrysophycées sont responsables de 81 % de l'impact de prédation des phytoflagellés mixotrophes sur la communauté bactérienne, contre seulement 12 % pour les deux espèces de Dinophycées et 7 % pour la Cryptophycée bactérivore.

## 4 - DISCUSSION

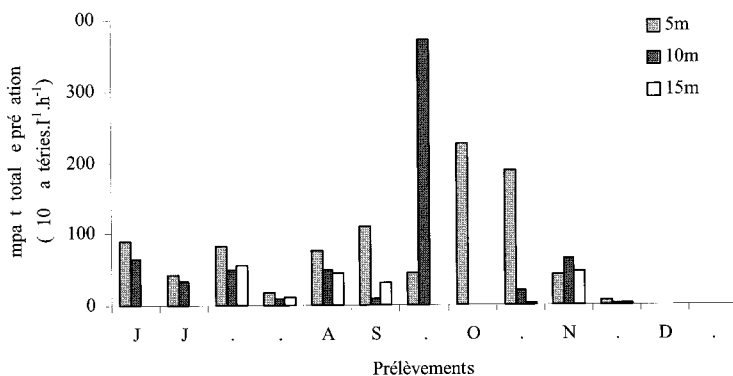
Les densités bactériennes enregistrées au cours de cette étude sont plus élevées que celles rapportées dans différents milieux de nature mésotrophe (BIRD et KALFF, 1984 ; SIMEK et STRASKRABOVA, 1992 ; CARRIAS, 1996). Comme dans la plupart des milieux pélagiques, la communauté bactérienne hétérotrophe du réservoir Allal El Fassi est essentiellement composée de cellules libres, qui représentent en moyenne entre 80 et 88 % de l'abondance totale. Cette communauté présente les plus fortes abondances au début de notre étude, période correspondant à la mise en place de la stratification thermique, et au développement printanier de la Diatomophycée *Cyclotella ocellata* qui constitue alors jusqu'à 86 % de la densité phytoplanctonique totale. À toutes les profondeurs échantillonnées, l'abondance des bactéries baisse et reste faible au cours de l'été, alors qu'un développement marqué de flagellés hétérotrophes pour la plupart





**Figure 4** Variations spatio-temporelles des densités de phytoflagellés mixotrophes à différentes profondeurs.

Spatial-temporal variations of mixotrophic phytoflagellate abundances at different depths.



**Figure 5** Variations spatio-temporelles de l'impact de prédation sur la communauté bactérienne à différentes profondeurs (bactéries · l<sup>-1</sup> · h<sup>-1</sup>).

Spatial-temporal variations of predation impact on bacteria at different depths (bacteria · l<sup>-1</sup> · h<sup>-1</sup>).

épiphytes et de Daphnies est noté. Des résultats similaires ont été rapportés par CARRIAS (1996) dans un lac situé en zone tempérée. À la fin de l'été et au cours de l'automne, on note une augmentation de la densité bactérienne, mais les valeurs enregistrées (moyenne =  $4,8 \cdot 10^6$  cellules · mL<sup>-1</sup>) restent plus faibles que celles enregistrées au printemps (moyenne =  $5,6 \cdot 10^6$  cellules · mL<sup>-1</sup>). La communauté phytoplanctonique est alors largement dominée par deux Chrysophycées caractérisées comme bactérivores, i.e. *Dinobryon sertularia* et *Dinobryon cylindricum*, qui représentent jusqu'à 80 % de l'abondance totale des algues. Les espèces accompagnatrices les plus abondantes sont également représentées par des espèces mixotrophes caractérisées comme bactérivores, i.e. les Dinophycées *Peridinium cinctum* et *Ceratium hirundinella*, et la Cryptophycée *Cryptomonas ovata*. L'ensemble des données ci-dessus laissent donc supposer qu'en plus des facteurs du milieu (comme la température) et des ressources (notam-

ment celles d'origine phytoplanctonique), l'activité bactérivore des phytoflagellés interviendrait de manière significative dans le contrôle de l'abondance des bactéries hétérotrophes du réservoir Allal El Fassi.

En effet, à l'aide d'expériences utilisant des traceurs bactériens fluorescents, nous avons pu, au cours de cette étude, mesurer une activité bactérivore chez les cinq espèces phytoplanctoniques mixotrophes citées ci-dessus. Ainsi, à 5, 10 et 15 m de profondeur, l'impact de la prédation exercée par cette communauté mixotrophe sur la communauté des bactéries hétérotrophes a été estimé. Les valeurs fluctuent entre 1,2 à  $357 \cdot 10^4$  bactéries $\cdot L^{-1} \cdot h^{-1}$ , avec une fluctuation spatiotemporelle proche de celles de l'abondance des flagellés mixotrophes (figures 4, 5). Bien que plus faibles que l'impact de prédation des flagellés phagotrophes strictes évoluant dans la plupart des milieux pélagiques, les valeurs que nous rapportons pour les phytoflagellés du réservoir Allal El Fassi, sont similaires à celles ( $< 500 \cdot 10^4$  bactéries $\cdot L^{-1} \cdot h^{-1}$ ) estimées par de nombreux auteurs dans différents lacs situés en zone tempérée (CARRIAS, 1996). L'activité bactérivore la plus élevée des phytoflagellés, au cours de cette étude comme dans d'autres études similaires effectuées dans des lacs situés en zone tempérée (CARRIAS, 1996), coïncide avec le développement des Chrysophycées du genre *Dinobryon*, notamment *D. sertularia* et *D. cylindricum*. Au cours de notre étude, ces deux espèces sont responsables, en moyenne, de 81 % de l'impact de prédation de l'ensemble des phytoflagellés mixotrophes sur la communauté bactérienne, contre seulement 12 % pour les deux espèces de Dinophycées et 7 % pour la Cryptophycée bactérivore.

BENNET *et al.*, (1990) et CARRIAS (1996) indiquent également que l'activité bactérivore de *C. ovata* est très faible en milieu naturel, comparativement à celles des autres phytoflagellés mixotrophes. Il semblerait que la phagotrophie chez cette Cryptophycée représente un moyen d'acquisition d'éléments-traces tels que les facteurs de croissance, la photosynthèse restant le principal mode de nutrition carbonée (TRANVIK *et al.*, 1989). Certaines espèces mixotrophes de Dinoflagellés et de *Dinobryon* occupent une position intermédiaire, en utilisant les deux modes de nutrition (*i.e.* photosynthèse et phagotrophie) de manière plus équitable pour subvenir à leurs besoins en carbone (JONES et REES, 1994). Cependant, les résultats de BIRD et KALFF (1987, 1989) laissent supposer, notamment lors du développement de *Dinobryon*, que l'intensité lumineuse est plus importante que la densité des proies. Ainsi, *Dinobryon* serait capable d'obtenir plus de 50 % de ses besoins en carbone par prédation sur les bactéries, si les conditions lumineuses sont adéquates (BIRD et KALFF, 1986). Ces deux auteurs ont également pu montrer que *Dinobryon* peut éliminer plus de bactéries dans la colonne d'eau, que ne le fait l'ensemble de la communauté zooplanctonique (crustacées, rotifères et ciliés).

Il est important de signaler que l'impact de la prédation exercée par la communauté phytoplanctonique mixotrophe sur les bactéries serait d'avantage plus important, si les mesures avaient été faites en utilisant comme traceurs les bactéries du milieu, qui présentent une forte diversité morphologique. Le choix des microsphères ne prend en effet pas en considération la diversité et l'importance relative des différentes formes et tailles bactériennes dans le milieu, même si nous savons que la communauté bactérienne du réservoir Allal El Fassi était, au cours de cette étude, largement dominée par des cellules sphériques comparables aux traceurs utilisés pour les mesures expérimentales de l'activité bactérivore. Différentes études ont pu mettre en évidence que certains

protistes sélectionnent leurs proies selon la taille, la motilité ou les caractéristiques de surface de ces dernières (CHRZANOWSKI et SIMEK, 1990 ; MONGER et LANDRY, 1992 ; GONZALEZ *et al.*, 1993).

L'ensemble des résultats acquis au cours de cette étude laissent supposer que le rôle des phytoflagellés est essentiel dans le fonctionnement du réseau trophique microbien du réservoir Allal El Fassi, notamment dans la régulation des peuplements bactériens se développant en automne. De manière générale, ces algues peuvent présenter un avantage compétitif pour l'utilisation de la matière organique particulaire, tout en restant capables d'ajuster leur position dans la colonne d'eau afin de subvenir à une partie de leurs besoins en carbone et en énergie à l'aide de la photosynthèse (SANDERS et PORTER, 1988 ; AMBLARD, 1991 ; SANDERS, 1991 ; JONES et REES, 1994). Elles contribuent par ailleurs au contrôle et à la régulation de l'abondance de leurs proies, notamment bactériennes (PACE et COLE, 1996 ; THINGSTAD *et al.*, 1997), et à l'élimination de germes pathogènes (BIRD et KALFF, 1987). Il est également connu que les algues mixotrophes peuvent éliminer du milieu certaines algues planctoniques, en l'occurrence des cyanophycées (DALEY *et al.*, 1973 ; COLE et WYNNE, 1974), dont la présence peut avoir une incidence sur la qualité des eaux.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AARONSON S., 1980. Descriptive biochemistry and physiology of the Chrysophyceae (with some comparisons to Primmnesiophyceae). In: Levandowsky M., Hutner S.H. (eds.), *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, vol. 3, 2nd ed., 117-169, Academic Press, New York.
- AMBLARD C., 1991. Activité hétérotrophe des microalgues et des cyanobactéries vis-à-vis du carbone : implications éco-physiologiques. *Ann. Biol.*, 30, 73-107.
- AMBLARD C., RACHIQ S., BOURDIER G., 1992. Photolithotrophy, photoheterotrophy and chemoheterotrophy during spring phytoplankton development (Lake Pavin). *Microb. Ecol.*, 24, 109-123.
- ANTIA N.J., 1980. Nutritional physiology and biochemistry of marine Cryptomonads and Chrysomonads. In: Levandowsky M., Hutner S.H. (eds.), *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, vol. 3, 2nd ed., 67-115, Academic Press, New York.
- AZAM F., FENCHEL T., FIELD J.G., GRAY J.S., MEYER-REIL L.A., THINGSTAD F., 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10, 257-263.
- BENNETT S.J., SANDERS R.W., PORTER K.G., 1990. Heterotrophic, autotrophic and mixotrophic nanoflagellates: seasonal abundances and bacterivory in a eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.*, 35, 1821-1832.
- BIRD D.F., KALFF J., 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 41, 1015-1023.
- BIRD D.F., KALFF J., 1986. Bacterial grazing by planctonic algae. *Science*, 231, 493-495.
- BIRD D.F., KALFF J., 1987. Algal phagotrophy: Regulating factors and importance relative to photosynthesis in *Dinobryon* (Chrysophyceae). *Limnol. Oceanogr.*, 32, 277-284.
- BIRD D.F., KALFF J., 1989. Phagotrophic sustenance of a metalimnetic phytoplankton peak. *Limnol. Oceanogr.*, 34, 155-162.
- BOURRELLY P., 1966. Les algues d'eau douce : (I) Algues vertes. Ed. N. Boubée et Cie., Paris, 511 p.

- CARRIAS J.-F., 1996. La boucle microbienne en milieu lacustre : Structure et fonctionnement des communautés pico-planctoniques et de protistes flagellés et ciliés. *Th. Doct. Univ. Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, France*, 228 p.
- CHARZANOWSKI T.H., SIMEK K., 1990. Prey-size selection by freshwater flagellated protozoa. *Limnol. Oceanogr.*, 35, 1429-1436.
- COLE G.T., WYNNE M.J., 1974. Endocytosis of *Microcystis aeruginosa* by *Ochromonas danica*. *J. Phycol.*, 10, 397-410.
- DALEY R.J., MORRIS G.P., BROWN S.R., 1973. Phagotrophic ingestion of a blue-green alga by *Ochromonas*. *J. Protozool.*, 20, 58-61.
- ESTEPE K.M., DAVIS P.G., KELLER M.D., SIEBURTH M.C.N.J., 1986. How important are oceanic algal nanoflagellates in bacterivory. *Limnol. Oceanogr.*, 31, 646-650.
- FENCHEL T., 1982. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetic and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8, 225-231.
- GONZALEZ J.M., SHERR E.B., SHERR B.F., 1993. Differential feeding by marine flagellates on growing versus starving, and on motile versus nonmotile, bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 102, 257-267.
- GÜDE H., 1986. Loss processes influencing growth of planktonic bacterial populations in Lake Constance. *J. Plank. Res.*, 8, 795-810.
- HOBBIE J.E., DALEY R.J., JASPER S., 1977. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 33, 1225-1228.
- JONES R.I., REES S., 1994. Characteristics of particle uptake by the phagotrophic phytoflagellate *Dinobryon divergens*. *Mar. Microb. Food Webs.*, 8, 97-110.
- KIMURA B., ICHIDA Y., 1985. Photophagotrophy in *Uroglana americana*, Chrysophyceae. *Jap. J. Limnol.*, 46, 315-318.
- KUPARINEN J., 1985. Comparison of the oxygen and <sup>14</sup>C methods to measure phytoplankton production rates: Evaluation of the photosynthetic quotient. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 22, 2208-2213.
- LEGENDRE L., WATT W.D., 1971-1972. On a rapid technique for plankton enumeration. *Ann. Inst. Océanogr.*, 58, 173-177.
- McMANUS G.B., OKUBO A., 1991. On the use of surrogate food particles to measure protistan ingestion. *Limnol. Oceanogr.*, 36, 613-617.
- MILLERIOUX G., 1976. Contribution à l'étude du lac D'Ayat (Puy de Dome). *Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Université de Clermont-Ferrand II., France*, 107 p.
- MONGER B.C., LANDRY M.R., 1992. Size-selective grazing by heterotrophic nanoflagellates: an analysis using live-stained bacteria and dual beam flow cytometry. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 37, 73-185.
- PACE M.L., COLE J.J., 1996. Regulation of bacteria by resources and predation tested in whole-lake experiments. *Limnol. Oceanogr.*, 41, 1448-1460.
- POMEROY L.R., 1974. The ocean's food web, a changing paradigm. *Bioscience*, 24, 499-504.
- PORTER K.G., 1988. Phagotrophic phytoflagellates in microbial food webs. *J. Hydrobiol.*, 159, 89-97.
- RACHIQ S., AMBLARD C., BOURDIER G., 1991. Hétérotrophie algale : effets de la gentamycine et de la cycloheximide sur les activités hétérotrophes et photosynthétiques des bactéries et des algues. *Rev. Sc. Eau.*, 4, 343-361.
- RODIER J., 1984. Analyse de l'eau. Dunod, 1135 p.
- SCOR-UNESCO. Working Group 17, 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea water. UNESCO Monographs on oceanographic methodology, 1, 11-18.
- SANDERS R.W., PORTER K.G., 1988. Phagotrophic Phytoflagellates. *Adv. Microb. Ecol.*, 10, 167-192.
- SANDERS R.W., 1991. Mixotrophic protists in marine and freshwater ecosystems. *J. Protozool.*, 38, 76-81.
- SANDERS R.W., PORTER K.G., BENNETT S.J., DEBIASE A.E., 1989. Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol. Oceanogr.*, 34, 673-687.
- SIEBURTH J.M.C.N, DAVIS P.G., 1982. The role of heterotrophic nanoplankton in the grazing of planktonic bacteria in the Sargasso and Caribbean Seas. *Ann. Inst. Oceanogr.*, 58, 285-296.

- SIMEK K., STRASKRABOVA V., 1992. Bacterioplankton production and protozoan bacterivory in a mesotrophic reservoir. *J. Plankton Res.*, 14, 773-787.
- THINGSTAD T., HAGSTRÖM F.A., RAS-SOULZADEGAN F., 1997. Accumulation of degradable DOC in surface waters: Is it caused by a malfunctioning of the microbial loop? *Limnol. Oceanogr.*, 42, 398-404.
- TRANVIK L.J., PORTER K.G., SIEBURTH J.McN., 1989. Occurrence of bacterivory in *Cryptomonas*, a common freshwater phytoplankter. *Oecologia*, 78, 473-476.
- UTERMÖHL H., 1958. Zur vervollkommnung der quantitative phytoplankton methodik. *Mitt. Int. Ver. Limnol. Oceanogr.*, 9, 1-38.