

**UNIVERSITE SIDI MOHAMMED BEN ABDELLAH  
FACULTE DES SCIENCES DHAR EL MEHRAZ FES**

**THESE** présentée par

**Saâd RACHIQ**

pour obtenir

le titre de **DOCTEUR D'ETAT**

DISCIPLINE : Ecologie

SPECIALITE : Hydrobiologie

TITRE :

**STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DU PEUPEMENT  
PHYTOPLANCTONIQUE ET CAPACITES PHAGOTROPHES DES  
MICROALGUES DANS LE RESERVOIR ALLAL EL FASSI  
(MAROC)**

soutenue publiquement le 22 - 02 - 2003 devant la commission d'examen :

ALAOUI MHAMDI Mohammed	(P. E. S. : Fac. Sc. Dhar El Mehraz)	Président
AMBLARD Christian	(Directeur de recherche au C.N.R.S. Clermont Ferrand)	Rapporteur
LOUDIKI Mohammed	(P. E. S. : Fac. Sc. Semlalia, Marrakech)	Rapporteur
BEN YAHYA Mohammed	(P. E. S. : Fac. Sc. Dhar El Mehraz)	Examineur
FAHDE Abdelilah	(P. E. S. : Fac. Sc. Aïn Chock)	Examineur
MALKI Mohammed	(P. E. S. : Fac. Sc. Aïn Chock)	Examineur

## SOMMAIRE

<b>INTRODUCTION GENERALE.....</b>	<b>1</b>
<b>SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE CONCERNANT L'HETEROTROPHIE</b>	
<b>ALGALE EN MILIEU NATUREL .....</b>	<b>4</b>
<b>1 - Hétérotrophie algale vis - à - vis des composés organiques dissous (osmotrophie) .....</b>	<b>4</b>
<b>2 - Hétérotrophie algale vis - à - vis des composés organiques particuliers (phagotrophie) .....</b>	<b>8</b>
<b>METHODOLOGIE.....</b>	<b>16</b>
<b>A - PRESENTATION DU SITE D'ETUDE.....</b>	<b>17</b>
<b>B - PRELEVEMENTS ET ECHANTILLONNAGE.....</b>	<b>17</b>
<b>C - PARAMETRES ABIOTIQUES.....</b>	<b>20</b>
<b>1 - Paramètres physiques.....</b>	<b>20</b>
a – Transparence.....	20
b - Température.....	20
c - Conductivité.....	20
<b>2 - Paramètres chimiques.....</b>	<b>20</b>
a - Oxygène dissous.....	20
b - pH.....	21
c - Azote.....	21
c - 1 - Ions ammoniums.....	21
c - 2 - Nitrates.....	21
c - 3 - Nitrites.....	21
c - 4 - Azote total.....	21

d - Phosphore.....	22
d - 1 - Orthophosphate.....	22
d - 2 - Phosphore total.....	22
e - Carbone inorganique.....	22
<b>D - PARAMETRES BIOTIQUES.....</b>	<b>22</b>
<b>1 - Dénombrement des bactéries hétérotrophes et</b>	
<b>du picoplancton autotrophe.....</b>	<b>22</b>
<b>2 - Dénombrement des cellules phytoplanctoniques.....</b>	<b>24</b>
a - Dénombrement en microscopie inversée.....	24
b - Dénombrement en microscopie à épifluorescence.....	25
b - 1 - Choix du fluorochrome.....	25
b - 2 - Préparation de la solution de fluorochrome.....	25
b - 3 - Filtration et coloration.....	26
<b>3 - Dosage de la chlorophylle <u>a</u> .....</b>	<b>27</b>
<b>4 - Assimilation photosynthétique.....</b>	<b>27</b>
<b>5 - Assimilation hétérotrophe : mesure de la phagotrophie.....</b>	<b>27</b>
a - Préparation des particules traçantes .....	28
b - Incubation et fixation des échantillons.....	28
c - Calcul des taux d'ingestion et estimation de l'impact de prédation.....	29
<b>RESULTATS.....</b>	<b>30</b>
<b>A - PARAMETRES ABIOTIQUES.....</b>	<b>31</b>
<b>1 - Paramètres physiques.....</b>	<b>31</b>
a - Transparence .....	31
b - Température.....	31
c - Conductivité.....	31
<b>2 - Paramètres chimiques.....</b>	<b>32</b>

a - Oxygène dissous.....	32
b - pH.....	32
c - Azote.....	32
c - 1 - Ions ammoniums.....	32
c - 2 - Nitrates.....	32
c - 3 - Nitrites.....	33
c - 4 - Azote total.....	33
d - Phosphore.....	33
d - 1 - Orthophosphate.....	33
d - 2 - Phosphore total.....	33
e - Carbone inorganique.....	33
<b>3 - Conclusion.....</b>	<b>35</b>
<b>B - PARAMETRES BIOTIQUES .....</b>	<b>38</b>
<b>1 - Communauté picoplanctonique.....</b>	<b>38</b>
a - Bactéries hétérotrophes : abondance et distribution spatio-temporelles.....	38
* Année 1996.....	38
* Année 1998.....	40
b - Picoplancton autotrophe (Année 1998).....	40
<b>2 - Communautés nano- et microphytoplanctoniques .....</b>	<b>45</b>
a - Aspect qualitatif .....	45
b - Aspect quantitatif .....	45
b - 1 - Abondance phytoplanctonique et distribution spatio- temporelle.....	45
* Année 1996 .....	45
* Année 1998.....	46

b - 2 - Biomasse phytoplanctonique.....	53
b - 2 - 1 - Biomasse - comptage issues des dénombrements cellulaires (année 1998).....	53
b - 2 - 2 - Biomasse - chlorophylle <u>a</u> .....	54
* Année 1996.....	54
* Année 1998.....	55
<b>3 - Assimilation photosynthétique.....</b>	<b>60</b>
*Année 1996.....	60
*Année 1998.....	60
<b>4 - Assimilation hétérotrophe : phagotrophie des phytoflagellés (année 1998).....</b>	<b>63</b>
 <b>DISCUSSION.....</b>	 <b>73</b>
<b>A -Année 1996.....</b>	<b>73</b>
<b>B -Année 1998.....</b>	<b>78</b>
<b>1 - Communauté bactérienne hétérotrophe.....</b>	<b>78</b>
<b>2 - Communauté picoplanctonique autotrophe.....</b>	<b>79</b>
<b>3 - Communauté nano- et microphytoplanctonique.....</b>	<b>82</b>
<b>4 - Assimilation phagotrophe : phagotrophie des phytoflagellés....</b>	<b>84</b>
 <b>CONCLUSION GENERALE .....</b>	 <b>92</b>
<b>PERSPECTIVES.....</b>	<b>95</b>
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....</b>	<b>96</b>
<b>ANNEXES .....</b>	<b>119</b>

## *Remerciements*

*Je remercie vivement Monsieur, Alaoui Mhamdi Mohammed, professeur de l'enseignement supérieur à la faculté des sciences Dhar El Mehraz, qui a bien voulu diriger ce travail.*

*J'exprime également mes remerciements à Monsieur Christian Amblard de m'avoir accueilli dans son laboratoire d'Hydrobiologie à Clermont-Ferrand, en période de stage.*

*Je remercie également les membres de jury pour avoir accepté de porter un jugement sur ce travail.*

*Mes remerciements vont à tous mes collègues qui ont contribué par leur aide et leur sympathie à la réalisation de ce mémoire et plus particulièrement à monsieur Raoui Mohamed avec qui j'ai partagé toutes les sorties sur le terrain et qui m'a confié ses données relatives à la partie bactérie hétérotrophe.*

## **AVANT PROPOS**

L'importance de l'eau dans l'économie humaine ne cesse de croître et l'approvisionnement en eau douce devient ainsi de plus en plus difficile en raison de l'accroissement de la population. De plus, la dégradation de la qualité chimique et biologique des eaux naturelles due à une utilisation non raisonnée des engrais, à des rejets agricoles, industriels et domestiques revêt un caractère de plus en plus inquiétant.

C'est dans le but de proposer une gestion raisonnée d'une retenue de barrage marocaine (Allal El Fassi) qu'il a été établi un programme d'étude pluridisciplinaire. Ce dernier s'est intéressé aux communautés bactériennes, phytoplanctoniques, zooplanctoniques, ichtyologiques, aux bilans biogéochimiques des éléments nutritifs et à la biodisponibilité du phosphore particulaire sédimentaire. Notre contribution a pour but d'établir une relation trophique entre bactérioplancton et phytoplancton.

## INTRODUCTION GENERALE

La connaissance des modalités de transfert de la matière et de l'énergie au sein des réseaux trophiques est indispensable à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes aquatiques. La chaîne alimentaire classique (phytoplancton → zooplancton → poisson) apparaît aujourd'hui incomplète.

En réalité, plus les travaux progressent et plus on remet en cause les schémas simplistes proposés il y a plusieurs décennies. En effet, les recherches mettent en évidence l'existence d'un ensemble particulièrement complexe d'interaction entre les organismes et leurs milieu, et entre les organismes eux mêmes. Il est maintenant admis qu'une partie importante de la matière et de l'énergie ne suit pas cette voie trophique mais transite par un réseau trophique appelé boucle microbienne.

En milieu pélagique, la communauté picoplanctonique procaryote constituée essentiellement des bactéries hétérotrophes occupe une place importante dans les écosystèmes planctoniques (POMEROY, 1974 ; AZAM et coll., 1983). La prédation sur cette communauté constitue l'un des facteurs les plus importants contrôlant son abondance. Les microflagellés hétérotrophes sont les consommateurs majeurs du picoplancton (FENCHEL, 1982c ; SIEBURTH & DAVIS, 1982 ; GÜDE, 1986). A côté de cette communauté planctonique hétérotrophe, beaucoup d'algues considérées comme des organismes strictement photo-autotrophes vis-à-vis du carbone et contribuant significativement à la production primaire, sont capables d'assimiler la matière organique dissoute, par osmotrophie (AARONSON, 1980 ; ANTIA, 1980 ; RACHIQ et coll, 1991 ; AMBLARD et coll., 1992) et/ou particulaire, par phagotrophie (ESTEPE et coll., 1986 ; BIRD & KALFF, 1986 ; BIRD & KALFF, 1987 ; PORTER, 1988 ; SANDERS, 1991).

L'assimilation des substrats organiques dissous peut-être réalisée à la lumière (photohétérotrophie) ou à l'obscurité (chémo-hétérotrophie) (ELLIS & STANFORD, 1982). Les organismes mixotrophes sont donc les organismes pour lesquels les mécanismes de nutrition auto- et hétérotrophes fonctionnent simultanément (STUKAS & DE CICCIO, 1970 ; WHITTENBURY & KELLEY, 1977).

Les capacités hétérotrophes des algues peuvent se manifester vis-à-vis de différentes exigences nutritives et notamment vis-à-vis de l'azote, du phosphore et du carbone (ANTIA et coll., 1976).

Les potentialités phagotrophes des flagellés mixotrophes ont été mises en évidence en culture (KIMURA & ICHIDA, 1985) et en milieu naturel (BIRD & KALFF, 1986). De plus, de nombreuses espèces phytoplanctoniques sont capables d'incorporer des substances organiques particulières en milieu naturel, à des vitesses qui leur permettent d'être compétitives par rapport aux organismes hétérotrophes (flagellés hétérotrophes, protistes ciliés, zooplancton) (PIENAAR & MORRIS, 1979 ; STEPPE et coll., 1986 ; BIRD & KALFF, 1987).

En milieu naturel, la mise en évidence des phénomènes de phagotrophie algale et l'estimation de la prédation a été très laborieuse dans la mesure où, il est souvent difficile de faire les parts respectives des activités phagotrophes des algues et des consommateurs potentielles de bactéries (flagellés hétérotrophes, protistes ciliés, zooplancton,...) d'une part. D'autre part, la présence de bactéries à l'intérieur des cellules algales n'implique pas nécessairement une activité phagotrophe (BIRD & KALFF, 1987).

Une estimation des taux de prédation des protistes dans les écosystèmes aquatiques nécessite:

- 1 - le dénombrement de la communauté bactérienne soumise à la pression de prédation et des prédateurs potentiels ;

- 2 - la détermination des activités globales et spécifiques de prédation ;

3 - des temps d'incubation courts pour minimiser les perturbations au sein des communautés planctoniques (SHERR & SHERR, 1993) ;

Par ailleurs, malgré l'existence de travaux relativement nombreux sur les potentialités hétérotrophes des algues, l'intérêt et le rôle écophysio-logique de ce processus, et notamment de la mixotrophie, dans la dynamique des populations algales en milieu naturel, font encore l'objet de discussions (SMALLEY et coll., 1999).

Des travaux antérieurs sur la retenue de barrage Allal El Fassi ont porté sur l'étude des variations spatio-temporelles des communautés bactériennes (RAOUI, 2000), phytoplanctoniques (BOUHADDIOUI, 1997) et zooplanctoniques (JABARI, 1998), le périphyton (DAMIRI & ALAOUI, 2001), la faune ichthyologique (BOUHBOUH, 2002), activité de la phosphatase alcaline (Raoui et al., 2002), le bilan biogéochimique des éléments nutritifs et la biodisponibilité du phosphore particulaire (BOUCHELTA et al., 2001). Aucune étude, à notre connaissance, n'a abordé la communauté picoplanctonique autotrophe et les relations trophiques bactérioplancton - phytoplancton.

L'objectif de ce travail a été de suivre les variations spatio-temporelles de l'abondance bactérienne et de la densité phytoplanctonique et de préciser si les processus de phagotrophie algale ont un impact déterminant dans les flux de matière et d'énergie en milieux aquatiques par la mesure de la prédation sur les communautés bactériennes.

Ces études ont été réalisées afin de savoir si les capacités hétérotrophes algales jouent un rôle déterminant dans la survie des espèces, dans les interactions compétitives et, plus généralement, dans la succession saisonnière des populations en milieu naturel (AMBLARD, 1991).

## **SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE CONCERNANT L'HETEROTROPHIE ALGALE EN MILIEU NATUREL**

### **1 - HETEROTROPHIE ALGALE VIS - A - VIS DES COMPOSES ORGANIQUES DISSOUS : L'OSMOTROPHIE**

La capacité des microalgues à métaboliser des substances organiques exogènes et les conséquences écophysiologicals qui en découlent, ont fait l'objet de travaux réalisés en culture et, beaucoup plus rarement, en milieu naturel (AMBLARD, 1991).

Pour BADEN & MENDE (1978), la Dinophycée *Gymnodinium breve* est capable d'utiliser le glucose pour la synthèse des différents composants cellulaires, et cette capacité associée à la fixation photosynthétique du carbone inorganique, serait à l'origine du développement en fleur d'eau de cette espèce. Certaines Diatomées sont capables de croître par voie hétérotrophe, assimilent et métabolisent les acides organiques très rapidement (HELLEBUST & LEWIN, 1972). Ainsi, seulement 10 mn après l'assimilation de lactate et de succinate par *Cylindrotheca fusiformis*, 95 % de ces acides organiques ont été convertis en constituants cellulaires, et plus particulièrement, en métabolites immédiatement dérivés du cycle des acides tricarboxyliques (HELLEBUST & LEWIN, 1972). Plus généralement, l'ensemble des études réalisées en laboratoire ont montré que de nombreuses microalgues peuvent croître à l'obscurité en culture axénique avec des concentrations micromolaires de substances organiques dissoutes comme seules sources de carbone et d'énergie (HELLEBUST, 1970, LIU & HELLEBUST, 1974, WHITE, 1974a, b, LEWIN & HELLEBUST, 1976, 1978, BOLLMAN & ROBINSON, 1985, RIVKIN & PUTT, 1987). Cette croissance par voie hétérotrophe nécessite un système de transport des composés organiques aux concentrations ambiantes et un équipement physiologique, enzymatique

notamment, indispensable à l'utilisation de ces substrats pour la croissance (VINCENT & GOLDMAN, 1980).

En milieu naturel, diverses études font mention d'activités hétérotrophes conséquentes d'algues planctoniques (SAUNDERS, 1972, MC KINLEY, 1977, MC KINLEY & WETZEL, 1979, ELLIS & STANFORD, 1982) et de nombreux auteurs font remarquer la présence d'algues viables, benthiques et planctoniques, en dessous de la zone euphotique (PLATT et coll., 1983 LITTLER et coll., 1985, RIVKIN & PUTT, 1987). Il y a souvent une bonne concordance entre les capacités hétérotrophes des algues et les concentrations en carbone organique dissous des milieux où elles se développent (BONIN & MAESTRINI, 1981). De nombreux auteurs reconnaissent l'importance potentielle de l'hétérotrophie algale pour la survie du phytoplancton situé en zone aphotique lacustre (TILZER et coll., 1977, VINCENT, 1977, 1978, FEUILLADE et coll., 1988, BOURDIER, 1989) ou en conditions de limitations sévères en énergie lumineuse telles que dans les réservoirs turbides, sous la glace ou dans les régions polaires (RODHE, 1955, RIVKIN & PUTT, 1987). RIVKIN & PUTT (1987) ont isolé des Diatomées, à partir des communautés benthiques et planctoniques des milieux océanographiques antarctiques qui sont caractérisés par l'absence totale de lumière durant quatre mois et par des faibles irradiations le reste de l'année (SULLIVAN et coll., 1983, GARRISON et coll., 1986). Ces Diatomées sont capables d'assimiler des acides aminés et du glucose sous forme dissoute aux concentrations ambiantes, à la fois à la lumière et à l'obscurité pour synthétiser les macromolécules nécessaires à une croissance hétérotrophe. Cette assimilation de substrats organiques peut compléter la croissance en lumière limitante observée durant le printemps et l'été austral. Par ailleurs, FEUILLADE et coll. (1988) ont pu montrer, grâce à des études microautoradiographiques et à un fractionnement par classes de taille que la cyanobactérie *Oscillatoria rubescens*, espèce dominante du lac de Nantua, est compétitive par rapport aux bactéries

hétérotrophes, pour l'absorption des acides aminés. Ces études microautoradiographiques confirment la capacité pour cette Cyanobactérie d'utiliser, en milieu naturel, les acides aminés aux concentrations ambiantes (BOURDIER et coll., 1989), et alors que l'azote inorganique n'est pas limitant (FEUILLADE et coll., 1988).

L'importance potentielle des capacités hétérotrophes pour la survie en zone aphotique lacustre a également été mise en évidence pour des Chlorophycées (*Monoraphidium contortum* et *Friedmannia sp.*) capables d'assimiler et de métaboliser l'acétate (VINCENT & GOLDMAN, 1980). De la même façon, la Chlorophycée *Scenedesmus quadricauda* survit dans l'hypolimnion d'un étang hypereutrophe grâce à des potentialités hétérotrophes qui sont révélées par une forte activité de l'isocitrate lyase, enzyme inductible impliquée dans les processus hétérotrophes (VINCENT, 1980). AMBLARD & COUTURE (1989), AMBLARD et coll. (1990) ont pu tester l'importance des potentialités hétérotrophes algales sur la structure et le fonctionnement des communautés périphtiques se développant en présence d'un effluent d'une fabrique de pâtes et papiers dont le rejet en milieu naturel se traduit par un apport élevé en carbone organique dissous et par une augmentation de la turbidité de l'eau surnageante. Pour ces auteurs, les valeurs d'activité hétérotrophe potentielle, mesurée à partir d'un mélange d'acides aminés marqués, sont directement proportionnelles aux concentrations croissantes d'effluent. Ces résultats sont confirmés par des études microautoradiographiques qui montrent un marquage très abondant, en particulier, de la Chlorophycée: *Chlamydomonas sp.* et de la Cryptophycée: *Cryptomonas ovata*. De plus, l'incorporation préférentielle de la radioactivité dans les protéines autorise à penser que les acides aminés marqués sont effectivement métabolisés pour la croissance et/ou la maintenance cellulaire. Cela amène à considérer, d'une part, l'apport en carbone organique dissous par les effluents comme un éventuel élément eutrophisant pour les communautés algales placées

dans des conditions défavorables à l'assimilation photosynthétique et d'autre part, que les potentialités hétérotrophes de ces espèces représentent un avantage compétitif déterminant dans la structure et le fonctionnement des peuplements (AMBLARD et coll., 1990). De la même façon, les résultats de FAIRCHILD & EVERETT (1988) suggèrent que les fortes concentrations en substrats organiques, et notamment en glucose, sont utilisées directement par différentes algues benthiques hétérotrophes facultatives (*Euglena*, *Scenedesmus*, *Cryptomonas*), et concluent que ces apports sont à considérer pour connaître l'importance relative des processus auto- et hétérotrophes du périphyton. ROSEMARIN et coll. (1985) et KAUTSKY et coll. (1988) notent également que les algues vertes sont stimulées par les effluents riches en matière organique, et plusieurs études indiquent que les algues qui croissent préférentiellement dans les environnements pollués (notamment *Chlamydomonas*) présentent des grandes capacités hétérotrophes (NEILSON & LARSON, 1980, MARTINEZ et coll., 1987). Des études saisonnières et nycthémérales ont été menées par nous même (RACHIQ, 1992) sur trois écosystèmes lacustres de niveaux trophiques différents (lac Pavin, lac-réservoir de Villerest et lac de Nantua) afin de connaître les variabilités spatiales et temporelles des processus d'hétérotrophie. Pour cela, les études des potentialités osmotrophes des communautés phytoplanctoniques ont été réalisées en employant des substances organiques dissoutes (glucose et un mélange d'acides aminés) marqués au tritium. Nous avons combiné la technique du fractionnement par classe de taille avec l'utilisation d'un antibiotique antibactérien (Gentamycine). En plus, nous avons mis en oeuvre une technique utilisée en écophysiologie algale (RIVKIN & PUTT, 1987), à savoir, la mesure de l'incorporation des composés organiques marqués dans les polymères complexes (protéines, polysaccharides et lipides), afin de connaître dans quelle mesure les substrats organiques absorbés sont utilisés pour la croissance. A partir de l'ensemble des résultats obtenus, nous sommes arrivés à la conclusion selon

laquelle, même si l'importance quantitative de la fixation du carbone par voie osmotrophe est globalement faible, l'intérêt de cette contribution au cycle du carbone subsiste en raison de la séparation spatiale et temporelle des activités photolithotrophe, photo- et chémohétérotrophe (RACHIQ et al., 1991 ; AMBLARD et al., 1992).

## **2 - HÉTÉROTROPHIE ALGALE VIS - A - VIS DES COMPOSES ORGANIQUES PARTICULAIRES : LA PHAGOTROPHIE .**

### **2 - 1 - Généralités**

Les organismes hétérotrophes (flagellés hétérotrophes, protistes ciliés, zooplancton,...) ne devraient pas être considérés comme les seuls consommateurs de la communauté picoplanctonique. En effet, les algues, très longtemps considérées comme des organismes autotrophes vis-à-vis de leurs exigences nutritives, sont également capables d'assimiler des substances particulières par phagotrophie (BIRD & KALFF, 1986) à l'instar des substances organiques dissoutes.

Des expériences réalisées au laboratoire sur des cultures ont montré que beaucoup d'algues appartenant à différents groupes taxonomiques sont capables d'emprunter la voie phagotrophe pour subvenir à leurs besoins nutritifs (Tab. 1). Cette voie implique les Prymnésiophytes *Chrysochromulina* (espèces marines seulement) (MANTON, 1972 ; PIENAAR & MORRIS, 1979), les Coccolithophorides *Coccolithus pelagicus* (PARKE & ADAMS, 1960), les Xanthophytes *Chlorochromonas* (GAVAUDIN, 1931) et les Chrysophytes *Paeaster pasheri* (BELCHER & SWALE, 1971), *Chrysamoeba* (HIBERT, 1971) et *Pedinella* (SWALE, 1969). Des bactéries ont été observées à l'intérieur des vacuoles digestives des dinoflagellés, tels que *Ceratium hirundinella* Muller (DODGE & CRAWFORD, 1970). Parmi les Chrysophycées, *Synura* et *Mallomonas* sont deux genres qui font exception en n'utilisant pas la phagotrophie (BIRD & KALFF, 1987). Pour les Cryptophycées, des conditions extrêmes sont nécessaires pour induire une activité phagotrophe (BIRD & KALFF, 1986).

La Chrysophycée, *Dinobryon* est capable de se maintenir en culture axénique (LEHMAN, 1976), alors que *Uroglena americana* ne croît qu'en présence



de cellules bactériennes (KIMURA & ISHIDA, 1986). Selon ces auteurs, cette dernière, apparemment incapable de synthétiser des phospholipides, elle fait appel à la prédation sur les bactéries pour compléter sa nutrition. Des espèces communes du phytoplancton photosynthétique des genres *Ochromonas* et *Chrysamoeba* sont incapables de croître correctement dans des conditions axéniques et deviennent bactérivores à un certain stade de leur cycle de développement (STEPPE et coll., 1986). Toutefois, cette activité bactérivore, seule, s'est avérée insuffisante pour supporter la croissance de ces espèces appartenant aux genres *Uroglena*, *Ochromonas* et *Chrysamoeba*) (BIRD & KALFF, 1989). D'après ces mêmes auteurs, *Dinobryon* et *Ochromonas* peuvent obtenir, au niveau de l'hypolimnion des lacs, trois ou quatre fois plus d'éléments nutritifs par voie phagotrophe que par voie photosynthétique.

## **2 - 2 - Mécanismes de prédation**

Les phytoflagellés présentent différents moyens pour la prédation de leurs proies. Certaines espèces disposent de trichocystes entraînant la paralysie de leurs proies (AARONSON, 1973a) pour rendre facile leur ingestion. Les dinoflagellés du genre *Noctiluca*, produisent du mucus pour piéger leurs particules (UHLIG & SAHLING, 1985). Des corps mucifères sont employés par des Euglénophytes et par la Chrysophycée, *Prymnesium parvum*, et des vésicules membranaires sécrétées par *Ochromonas danica* (AARONSON, 1973a, 1974). Le Dinoflagellé *Gymnodinium fungiforme* vide le contenu cellulaire de sa proie à l'aide d'un pédoncule extensible (SPERO & MOREE, 1981). D'autres Dinoflagellés forment des pseudopodes autour de leurs proies (GAINES & TAYLOR, 1984 ; LESSARD & SWIFT, 1985). *Ochromonas* se sert de son flagelle pour capturer sa proie (DODDEMA, 1983 ; PRINGSHEIM, 1952) celle-ci est incorporée à l'aide de courts pseudopodes (PRINGSHEIM, 1952). Les proies sont ensuite digérées à l'intérieur des vacuoles digestives (AARONSON,

1973a ; COLE & WYNNE, 1974). La digestion peut se faire également à l'extérieur de la cellule par sécrétion d'exoenzymes et les produits de la digestion gagnent par la suite le milieu intracellulaire par osmotrophie.

Plusieurs études font mention de l'importance du rôle que jouent les dinoflagellés dans les réseaux trophiques aquatiques (JACOBSON, 1987 ; LESSARD, 1991 ; SPERO, 1985). En effet, les dinoflagellés se nourrissent grâce à une grande variété de proies et exigent pour leur maintenance que ces dernières soient présentes à des densités assez élevées, de l'ordre de  $10^6 \cdot l^{-1}$  (GOLDMAN et coll., 1989 ; HANSEN, 1992). Les diatomées du genre *Coscinodiscus*, constituent l'essentielle des proies du dinoflagellé *Noctiluca scintillans* (ALLAN & KHEITH, 1996).

Il est admis que plusieurs phytoflagellés sont phagotrophes et sont capables de capturer, en milieu naturel, le bactérioplacton à des vitesses similaires à celles mesurées pour les microflagellés non pigmentés (BIRD & KALFF, 1986). Ainsi, certains phytoflagellés mixotrophes peuvent-être responsables jusqu'à 79 % de la prédation totale sur le bactérioplancton (BIRD & KALFF, 1986 ; BIRD & KALFF, 1987).

En milieu naturel, la mise en évidence des phénomènes de phagotrophie algale et l'estimation de la prédation a été très laborieuse dans la mesure où, il est souvent difficile de faire les parts respectives des activités phagotrophes des algues et des consommateurs potentielles de bactéries (flagellés hétérotrophes, protistes ciliés, zooplancton,...). D'autre part, la présence de bactéries à l'intérieur des cellules algales n'implique pas nécessairement une activité phagotrophes (BIRD & KALFF, 1987). En effet, les phytoflagellés sont depuis longtemps reconnus comme des êtres vivants hébergeant des bactéries épi- ou endosymbiotiques (WUJEK, 1978 ; KLAVENESS, 1982 ; DODDEMA & VAN DER VEER, 1983). De plus, *Euglena proteus*, maintenue sous des conditions de

limitation de lumière et de nutrition présentait des cellules bactériennes de type *Escherichia coli*, alors qu'elle était incapable d'ingérer des particules, sous les mêmes conditions, en présence d'une variété de substrats organiques particulières (amidon, microbilles fluorescentes, *Microcystis aeruginosa*, *Aerobacter aerogenes*). Ceci implique qu'il ne s'agirait pas d'une ingestion mais plutôt d'une infection (King Comm. Personnelle).

### **2 - 3 - Techniques de mesure de la prédation**

Plusieurs techniques ont été proposées pour l'estimation de la prédation des protistes pélagiques (RIEMANN & CHRISTOFFERSEN, 1993 ; LANDRY, 1994). Cependant, il n'existe pas de méthode entièrement satisfaisante pour la mesure des taux de prédation des protistes en milieu naturel (MC MANUS & FÜHRMAN, 1988b ; LANDRY, 1994).

Les premières techniques qui ont été utilisées nécessitent, soit une séparation des proies et de leurs prédateurs par filtration (WRIGHT & COFFIN, 1983, 1984 ; LANDRY et coll., 1984 ; DUCKLOW & HILL, 1985 ; RASSOULZADEGAN & SHELDON, 1986 ; WEISSE, 1991) ou par dilution (LANDRY et coll., 1984 ; DUCKLOW & HILL, 1985), soit l'utilisation d'antibiotiques afin d'inhiber la prédation des organismes eucaryotes et/ou la croissance des procaryotes (bactéries) (FÜHRMAN & MC MANUS, 1984 ; SHERR et coll., 1986). Ces techniques soulèvent un certain nombre de questions quant à l'interprétation des résultats (CARRIAS, 1996). D'une part, la séparation des proies et de leurs prédateurs ne peut-être assurée de façon stricte (GOLDMAN & CARO, 1985) et les inhibiteurs métaboliques ne sont pas suffisamment sélectifs (SANDERS & PORTER, 1986). D'autre part, ces méthodes ne permettent pas de déterminer les activités de prédation espèce par espèce. Enfin, ces techniques nécessitent des manipulations des communautés et des temps d'incubation relativement longs (6 à 24h), ce qui perturbe

probablement de nombreux processus de rétroaction au sein de la communauté microbienne (SHERR et coll., 1988 ; LANDRY, 1994).

D'autres techniques sont basées sur l'utilisation d'un marquage des proies par un isotope radioactif (TAYLOR & SULVIAN, 1984 ; LESSARD & SWIFT, 1985 ; RIEMANN, 1985 ; NYGAARD & HESSEN, 1990). Les temps d'incubation sont courts (<1h) et les perturbations au sein des communautés planctoniques sont minimales. L'estimation de la prédation est alors calculée à partir de l'incorporation de radioactivité chez les organismes brouteurs retenus sur des filtres de porosité choisie (CARRIAS, 1996). Ces techniques se heurtent également au problème de la séparation des organismes par filtration. Avec des temps beaucoup plus longs la mortalité des bactéries peut être estimée en mesurant la disparition de la radioactivité au cours du temps (SERVAIS et coll., 1985). Une autre technique a été développée par WIKNER et coll. (1986) et est basée sur l'utilisation de « mini-cellules » marquées à la méthionine-S<sup>35</sup>. Les mini-cellules sont des petites bactéries produites par une souche mutante d'*Escherichia coli*. Elles sont métaboliquement actives mais ne peuvent se diviser. Elles ont une taille proche de celle des bactéries du milieu naturel. Les mini-cellules sont transformées avec un plasmide exprimant la protéine CAT (Chloramphénicol acétyltransférase). La prédation est calculée à partir de la mesure de la disparition (digestion) de la protéine CAT marquée. Les mini-cellules ont été peu utilisées en milieu aquatique, probablement à cause de la complexité des différents points du protocole nécessaire à leur préparation (SHERR & SHERR, 1992).

Toutes ces techniques ne permettent pas cependant une estimation des taux individuels de prédation au sein des organismes phagotrophes. Seule la prédation de la totalité de la communauté ou d'une certaine classe de taille des organismes bactériovores est ainsi évaluée. Une estimation des taux de prédation spécifique nécessite l'observation des individus bactériovores et des proies

ingérées. Ainsi, l'utilisation de particules artificielles ou naturelles pouvant-être visualisées en microscopie à épifluorescence a permis une meilleure connaissance des protistes phagotrophes, de leur comportement alimentaire et de leur importance fonctionnelle dans la chaîne alimentaire planctonique (BIRD & KALFF, 1986 ; MC MANUS & FÜHRMAN, 1986A , 1988B ; SHERR & SHERR, 1987 ; PORTER, 1988 ; SANDERS et coll., 1989 ; CHRZANOWSKI & SIMEK, 1990 ; GONZALEZ et coll., 1990 ; JONES & REES, 1994 ; CARRIAS, 1996).

Cette technique présente plusieurs avantages par rapport à celles décrites précédemment dans la mesure où les temps d'incubation sont courts et les perturbations au sein des communautés microbiennes sont minimales (SHERR & SHERR, 1993) car elle nécessite très peu de manipulations des organismes. Les taux de prédation sont mesurés directement et au niveau de l'espèce, ainsi l'importance relative de la prédation des différents groupes d'organismes bactériovores peut-être déterminée (PACE & BAILIFF, 1987). Cependant, hormis la nécessité de longues heures d'observation microscopique, différentes conditions doivent être respectées quant à son application. Ces différents points concernent la quantité et la dispersion homogène des particules traçantes nécessaires à une estimation convenable des taux d'ingestion, et d'égestion de particules lors de la fixation (PACE & BAILIFF, 1987 ; SIERACKI et coll., 1987 ; MC MANUS & OKUBO, 1991). Enfin, comme l'a souligné CARRIAS (1996), un problème majeur concerne l'utilisation même de particules traçantes marquées en fluorescence. Ces dernières, artificielles ou naturelles sont-elles représentatives des proies vivantes dans le milieu naturel ? Différentes études ont pu mettre en évidence que certains protistes sélectionnent leurs proies selon la taille la motilité et les caractéristiques de surface de ces dernières (CHRZANOWSKI & SIMEK, 1990 ; GONZALEZ et coll., 1990 ; LANDRY et coll., 1991 ; MONGER & LANDRY, 1992 ; GONZALEZ et coll., 1993). Cette

technique reste, toutefois, l'une des plus utilisées et l'une des plus précises pour l'estimation de la prédation des bactéries par les organismes microzooplanctoniques et les flagellés mixotrophes. Enfin, VRBA et coll. (1993) et GONZALEZ et coll. (1993) ont décrit une méthode pour l'estimation de la prédation des protistes sur les bactéries. Celle-ci est basée sur la mesure d'une activité enzymatique intervenant dans la digestion de la paroi bactérienne. Elle nécessite un étalonnage répétée en fonction des conditions environnementales, avec une méthode directe (FLB). De plus, cette activité enzymatique a été étudiée pour quelques espèces de protistes seulement (LANDRY, 1994 ; SIMEK et coll., 1994).

## **METHODOLOGIE**

## **A - PRESENTATION DU SITE D'ETUDE**

La retenue du barrage Allal El Fassi est située dans la province de Sefrou à 47 km de la ville de Fès (Fig. 1). Les principales caractéristiques morphométriques de cette retenue sont résumées dans le tableau ci-dessous (Tab. 2). L'oued Sebou, seul tributaire de la retenue, est alimenté par deux sources, Aïn Timdrine et Aïn Sebou. Le lac de barrage est situé dans une région soumise à un climat semi-aride tempéré selon le climatogramme d'Emberger et semi-continental chaud selon le climatogramme de Debrach (BOUHADDIOUI, 1997).

## **B - PRELEVEMENTS ET ECHANTILLONNAGE**

Les résultats présentés correspondent à une série de 16 prélèvements réalisés généralement une fois tous les deux semaines entre le 27 mars et le 16 décembre 1996 pour la première série de prélèvements.

Pour la deuxième série de prélèvements, les résultats correspondent à une série de 18 prélèvements réalisés généralement une fois tous les deux semaines entre le 3 mars et le 21 décembre 1998.

Les prélèvements ont été effectués au point le plus profond du lac-barrage qui présente une profondeur maximale de 34 m environ et aux différents niveaux, 0, 2, 5, 10, 15, 20m et au niveau du fond moins un mètre pour les échantillons destinés aux analyses physico-chimiques; et aux niveaux 2, 10 et 20 m pour ceux destinés aux dénombrements bactériens et phytoplanctoniques pour la première campagne de prélèvements.

Pour la deuxième campagne de prélèvements, les échantillons ont été prélevés aux profondeurs 0, 2, 5, 10, 15, 20 m et au niveau du fond moins un mètre pour les échantillons destinés aux analyses physico-chimiques, aux dénombrements phytoplanctoniques et à la détermination des teneurs en chlorophylle a. Pour le reste des descripteurs, les profondeurs échantillonnées sont 0, 2, 5, 10 et 15m pour les dénombrements bactériens et la mesure de la

production primaire ; 0, 2, 5 et 10m pour les dénombrements de la communauté picoplanctonique ; et 5, 10 et 15m pour la mesure de l'activité phagotrophe du phytoplancton mixotrophe.

Par ailleurs, les études précédentes de BOUHADDIOUI (1997) et JABARI (1998) réalisées aux différents points de la retenue ont montré que l'échantillonnage sur un seul point central, relativement profond, permet une représentativité satisfaisante du fonctionnement de la retenue.

Les échantillons sont prélevés à l'aide d'une bouteille fermante de type Van Dorn horizontale et pré-filtrés sur un filet de vide de maille de 160  $\mu\text{m}$  afin d'éliminer les détritiques et un grand nombre de zooplancton métazoaire.

Mise en eau	1992
Surface du bassin versant du haut Sebou (Km <sup>2</sup> )	5770
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 ( $Zm / S^{-1/2}$ )	0,016
Surface du bassin versant/surface de la retenue	1203

Tab. 2 - Caractéristiques morphométriques de la retenue de barrage Allal El Fassi.

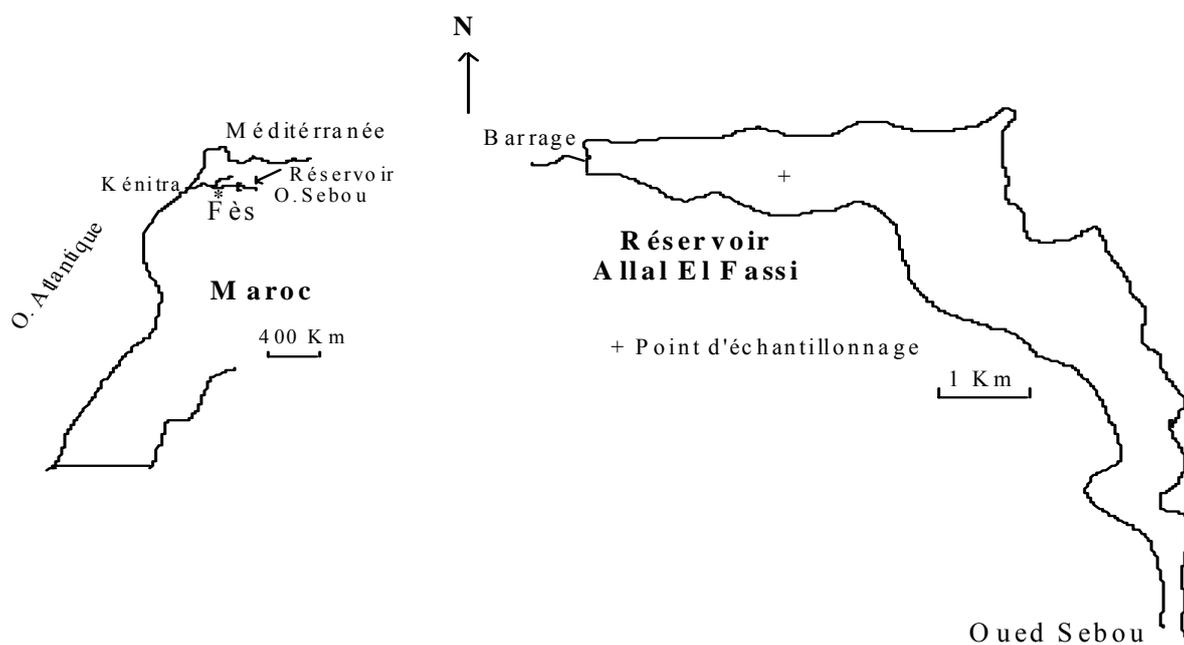


Fig. 1 - Situation géographique de la retenue de barrage Allal El Fassi.

## **C - PARAMETRES ABIOTIQUES**

### **1 - Paramètres physiques**

#### a - Transparence

La transparence de l'eau a été estimée en mesurant la profondeur de disparition du disque de Secchi, elle est mesurée aux alentours du midi solaire. La transparence de l'eau permet de définir approximativement le niveau de compensation photique, niveau où arrive 1% de la lumière incidente. En l'absence d'un albédomètre, ce niveau est estimé en multipliant la transparence de l'eau par un facteur de 2,56 (LANDER et coll., 1986).

#### b - Température

La mesure *in situ* de la température est effectuée à l'aide d'un thermomètre à mercure. La précision de mesure est de  $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$ .

#### c - Conductivité

La conductivité de l'eau est mesurée à l'aide d'un conductimètre de type SYI à  $20^{\circ}\text{C}$  (norme AFNOR). Elle est exprimée en  $\mu\text{s.cm}^{-1}$ .

### **2 - Paramètres chimiques**

#### a - Oxygène dissous

Les teneurs en oxygène dissous ont été déterminées suivant la méthode de WINKLER décrite dans RODIER (1996). Les échantillons, réparties dans des flacons en verre Pyrex à bouchons rodés de capacité 100 ml, sont fixés immédiatement après chaque prélèvement par le chlorure de manganèse et l'iode de potassium. L'oxygène est ensuite titré au thiosulfate de sodium. La teneur en oxygène dissous exprimée en  $\text{mg.l}^{-1}$  est donnée par la relation suivante :  $n \times 0.08$ .

#### b - pH

Les mesures du pH sont effectuées à l'aide d'un pH-mètre de type Orion Research.

#### c - Azote

##### c - 1 - Ammoniaque

En milieu alcalin, les ions ammoniums réagissent avec le phénol et l'hypochlorite de sodium en présence du nitroprussiate comme catalyseur pour former un composé de type indophénol. La densité optique est lue à 630 nm.

##### c - 2 - Nitrates

La détermination des nitrates est basée sur la concentration de l'échantillon par évaporation à moins de 70 °C en présence de salicylate de sodium. La densité optique est lue à 410 nm.

##### c - 3 - Nitrites

L'ion nitrite réagit avec la sulfanilamide en milieu acide pour donner un composé qui forme avec la N-naphtylénédiamine un complexe coloré rose dont la densité optique est lue à 537 nm.

##### c - 4 - Azote total

Toutes les formes de l'azote ont été oxydées en nitrates en milieu alcalin par le persulfate de potassium à 120 °C à l'autoclave et ensuite dosés selon la méthode utilisée pour le dosage des nitrates.

#### d - Phosphore

##### d - 1 - Orthophosphate

La principale forme de phosphore utilisable par le phytoplancton est l'ion orthophosphate ( $\text{PO}_4^{3-}$ ). Le dosage de cet ion repose sur la formation en milieu acide, d'un complexe entre l'ion phosphate, le molybdate d'ammonium et le tartrate double d'antimoine et de potassium. Celui-ci est réduit par l'acide ascorbique pour donner un composé coloré bleu dont la densité optique est lue à 710 nm.

##### d - 2 - Phosphore total

Le phosphore total est obtenu après minéralisation par l'acide sulfurique et le persulfate de sodium à 120 °C à l'autoclave, puis dosé suivant le même protocole que celui décrit pour les orthophosphates.

#### e - Carbone inorganique

Le carbone assimilable disponible a été déterminé à partir du dosage de l'alcalinité totale, en multipliant le titre alcalimétrique complet (TAC) par un facteur dépendant du pH et de la température (SAUNDERS et coll. 1962).

## **D - PARAMETRES BIOTIQUES**

### **1 - Bactéries hétérotrophes et picoplancton autotrophe**

Après le prélèvement, les échantillons sont immédiatement fixés par de la formaldéhyde 37% (concentration finale : 2%). Des sous-échantillons (6 ml) sont colorés par l'acridine orange (0,02%) préfiltrés sur 0,22  $\mu\text{m}$  (HOBBIE et coll., 1977) pour la première campagne de prélèvements, et par le DAPI (4,6-

diamidino, 2-phénylindol) pour la deuxième campagne de prélèvements. Les cellules sont retenues après filtration sous vide (< 100 mm Hg) sur un filtre nucléopore noir en polycarbonate et de porosité 0,2 µm. Pour chaque série d'échantillons, un blanc est préparé avec de l'eau distillée stérile (filtré sur 0,2 µm) et sert de contrôle. Les dénombrements sont réalisés en microscope à épifluorescence (Microscope Olympus BH-2). L'excitation est faite par une lampe HBO 100 watts, dans la longueur d'onde 450-490 nm avec un filtre d'arrêt à 515 nm. Un objectif plan fluotar à immersion de diaphragme 50.1,32 a été choisi. Lors du comptage, entre 1500 et 2000 cellules réparties sur 20 champs différents sont dénombrées. Cela conduit à une précision de comptage supérieure à 7% au seuil de confiance 90% OVERBECK, 1974).

Le nombre de bactéries attachées au débris ou aux organismes est estimé en effectuant deux balayages diamétraux.

Le nombre de cellules comptées est ensuite transformé en nombre de cellules par ml à l'aide de la formule suivante:

$$N = n.S/s.V \text{ où:}$$

N = nombre de cellules par ml;

n = nombre de cellules comptées;

S = surface filtrante du filtre (µm<sup>2</sup>);

s = surface du champs optique compté (µm<sup>2</sup>);

V = volume de l'échantillon filtré (ml).

Pour déterminer le biovolume bactérien, les cellules bactériennes observées sont apparentées à des formes géométriques simples de volumes calculables. Une mesure précise des dimensions bactériennes demeure difficile (OCHS et coll., 1995). Cependant, une estimation du bio-volume bactérien est effectué à partir de la formule proposée par BRATBACK (1985):  $\pi/4.l^2 \times (L - 1/3)$  où l = largeur et L = longueur.

Pour la fraction picoplanctonique autotrophe, 500 à 800 cellules sont comptées par échantillon dans 30 à 60 champs oculaires. Le filtre BP545-DM580-0590 permet la visualisation en lumière verte des picocyanobactéries par leur autofluorescence due à la phycoérythrine. Les cellules émettent une intense fluorescence rouge-orange alors que l'autofluorescence de la chlorophylle a est très faible (TSUJI et coll. 1986 ; STOCKNER & ANTIA, 1986).

Pour chacune des communautés, un biovolume moyen est estimé en mesurant une centaine de cellules grâce à un micromètre oculaire. Les biomasses sont estimées en utilisant les facteurs de conversion suivants:

220 fgC. $\mu\text{m}^{-3}$  pour les bactéries hétérotrophes (BRATBACK, 1985 ; SIMON & AZAM, 1989);

360 fgC. $\mu\text{m}^{-3}$  pour le picoplancton autotrophe (VERITY, 1992).

## **2 - Dénombrement des cellules phytoplanctoniques**

### **a - Dénombrement en microscopie inversée**

Après le prélèvement, les échantillons sont immédiatement fixés au lugol fort (BOURRELLY, 1966). Le dénombrement des cellules algales a été effectué sur des échantillons de 50 à 100 ml selon la densité phytoplanctonique, à l'aide d'un microscope inversé (Olympus) conformément à la méthode d'UTERMÖHL (1958) modifiée par LEGENDRE & WATT (1971, 1972). Selon LUND et coll. (1958), l'étude des erreurs liées aux dénombrements montre qu'il suffit de dénombrer 16 individus dans le volume d'observation pour avoir une précision de 50 %, précision considérée comme suffisante en écologie.

Les biomasses (poids frais) sont calculées à partir d'un biovolume cellulaire moyen mesuré sur 50 à 100 individus de chaque espèce conformément à la méthode de LOHMAN (1908), et en admettant que :  $10^6 \mu\text{m}^3 = 1\mu\text{g}$ . La biomasse en carbone est estimée, en considérant qu'en moyenne, le carbone représente 12%

du poids frais. Pour le calcul des biomasses, toutes les espèces sont prises en considération quels que soient leurs effectifs.

#### b - Dénombrement en microscopie à épifluorescence

##### b - 1 - Choix du fluorochrome

Le fluorochrome que nous avons utilisé, la primuline ( $C_{21}H_{14}N_3O_3S_3Na$ , Sigma), présente plusieurs avantages pour la coloration et le dénombrement des protistes flagellés. Il se fixe sur les polysaccharides. Ainsi, les contours des cellules sont nettement visibles, ce qui permet une identification rapide, avec une visualisation de la cellule entière (BROCK, 1978) et, notamment, des flagelles. Les dénombrements des communautés naturelles de protistes flagellés colorés à la primuline aboutissent toujours à des valeurs supérieures aux valeurs estimées à partir d'une coloration au DAPI (CARRIAS, 1986). Ce dernier fluorochrome, qui se fixe spécifiquement sur l'ADN des cellules, ne permet pas de visualiser les flagelles des plus petits protistes flagellés ( $< 3 \mu m$ ). De plus, l'émission fluorescente de la primuline est maximale sous une lumière excitatrice ultraviolette et elle est très réduite sous une lumière bleue. Ainsi, l'autofluorescence des pigments chlorophylliens et, plus précisément de la chlorophylle a, apparaît très nettement en lumière bleue. On peut donc, sur une même préparation, simplement par un changement de position des filtres microscopiques, différencier les cellules photosynthétiques des cellules hétérotrophes (CARON, 1983). L'utilisation d'autres fluorochromes (acridine orange, FITC, proflavine) ne permet pas de faire cette distinction de manière fiable car leurs spectres d'émission se chevauchent ou sont très proches du spectre d'émission de la chlorophylle a (CARON, 1983).

### b - 2 - Préparation de la solution de fluorochrome

Une solution tampon trizma 0,1M est préparée à l'aide d'eau distillée est amenée à pH<sub>4</sub> par une solution d'acide chlorhydrique afin d'obtenir une meilleure fluorescence de la primuline (CARON, 1983). Cette solution mère est conservée à 4 °C et servira à préparer la solution du fluorochrome. 10mg de primuline sont dissous dans 50ml de la solution tampon afin d'obtenir une concentration finale de 200µg.ml<sup>-1</sup>. Cette solution est ensuite stérilisée par filtration sur filtre de porosité 0,2 µm (unité millex) et servira à colorer les micro-organismes. Cette solution est toujours préparée immédiatement avant la filtration car sa conservation conduit à une baisse de la coloration.

### b - 3 - Filtration et coloration

0,5 à 2 ml de la solution de primuline sont ajoutés à l'échantillon afin d'obtenir une concentration finale de 20 µg.ml<sup>-1</sup> conformément aux études de CARRIAS (1996). Selon cet auteur, cette concentration beaucoup plus faible que celle utilisée par CARON (1983) permet une meilleure observation des caractéristiques morphologiques des protistes flagellés (cf. BLOEM et coll., 1986 ; CHRZANOWSKI & SIMEK, 1990). Après une incubation de 5 mn et homogénéisation de l'échantillon, 20 ml de celui-ci sont filtrés sous vide (avec une pression n'excédant pas 100 mm de mercure) sur filtre nuclépore noir en polycarbonate, de porosité 0,8 µm et de 25 mm de diamètre. Le filtre est ensuite rincé avec 2 ml de la solution tampon et placé sur une lame entre deux gouttes d'huile à immersion. Une lamelle est enfin rajoutée et les préparations sont conservées à l'obscurité à -25 °C. Les dénombrements en microscopie à épifluorescence (Microscope Olympus BH-2.) en lumière bleue sont effectués à un grossissement de 1250x. A la suite des recommandations de BLOEM et coll. (1986) pour tous les échantillons traités lors de ce travail et destinés aux

dénombrements des protistes flagellés, les lames ont toujours été préparées dans les 24 h qui ont suivi la fixation et ont été immédiatement congelées.

La méthode de calcul pour les abondances des flagellés est celle décrite pour les dénombrements des bactéries hétérotrophes et du picoplancton autotrophe. Le facteur de conversion pour la détermination des biomasses est celui proposé par BORCHEIM & BRATBACK (1987) à savoir :  $220 \text{ fg.C.}\mu\text{m}^{-3}$ .

### **3 - Dosage de la chlorophylle a**

La chlorophylle a est extraite par l'acétone à 90%, et le dosage est réalisé en spectrophotométrie selon un protocole décrit par MILLERIOUX (1976). Les équations utilisées pour le calcul des concentrations sont celles proposées par le groupe de travail SCOR-UNESCO (1966):

$$\text{Chl.a}(\text{mg}/\text{m}^3) = (v (11,64 \text{ DO}_{663\text{nm}} - 2,16 \text{ DO}_{645\text{nm}} - 0,10 \text{ DO}_{630\text{nm}})) / L.V$$

où

v = Volume de l'extrait acétonique (en ml).

V = Volume de l'échantillon (en l).

L = Chemin optique de la cuve (en cm).

D.O. = Densité optique.

### **4 - Production primaire**

Pour la quantification de la production primaire, nous avons adopté la méthode à l'oxygène dissous.

Pour chaque profondeur d'échantillonnage, l'eau brute a été répartie dans trois flacons en verre Pyrex, à bouchon rodé et d'une capacité de 100 ml dont un est rendu opaque à la lumière.

Les incubations sont réalisées *in situ* aux profondeurs d'échantillonnage (0 ; 2 ; 5 ; 10 et 15m) pour une durée de trois à quatre heures situées de part et

d'autre du midi solaire. Au terme des incubations, les échantillons sont immédiatement fixés et subissent le même protocole expérimental que celui décrit pour le titrage de l'oxygène dissous.

## **5 - Assimilation hétérotrophe: mesure de la phagotrophie**

Pour la mesure de l'activité bactériovore du phytoplancton (taux d'ingestion et impacts de prédation), nous avons retenu la méthode utilisant des particules traçantes fluorescentes.

### **a - Préparation des particules traçantes : microsphères fluorescentes**

Une goutte d'une solution commerciale de microsphères fluorescentes (« Fluoresbrite plain microspheres » 2,5 % latex, diamètre : 0,5  $\mu\text{m}$  ; excitation : 458 nm, émission : 540 nm) est diluée à l'aide d'eau distillée filtrée sur un filtre de porosité 0,2  $\mu\text{m}$  (unité millex). 5 mg de BSA (bovin serum albumin , Sigma) sont ajoutés à 1 ml de cette solution afin de permettre une bonne dispersion des microsphères (PACE & BAILIFF, 1987). Cette préparation contenant de l'ordre de  $10^9$  microsphères par ml sert de solution stock. Elle est conservée à 4 °C et à l'obscurité. Pour chaque utilisation de particules traçantes, un volume approprié de la solution stock est dilué à l'aide d'eau distillée filtrée sur un filtre de 0.2  $\mu\text{m}$  de porosité (unité millex). Cette préparation est ensuite agitée avant son utilisation afin d'assurer la meilleure dispersion possible des particules. Les particules agrégées avant et après les incubations, essentiellement sous forme de doublets, représentent moins de 1 % de la densité des particules (CARRIAS, 1996).

### **b - Incubation et fixation des échantillons**

Les échantillons prélevés à chacune des profondeurs choisies (5 ; 10 et 15m) sont répartis dans une série de flacons en verre (pyrex) et d'une capacité de 100 ml. Les microsphères fluorescentes sont ajoutées et représentent environ 10%

de l'ensemble des particules assimilables (bactéries + microsphères) (MC MANUS & OKUBO, 1991).

Les incubations sont réalisées *in situ* aux profondeurs d'échantillonnage (5 ; 10 et 15 m) pour une durée de 15 à 20 mn. Au terme des incubations, les échantillons sont immédiatement fixés par du glutaraldéhyde (grade I, Sigma) tamponné à l'aide de phosphate (0,1M) à une concentration finale de 2% (SANDERS et coll., 1989). Des échantillons supplémentaires sont fixés au temps  $t_0$  afin de déterminer, d'une part, la concentration en particules traçantes, et d'autre part, une éventuelle superposition des particules et des phytoflagellés sur les lames microscopiques. Ensuite, un fluorochrome, la primuline, est ajoutée (concentration finale  $20 \mu\text{g}.\text{ml}^{-1}$ ) pour l'identification et la visualisation entière de la cellule (BROCK, 1978), notamment les flagelles. Après une incubation de 5mn et homogénéisation de l'échantillon, 20 ml de celui-ci sont filtrés sous vide (avec une pression n'excédant pas 100 mm de mercure) sur filtre nuclépore noir en polycarbonate, de porosité  $0,8 \mu\text{m}$  et de 25 mm de diamètre. Le filtre est ensuite rincé avec 2 ml de la solution tampon et placé sur une lame entre deux gouttes d'huile à immersion. Une lamelle est enfin rajoutée et les préparations sont conservées à l'obscurité à  $-25 \text{ }^\circ\text{C}$ . Les dénombrements en microscopie à épifluorescence (Microscope Olympus BH-2.) en lumière bleue sont effectués à un grossissement de 1250x. Les microsphères émettant une fluorescence jaune-vert sont dénombrées dans plusieurs champs optiques. Les protistes flagellés sont observés en lumière UV à un grossissement final de 1250x. Le filtre est ensuite transféré en lumière bleue afin de visualiser et de dénombrer les microsphères.

### c - Calcul des taux d'ingestion et estimation de l'impact de prédation

Le taux d'ingestion exprimé en nombre de bactéries par individu et par heure est estimé en multipliant le nombre total de particules (bactéries + microsphères fluorescentes) par le taux de clearance. Celui-ci est obtenu en

divisant le nombre de microbilles ingérées par individu et par heure par la concentration totale des particules (bactéries + microsphères).

L'estimation de l'impact de prédation spécifique est enfin déterminée en multipliant le taux d'ingestion par la densité de l'espèce bactériovore correspondante.

## **RESULTATS**

## **A - PARAMETRES ABIOTIQUES**

### **1 - Paramètres physiques**

#### **a - Transparence**

La profondeur de disparition du disque de Secchi varie de 0,8 m (16 décembre) à 2,5 m (16 avril) pour la première campagne de prélèvements et de 0,8 m (6 juin) à 2,8 m (26 mars) pour la deuxième campagne de prélèvements (Fig. 2 a et b). La phase des eaux claires est à rattacher au développement de la communauté zooplanctonique et notamment de Cladocères (JABARI, 1998). Ces derniers contribuent en effet significativement à la clarification des eaux dans les lacs réservoirs (TUZIN & MASON, 1996). La profondeur de compensation photique a varié au cours des deux études de 2,0 à 7,7 m indiquant que la zone trophogène est située au dessus de la thermocline en période de stratification thermique (voir b). Ces valeurs caractérisent les milieux aquatiques eutrophes (DEVAUX, 1977).

#### **b - Température**

Les valeurs de température ont varié de 13°C au niveau du fond à 28 °C à la surface et de 12°C au niveau du fond à 29 °C à la surface, respectivement, pour la première et la deuxième campagne de prélèvements (Fig. 3 et 4).

Notre retenue brasse une seule fois par an ce qui permet de la classer parmi les systèmes lacustres monomictiques chauds. L'écart thermique entre la surface et le fond a atteint, en saison estivale, 11°C et 16°C respectivement pour la première et la deuxième étude.

#### **c - La conductivité**

Les valeurs de conductivité ont varié de 350 à 650  $\mu\text{s.cm}^{-1}$  et de 500 à 700 respectivement pour la première et la deuxième campagnes de prélèvements. Les valeurs de conductivité sont plus élevées au niveau du fond qu'en surface.

## 2 - Paramètres chimiques

### a - L'oxygène dissous

Les teneurs en oxygène dissous ont varié de 0 au niveau du fond à 11,2 mg.l<sup>-1</sup> à la surface pour la première étude et de 0 au niveau du fond à 13,5 mg.l<sup>-1</sup> à 2 m pour la deuxième étude (Fig. 5 et 6). En période estivale, une chemocline s'est installée à 10 m à la suite de la mise en place de la thermocline. La période de désoxygénation des eaux du fond a duré quatre campagnes successives de prélèvements pour chacune des deux séries d'échantillonnage. Une réoxygénation de toute la colonne d'eau, en début d'hiver, période d'homothermie, a été remarquée suite au brassage des masses d'eau. En cette période, les teneurs en oxygène dissous montrent des valeurs homogènes.

### b - Le pH

Les valeurs de pH sont généralement plus ou moins homogènes sur toute la colonne d'eau et sont voisines de la neutralité.

### c - Azote

#### c - 1 - Ions ammoniums

Les concentrations en ions ammonium ont varié de 0 à 0,3 mg.N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>.l<sup>-1</sup> au niveau du fond au mois de juillet pour la première série de prélèvements et de 0 à 0,1 mg N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>.l<sup>-1</sup> au niveau du fond pour la deuxième série de prélèvements (Fig. 7 et 8). Les variations saisonnières montrent que les faibles valeurs enregistrées tout au long de la colonne d'eau semblent être liées à la disparition de la thermocline et au brassage des eaux.

#### c - 2 - Nitrates

Les concentrations en ions nitrates ont varié de 0,22 à 2,82 mg.N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>.l<sup>-1</sup> pour la première série de prélèvements et de 0 à 3,9 mg. N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>.l<sup>-1</sup> pour la deuxième série de prélèvements (Fig. 9 et 10).

#### c - 3 - Nitrites

Les concentrations en ions nitrites ont varié de l'état de traces à 0,16 mg. N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup>.l<sup>-1</sup> pour la première série de prélèvements et de 0 à 0,10 mg. N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup>.l<sup>-1</sup> pour la deuxième série de prélèvements.

#### c - 4 - Azote total

Les concentrations en azote total ont varié de 1,2 à 3,5 mg.l<sup>-1</sup> pour la première série de prélèvements et de 1,5 à 6,0 mg l<sup>-1</sup> pour la deuxième série de prélèvements (Fig. 11 et 12).

#### d - Le phosphore

##### d - 1 - Orthophosphates

Les teneurs en orthophosphates ont varié de 0 à 0,13 mg. P-PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>.l<sup>-1</sup> pour la première série de prélèvements et de 0 à 1,70 mg.P-PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>.l<sup>-1</sup> pour la deuxième série de prélèvements (Fig. 13 et 14). La diminution des concentrations en orthophosphates serait le résultat d'une assimilation par les micro-organismes autotrophes (CAPBLANCQ, 1990) et ou à sa complexation au calcium sous forme d'apatite (ALAOUI et coll., 1994).

##### d - 2 - Phosphore total

Les concentrations en phosphore total a varié de 0,01 à 0,26 mg P-PT.l<sup>-1</sup> pour la première série de prélèvements et de 0 à 2,7 mg. P-PT.l<sup>-1</sup> pour la deuxième série de prélèvements (Fig. 15 et 16).

#### e - Le carbone inorganique

Déterminées uniquement pendant la deuxième campagne de prélèvements, les teneurs en carbone inorganique ont varié de 1,7 à 5,6 mg.l<sup>-1</sup> (Fig. 17). Les variations saisonnières montrent de valeurs faibles durant la période de stratification thermique, qui correspond au développement de la communauté phytoplanktonique printanière, estivale et au début de l'automne et de fortes valeurs à la fin de l'automne.

### **3 - Conclusion**

Pour les deux campagnes de prélèvements, l'évolution des profils thermiques confirme le caractère monomictique de la retenue. L'apparition de la stratification thermique au printemps s'accompagne d'une mise en place d'une thermocline entre les profondeurs 5 et 10m, séparant un épilimnion chaud (valeur maximale = 29 °C), oxygéné et légèrement alcalin d'un hypolimnion froid, correspondant à la zone tropholytique où les processus bactériens de dégradation de la matière organique entraînent l'apparition des conditions d'anaérobie et une légère acidification des eaux ainsi que l'accumulation de certains éléments minéraux.

L'analyse des variations saisonnières des éléments nutritifs, a permis de montrer, entre la 1<sup>ère</sup> et la 2<sup>ème</sup> campagne de prélèvements, une baisse remarquable des concentrations en ions ammonium (> 50%) et en nitrites (environ 40%) (Tab. 3). Par contre, pour l'azote total, les orthophosphates et le phosphore total, nous avons constaté une nette augmentation des concentrations au cours de la 2<sup>ème</sup> campagne de prélèvements.

paramètres	1 <sup>ère</sup> campagne			2 <sup>ème</sup> campagne		
	valeurs minimales	Valeurs maximales	M	valeurs minimales	Valeurs maximales	M
Température	13	28	19	12	29	18
pH	6,25	7,90	7,35	6,20	8,70	7,75
Conductivité	350	650	544	500	703	623
Transparence	0,85	2,50	1,42	0,80	2,80	1,66
O <sub>2</sub> (mg.l <sup>-1</sup> )	0	11,20	5,27	0	12,40	5,95
N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	0	0,29	0,06	0	0,09	0,01
N-NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	0	0,17	0,05	0	0,09	0,02
N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	0,22	2,82	1,46	0,06	3,96	2,37
N-NT (mg.l <sup>-1</sup> )	1,20	3,50	1,81	1,43	5,93	3,39
P-PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	0	0,13	0,03	0	2,00	0,25
P-PT (mg.l <sup>-1</sup> )	0,01	0,26	0,08	0,01	2,70	0,53
C. inorganique (mg.l <sup>-1</sup> )	n.d.	n.d.	n.d.	1,70	5,62	3,46

Tab. 3 - Valeurs minimales, maximales et moyennes des principales variables abiotiques mesurées dans la retenue Allal El Fassi. (n.d.: non déterminée).

**PARAMETRES BIOTIQUES**  
**CAMPAGNES DE PRELEVEMENTS POUR LES ANNEES**  
**1996 ET 1998**

## **B - PARAMETRES BIOTIQUES**

### **1 - Communauté picoplanctonique**

#### **a - Bactéries hétérotrophes : abondance et distribution spatio-temporelles**

##### **\* Année 1996**

Les densités bactériennes ont varié au cours de cette étude de  $2,3 \times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup> (28 - 4 à 20m) à  $8,1 \times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup> (24 - 7 à 2m) (Fig. 18 A). Les valeurs de densité sont élevées en surface et décroissent progressivement avec la profondeur. Les valeurs moyennes par profondeur sont  $6,3 \times 10^6$ ;  $5,2 \times 10^6$  et  $4,4 \times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup> respectivement à 2m, 10m et 20m. La densité bactérienne est faible au début de l'étude, elle atteint des valeurs maximales en été puis décroît en période automnale en réponse notamment, à la diminution de la température.

Les variations saisonnières des abondances bactériennes laissent apparaître une phase de croissance (nettement remarquable à 2m et 10m) qui s'étend de fin avril jusqu'au mois de juillet où les valeurs passent de  $2,3 \times 10^6$  à  $8,1 \times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup>. Du mois de juillet jusqu'au mois de novembre, les densités bactériennes montrent une certaine stabilité pour les niveaux 2m et 10m puisque les valeurs fluctuent entre  $7,7 \times 10^6$  et  $8,1 \times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup> et entre  $5,4 \times 10^6$  et  $6,6 \times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup> respectivement à 2m et 10m. A la fin du mois de novembre, les abondances bactériennes décroissent rapidement et sont homogènes sur toute la colonne d'eau.

La flore bactérienne est composée essentiellement de cellules libres et sphériques (88 % de l'abondance bactérienne totale). L'importance relative des bactéries fixées augmente avec la profondeur. Les valeurs moyennes du pourcentage de bactéries fixées par profondeur sont les suivantes : 8,1 %, 13,4 % et 15,2 %, respectivement à 2m, 10m et 20m.

Calculées à partir des biovolumes cellulaires, les valeurs de biomasse bactérienne ont varié au cours de cette première étude de  $1,0 \times 10^{-2} \text{ mg.C.l}^{-1}$  à 0m (fin mars) à  $16,7 \times 10^{-2} \text{ mg.C.l}^{-1}$  à 10m (fin juillet) (Fig. 18 B).

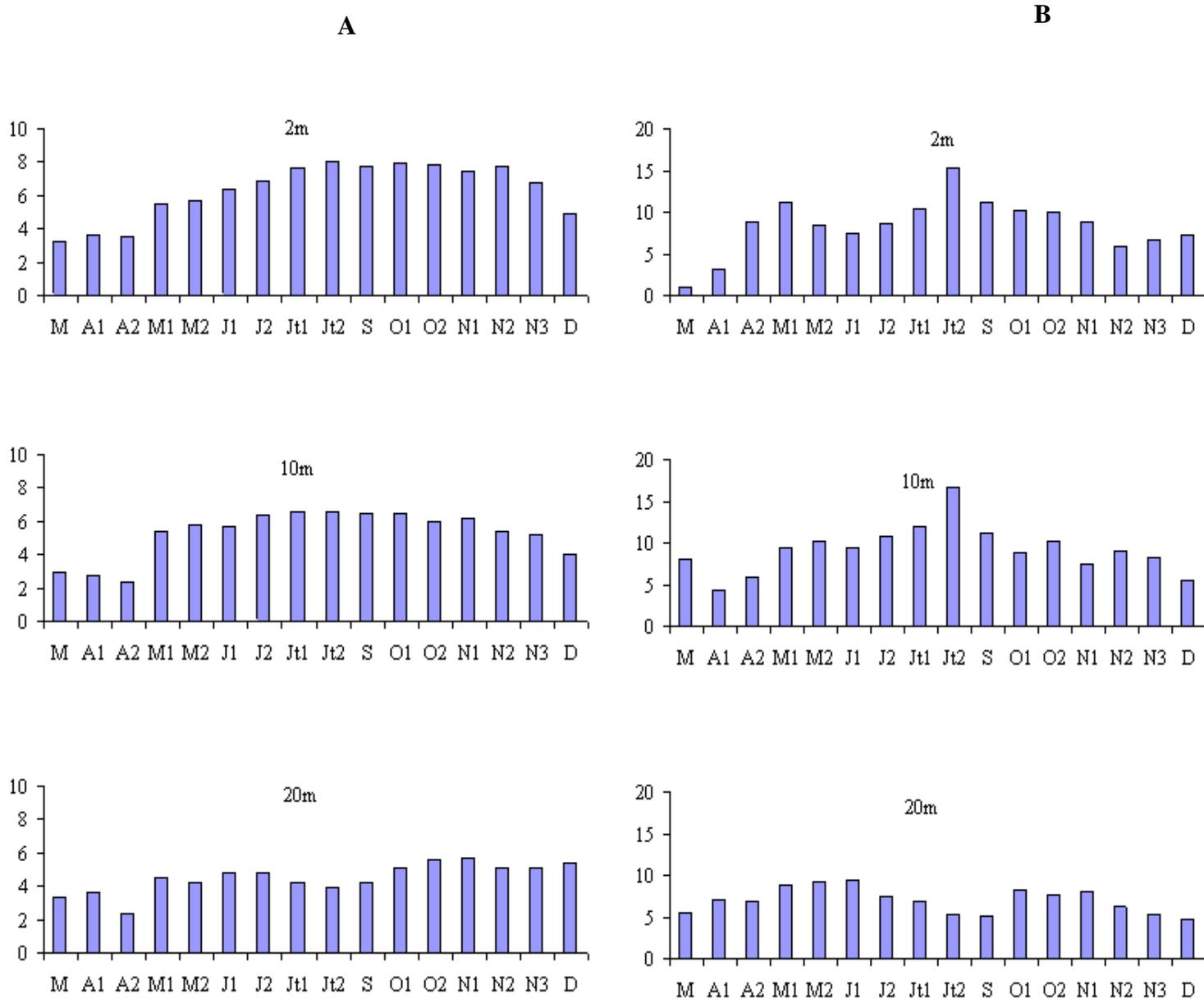


Fig. 18 - Variations spatio-temporelles des abondances (A) ( $\times 10^6 \text{ cellules.ml}^{-1}$ ) et des biomasses (B) bactériennes ( $\mu\text{gC.l}^{-1}$ ) aux profondeurs 2, 10 et 20m pour l'année 1996.

### \* Année 1998

Les densités bactériennes ont varié au cours de cette étude, entre  $1,01 \times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup> (24 - 08 au niveau du fond) et  $9,8 \times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup> (17 - 04 à 10m) (Fig. 19). Généralement il n'y a pas de différence importante entre les différents niveaux de prélèvement compris dans la zone 0 - 10 m. Les valeurs moyennes par profondeur sont en effet  $5,5 \times 10^6$  ;  $5,1 \times 10^6$  ;  $5,0 \times 10^6$  ;  $4,8 \times 10^6$  et  $3,6 \times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup>, respectivement à 0, 2, 5, 10 et 15 m. Quelle que soit la profondeur considérée, les variations saisonnières de la densité bactérienne font apparaître une diminution des densités pendant la période estivale suivie d'une augmentation plus ou moins importante selon les profondeurs. La communauté bactérienne est composée essentiellement de cellules libres et sphériques. Les bactéries fixées représentent en moyenne 15,8 % de l'abondance totale des bactéries. L'importance des bactéries fixées augmente avec la profondeur (Tab. 4), en relation avec la présence de cellules sénescents et de débris. Calculées à partir des biovolumes, les valeurs de biomasse bactérienne ont varié de  $0,13 \mu\text{gC.l}^{-1}$  à  $41,81 \mu\text{gC.l}^{-1}$  ( $M = 5,7 \mu\text{gC.l}^{-1}$ ) (Fig. 20).

### **b - Picoplancton autotrophe (Année 1998)**

Au cours de cette étude, le picoplancton autotrophe est exclusivement procaryote et est représenté par des cyanobactéries riches en phycoérythrine. Ces picocyanobactéries sont représentées par un seul type de cellule de forme généralement ronde, d'un diamètre moyen de  $1 \mu\text{m}$  (biovolume moyen =  $0,52 \mu\text{m}^3$ ). Ces cellules sont, soit dispersées, soit groupées en doublets ou en tétrades. Elles présentent, au cours des divisions successives, deux plans de clivage, ce qui permet de les classer parmi le genre *Synechococcus*, le genre *Synechocystis*, avec lequel il peut être confondu, présentant un seul plan de division.

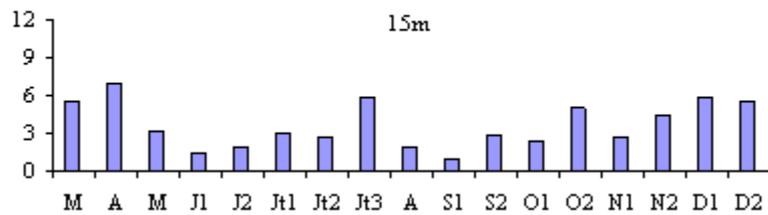
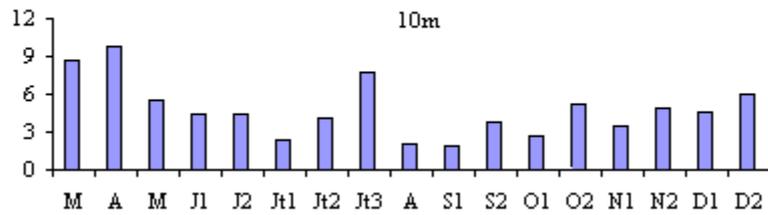
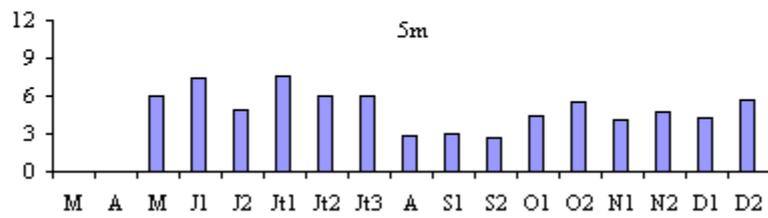
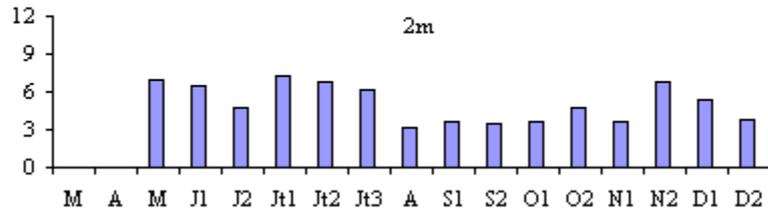
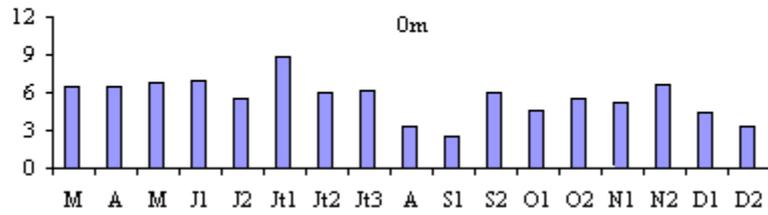


Fig. 19 - Variations spatio-temporelles des abondances bactériennes aux profondeurs 0 ; 2 ; 5 ; 10 ; 15 m ( $\times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup>) pour l'année 1998.

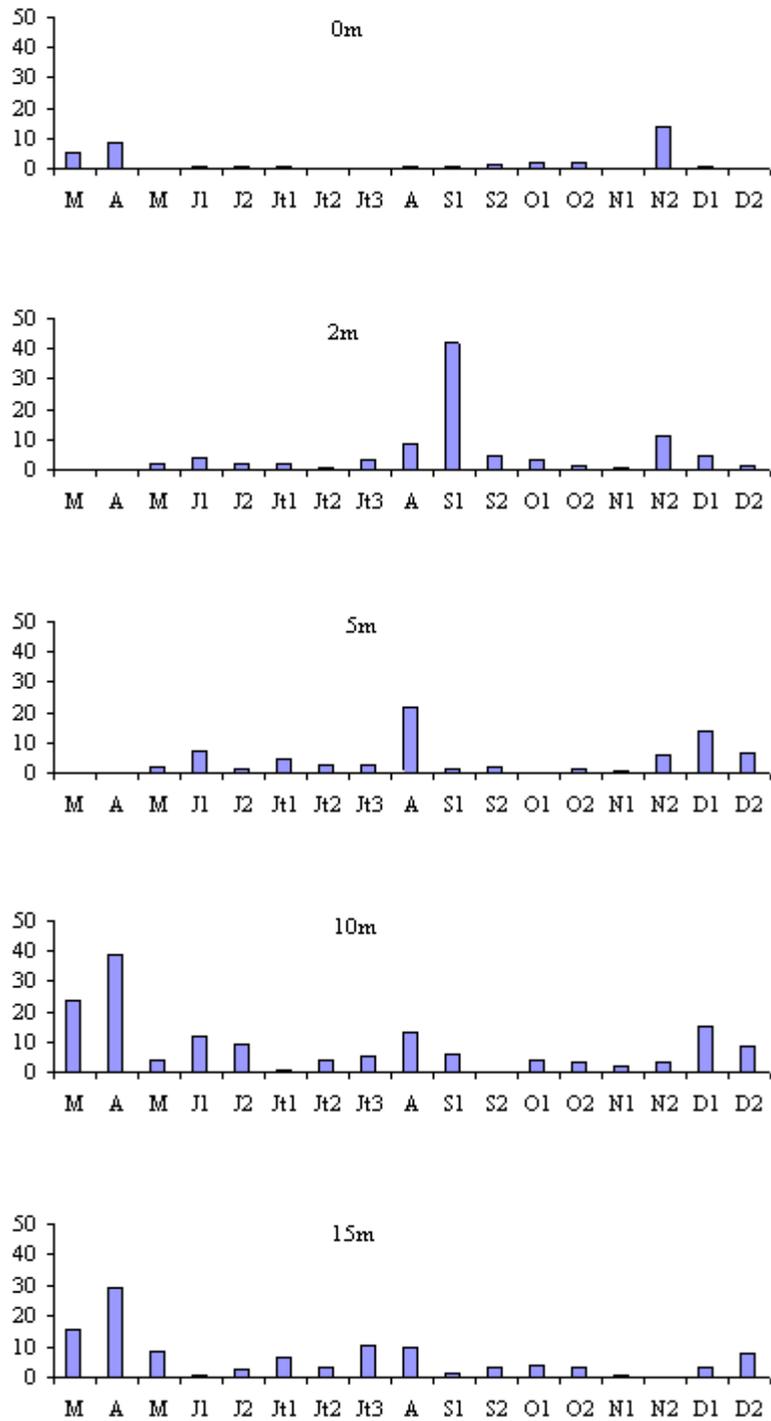


Fig. 20 - Variations spatio-temporelles des biomasses bactériennes aux profondeurs 0 ; 2 ; 5 ; 10 ; 15 m (en  $\mu\text{gC.l}^{-1}$ ) pour l'année 1998.

La densité des picocyanobactéries a varié de 0,0 à  $10,6 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup> (29 - 07 à 10 m) (Fig. 21). La valeur moyenne pour l'ensemble des prélèvements est de  $1,7 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup> ( $\sigma = 2,4 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>). En valeur moyenne, les densités ne présentent pas d'écart importants d'une profondeur à l'autre dans la zone 0 - 10m (1,8 ; 2,2 ; 1,4 et  $1,4 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>) (Tab. 4).

Les variations saisonnières font apparaître une densité maximale en période estivale.

En période printanière, les densités sont faibles puisqu'elles varient de 0,04 à  $2,5 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>, cette dernière valeur étant exceptionnelle (valeur moyenne toutes profondeurs confondues :  $0,42 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup> ( $\sigma = 0,6 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>)).

En période estivale, les valeurs de densité augmentent nettement et atteignent  $10,6 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>, avec une moyenne pour l'ensemble des prélèvements de  $3,0 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup> ( $\sigma = 2,8 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>).

En période automnale, les densités sont de nouveau faibles et varient de 0 à  $9,5 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>. Cette dernière valeur est tout à fait exceptionnelle dans la mesure où 83,3 % des valeurs sont inférieures à  $1 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>. La valeur moyenne pour l'ensemble des échantillons est de  $1,0 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>.

Les biomasses ont varié de 0 (le 1- 11 à 10m) à  $19,8 \mu\text{gC.l}^{-1}$  ( $M = 3,2 \mu\text{gC.l}^{-1}$ ). Les valeurs moyennes obtenues par profondeur sont 3,3 ; 4,0 ; 2,7 et  $2,6 \mu\text{gC.l}^{-1}$ , respectivement à 0 ; 2 ; 5 et 10m). Les variations saisonnières des biomasses sont identiques à celles des densités, dans la mesure où les biomasses sont calculées à partir d'un biovolume moyen ( $0,52 \mu\text{m}^3$ ) identique pour tous les échantillons.

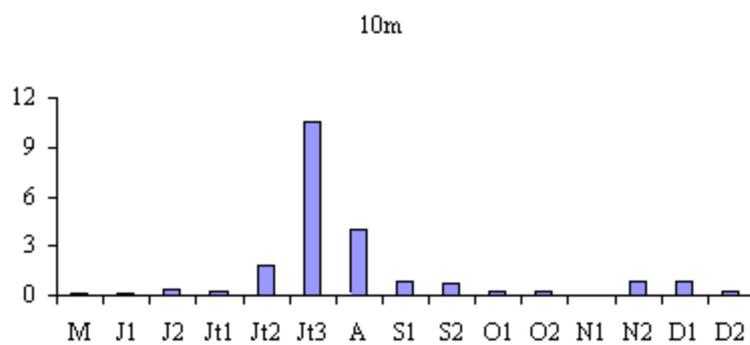
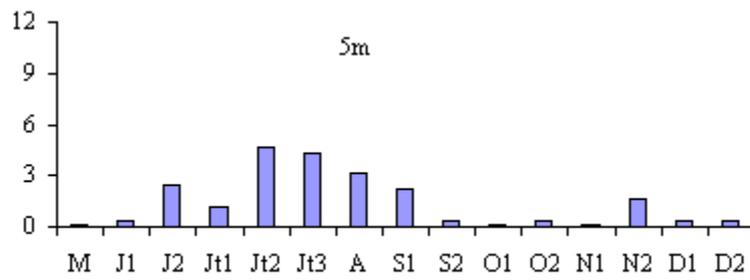
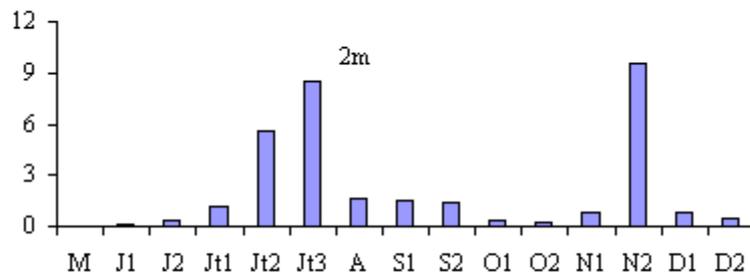
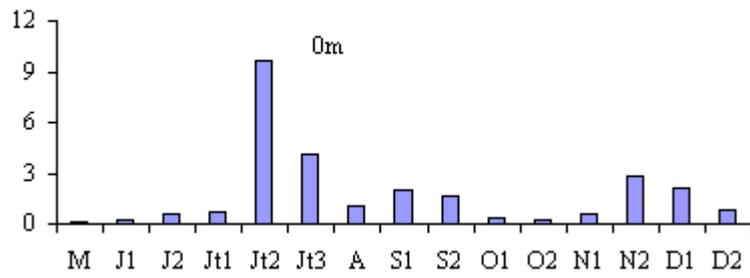


Fig. 21 - Variations spatio-temporelles de l'abondance des picocyanobactéries aux profondeurs 0 ; 2 ; 5 ; 10 ; 15 m ( $\times 10^4$  cellules.l<sup>-1</sup>) pour l'année 1998.

## **2 - Communautés nano- et microphytoplanctoniques**

### **a - Aspect qualitatif**

La liste des espèces identifiées au cours de cette étude est donnée en annexe.

### **b - Aspect quantitatif**

#### **b - 1 - Abondance phytoplanctonique et distribution spatio-temporelle**

##### **\* Année 1996**

Les densités phytoplanctoniques ont varié au cours de cette étude de  $0,4 \times 10^6$  cellules.l<sup>-1</sup> (10 - 07 à 20 m) à  $64,0 \times 10^6$  cellules.l<sup>-1</sup> (01 - 11 à 10m) (Fig. 22). Au cours de cette étude, nous avons assisté à un peuplement phytoplanctonique largement dominé par les Diatomées. La période estivale et le début de la saison automnale sont marqués par l'apparition d'algues appartenant aux classes des Chrysophycées, des Cryptophycées, des Dinophycées et des Chlorophycées.

Quelles que soient la profondeur et la date du prélèvement, la communauté phytoplanctonique est généralement dominée par des Diatomophycées centriques représentées par *Cyclotella ocellata* (Fig. 23). Les densités phytoplanctoniques, élevées au niveau de l'épilimnion ( $M = 17,0 \times 10^6$  cellules.l<sup>-1</sup>), diminuent progressivement au niveau du métalimnion ( $M = 14,5 \times 10^6$  cellules.l<sup>-1</sup>) et au niveau de l'hypolimnion ( $M = 1,6 \times 10^6$  cellules.l<sup>-1</sup>). Les valeurs maximales sont notées en été. On observe ensuite une diminution de l'abondance. Outre la dominance de la Diatomée *Cyclotella ocellata*, le peuplement phytoplanctonique est marqué par le développement d'algues planctoniques appartenant à des classes variées : des Chrysophycées dont les espèces *Dinobryon sertularia* et *D. divergens* avec une densité variant de 0 à  $3,4 \times 10^5$  cellules.l<sup>-1</sup> ( $M = 0,3 \times 10^5$  cellules.l<sup>-1</sup>), des Cryptophycées dont les

espèces *Cryptomonas ovata*, *C. caudata*, avec une densité variant de 0 à  $0,5 \times 10^5$  cellules.  $l^{-1}$ , et des Dinophycées dont les espèces *Peridinium cinctum*, *Ceratium hirundinella*, *Peridiniopsis elpatiezowskyi* avec une densité variant de 0 à  $2,1 \times 10^5$  cellules. $l^{-1}$ . La contribution relative des Chlorophycées et des Cyanobactéries à la densité phytoplanctonique totale est faible (Fig. 23).

#### \* Année 1998

Les densités phytoplanctoniques ont varié, au cours de cette étude, de  $0,3 \times 10^5$  cellules. $l^{-1}$  (à différentes dates au fond-1m) à  $28,9 \times 10^5$  cellules. $l^{-1}$  (6 octobre à 2 m) (Fig. 24). Les densités les plus élevées sont toujours situées dans la zone supérieure (0 - 5 m) de la colonne d'eau avec un maximum enregistré souvent à 2 m. Les valeurs moyennes par profondeur sont les suivantes : 7,1 ; 10,6 ; 7,6 ; 4,5 ; 2,7 ; 2,1 et  $1,6 \times 10^5$  cellules. $l^{-1}$  respectivement à 0, 2, 5, 10, 15, 20 et au fond-1m. Généralement, l'espèce dominante est la diatomée centrique *Cyclotella ocellata* dont l'importance relative diminue légèrement avec la profondeur (Tab. 5).

Au début de l'étude, au printemps, le peuplement phytoplanctonique est composé essentiellement de la Diatomophycée centrique *Cyclotella ocellata* qui constitue, en cette période, jusqu'à 98 % de l'abondance phytoplanctonique totale (M = 60%) (Fig. 25). Cette espèce est accompagnée de Cryptophycées représentées par *Cryptomonas ovata* et *C. caudata*, de Dinophycées représentées par *Peridinium sp.*, *Ceratium hirundinella* et *Peridiniopsis elpatiezowskyi*. La fin du printemps est marquée par l'apparition de Chrysophycées, représentées par *Dinobryon sertularia* et *D. divergens* et de quelques espèces de Chlorophycées, *Oocystis sp.*, *Ankistrodesmus falcatus*. A cette période, les valeurs de densité sont relativement élevées (maximum :  $27,9 \times 10^5$  cellules. $l^{-1}$  à 2 m, moyenne pour l'ensemble des échantillons :  $9,1 \times 10^5$  cellules. $l^{-1}$ ,  $\sigma = 9,8 \times 10^5$  cellules. $l^{-1}$ ).



Profondeur	Abondance bactérienne		Biomasse bactérienne		Bactéries fixées % m	Abondance des picocyanobactéries		Biomasse picocyanobactéries	
	m	%	m	%		m	σ	m	%
0m	5,57	99,1	2,2	39,7	12,1	1,79	0,30	3,34	60,3
2m	5,09	99,5	6,0	59,8	12,5	2,16	0,42	4,04	40,2
5m	5,03	99,7	4,8	63,8	16,5	1,45	1,50	2,72	36,1
10m	4,81	99,7	9,1	77,5	17,3	1,41	0,30	2,64	22,5
15m	3,64	n.d	6,4	n.d.	20,4	n.d		n.d	

Tab. 4 - Abondance ( $\times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup>) et biomasse ( $\mu\text{gC.l}^{-1}$ ) bactériennes, pourcentages de bactéries fixées par rapport aux abondances bactériennes totales, abondance ( $\times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>) et biomasse ( $\mu\text{gC.l}^{-1}$ ) des picocyanobactéries, et importance relative des abondances et des biomasses des picocyanobactéries par rapport aux abondances et biomasses picoplanctoniques totales pour l'année 1998.

Profondeur	Abondance phytoplanctonique		Biomasse phytoplanctonique		Abondance <i>Cyclotella ocellata</i> %		Biomasse <i>Cyclotella ocellata</i> %	
	m	σ	m	σ	m	σ	m	σ
0m	7,2	6,3	57,7	38,2	50,3	28,5	23,1	19,1
2m	9,6	8,5	69,3	48,1	55,9	31,1	26,8	25,2
5m	7,6	8,1	53,4	32,1	47,1	27,1	23,3	24,3
10m	4,6	4,0	37,1	41,5	43,9	27,8	24,6	23,1
15m	2,7	2,1	18,0	12,9	42,0	27,7	27,2	23,2
20m	2,2	2,3	10,6	10,8	48,6	26,3	29,2	25,0
Fd-1m	1,7	2,0	8,4	8,1	43,9	25,0	24,7	18,3

Tab. 5 - Valeurs moyennes de l'abondance ( $\times 10^5$  cellules.l<sup>-1</sup>) et de la biomasse ( $\mu\text{gC.l}^{-1}$ ) phytoplanctonique totale, de l'abondances et de la biomasse de la diatomée *C. ocellata* exprimées en pourcentages de l'abondances et de la biomasse phytoplanctonique totale pour l'année 1998.

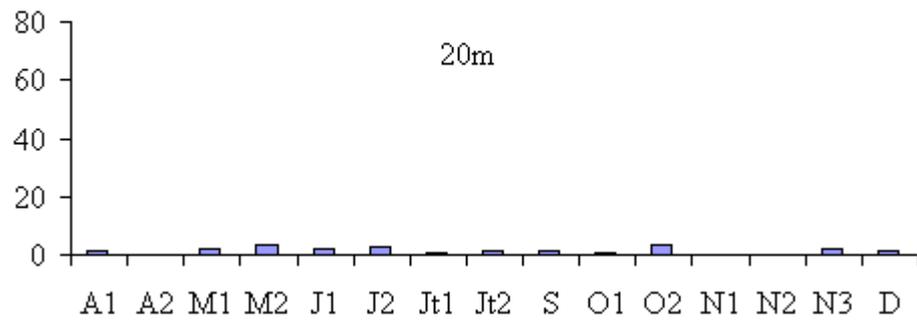
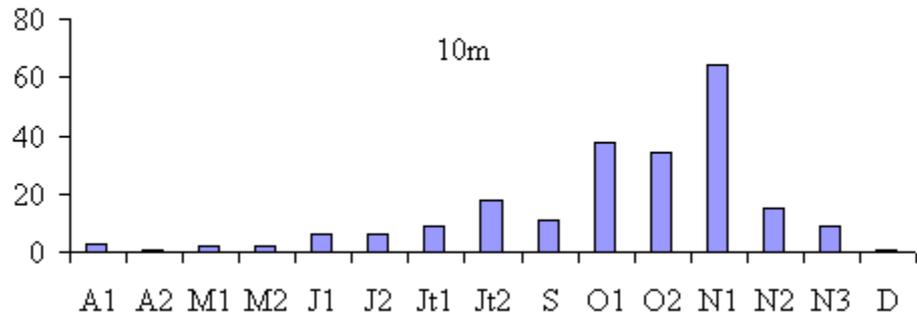
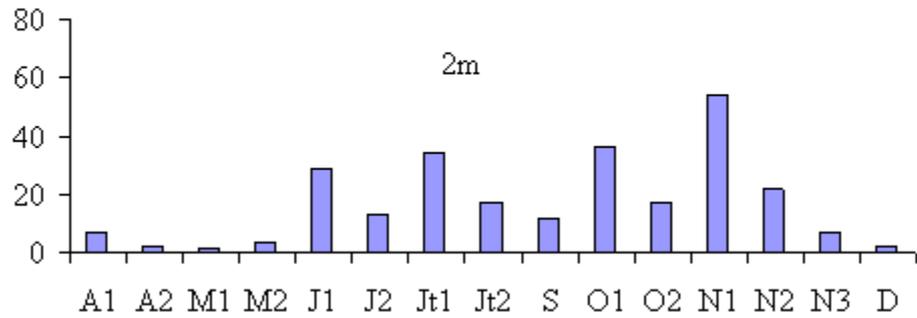


Fig. 22 - Variations spatio-otemporelles des abondances phytoplanctoniques ( $\times 10^6 \text{ cellules.l}^{-1}$ ) aux profondeurs 2, 10 et 20m. pour l'année 1996.

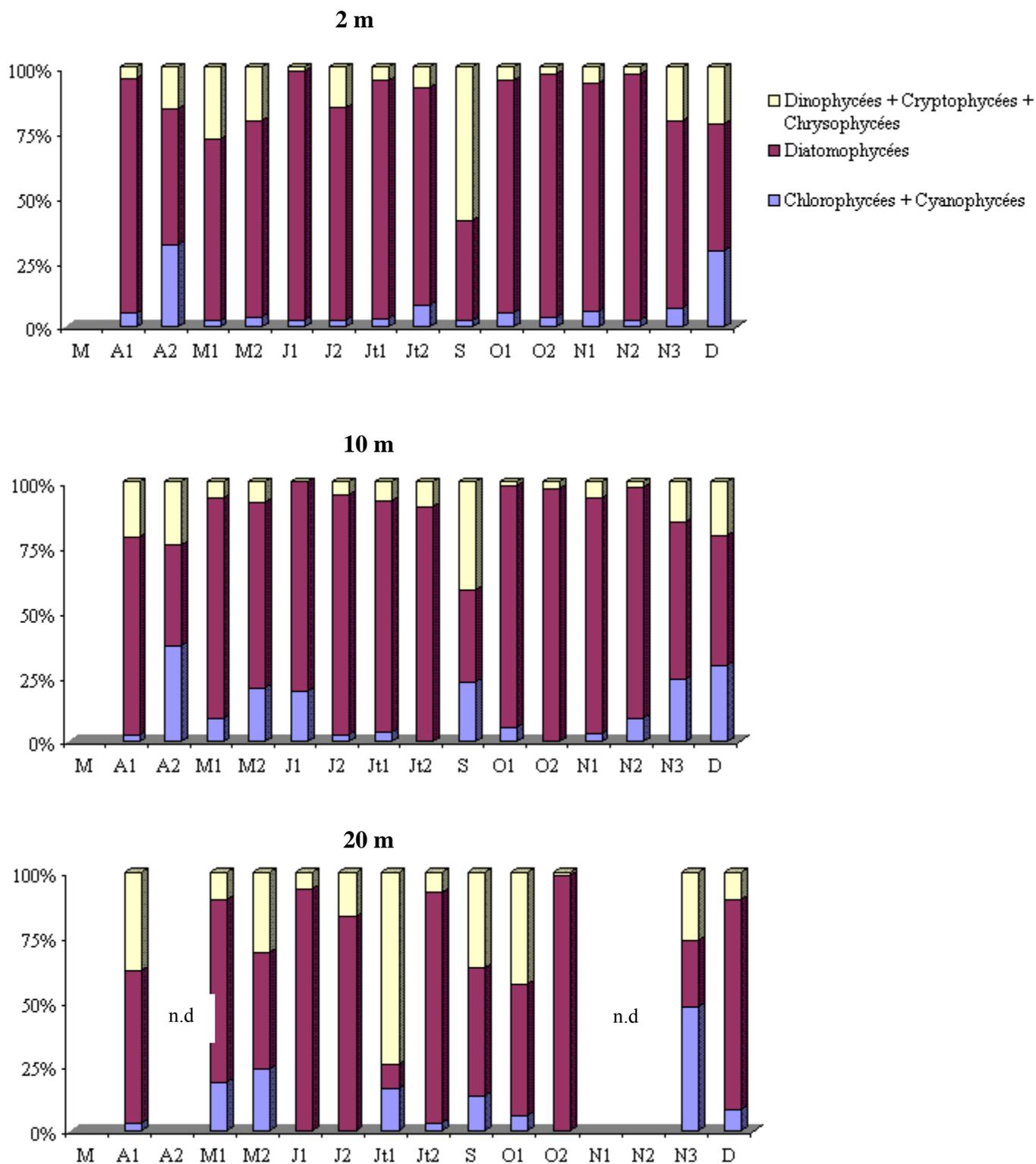


Fig. 23 - Variations spatio-temporelles de l'abondance, exprimée en pourcentage de l'abondance phyto-planctonique totale, des Diatomophycées, des Chlorophycées + Cyanophycées et du groupe des espèces flagellées potentiellement phagotrophes (Cryptophycées, Chrysophycées et Diatomophycées) pour l'année 1996.

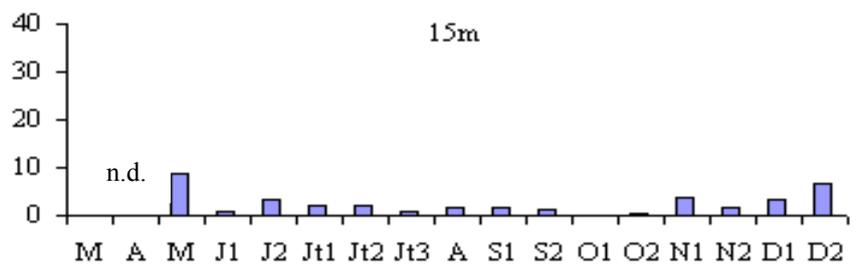
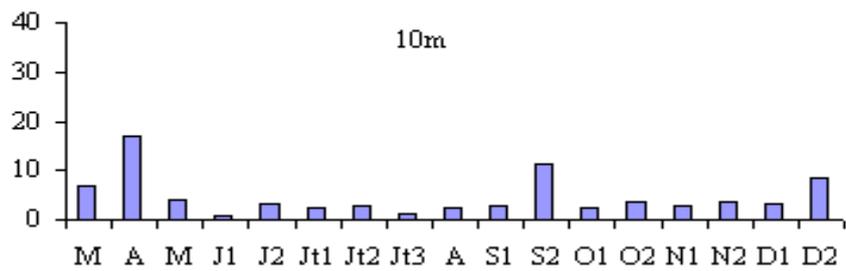
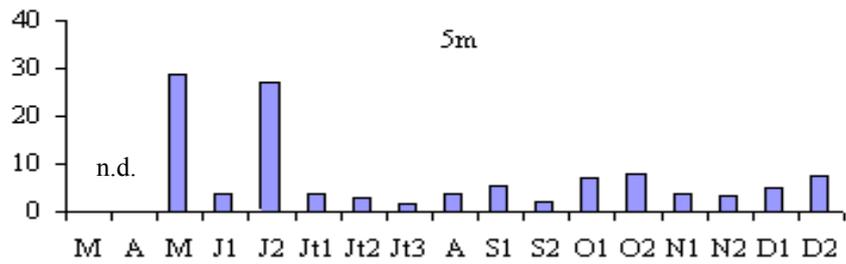
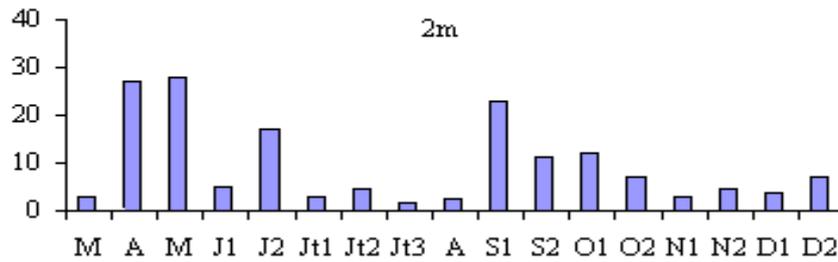
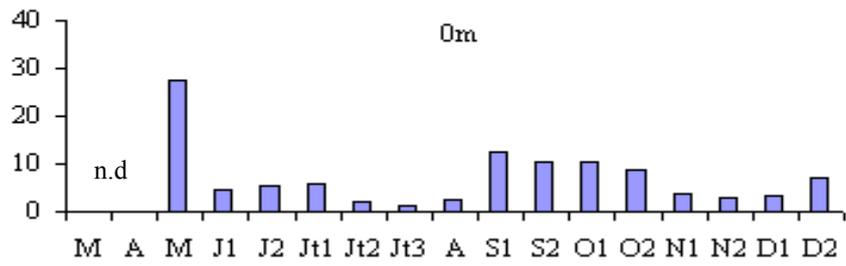


Fig. 24 - Variations spatio-temporelles de la densité phytoplanctonique aux profondeurs 0 ; 2 ; 5 ; 10 et 15 m (x10<sup>5</sup> cellules.l<sup>-1</sup>) pour l'année 1998.

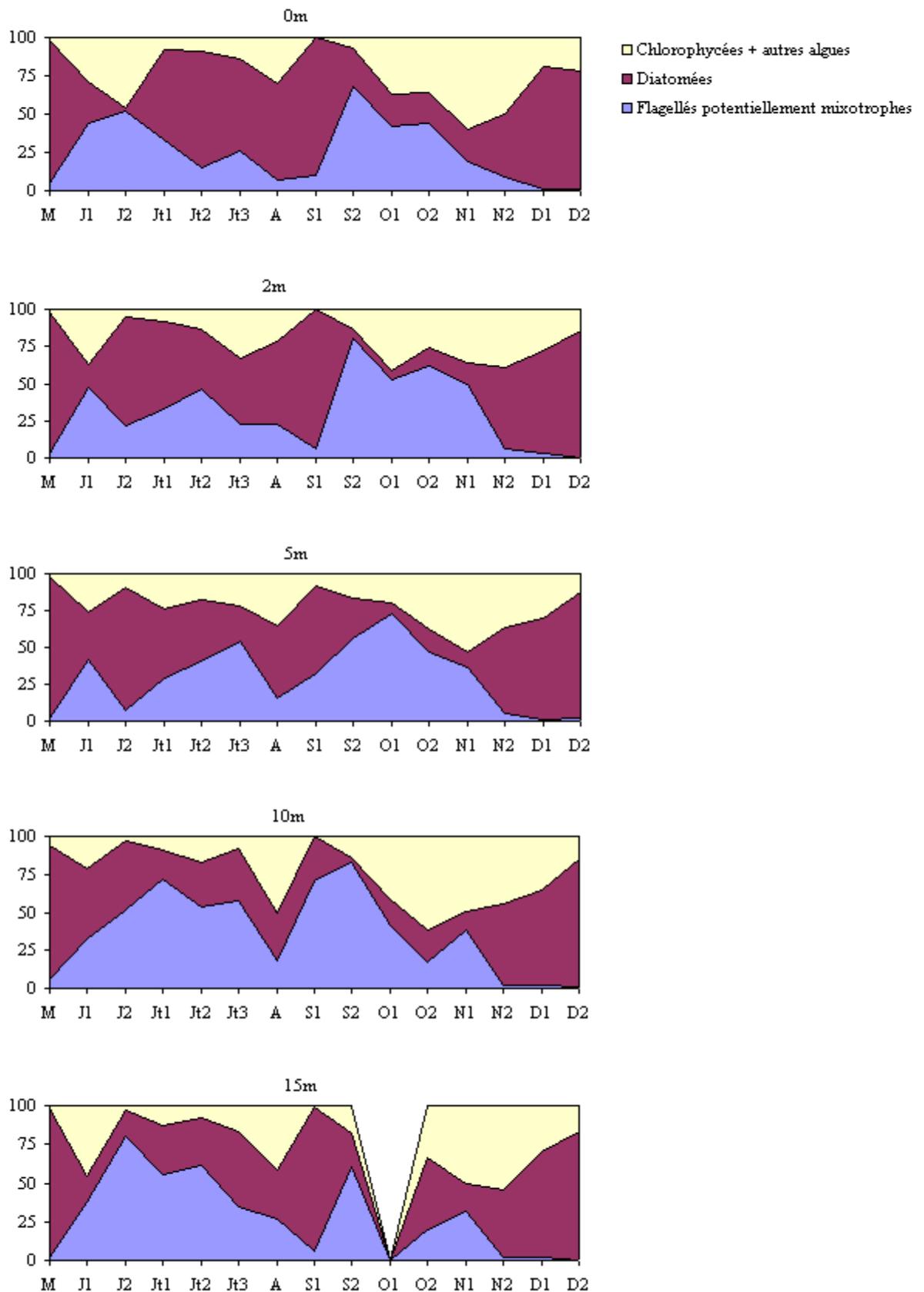


Fig. 25 - Variations spatio-temporelles de l'importance relative des flagellés potentiellement mixotrophes, des diatomées et des chlorophycées + autres algues, exprimées en pourcentages de la densité phytoplanctonique totale pour l'année 1998.

Ces densités baissent de façon considérable, à quelques exceptions près, vers la fin de la période printanière et notamment le 6 juin.

En période estivale, les densités sont donc relativement faibles et sont comprises entre  $0,3 \times 10^5$  cellules.l<sup>-1</sup> (le 10 - 07 au fond-1m) et  $23,1 \times 10^5$  cellules.l<sup>-1</sup> (le 9 - 09 à 2m), cette dernière valeur étant exceptionnelle ( $M = 3,4 \times 10^5$  cellules.l<sup>-1</sup> ;  $\sigma = 4,3 \times 10^5$  cellules.l<sup>-1</sup>). La densité est légèrement plus élevée au début et à la fin qu'au milieu de la période estivale. En plus de la Diatomée *Cyclotella ocellata* qui constitue encore 43% de l'abondance totale (Fig. 25), le peuplement phytoplanctonique est alors composé de la Chrysophycée *Dinobryon sertularia*, de la Cryptophycée *Cryptomonas ovata* et de quelques Dinophycées (*Peridinium cinctum*, *Ceratium hirundinella*). Les Chlorophycées sont très faiblement représentées (*Ankistrodesmus falcatus*, *Crucigenia* sp.).

En automne, la densité phytoplanctonique varie de  $0,3 \times 10^5$  cellules.l<sup>-1</sup> (14 - 11 au fond-1m) à  $11,9 \times 10^5$  cellules.l<sup>-1</sup> (6 - 10 à 2m) ( $M = 4,3 \times 10^5$  cellules.l<sup>-1</sup>,  $\sigma = 2,9 \times 10^5$  cellules.l<sup>-1</sup>). Les valeurs de densité sont plus élevées au début et à la fin qu'au milieu de la période automnale. Le peuplement phytoplanctonique est composé essentiellement de la Chrysophycée *Dinobryon sertularia*, de Cryptophycées, (*Cryptomonas ovata*), de Dinophycées, (*Peridinium cinctum*, *Ceratium hirundinella*, *Peridiniopsis elpatiezwskyi*), de Chlorophycées (*Crucigenia*, *Cosmarium reniforme*, *Ankistrodesmus falcatus*, *A. gelifactum*, *Oocystis*) et de Diatomophycées (*Cyclotella ocellata*). Cette dernière espèce présente un développement important, notamment à la fin de l'étude. Elle a constituée, en moyenne sur l'ensemble des prélèvements de cette période, 44% de l'abondance phytoplanctonique totale. Les Cyanobactéries sont très rarement rencontrées (*Microcystis* sp, *Palikiella elegans*). L'examen des profils verticaux pour les deux derniers prélèvements (6 - 12 et 21 - 12),

laisse apparaître des densités homogènes sur toute la colonne d'eau en liaison avec la baisse des températures et le brassage des eaux.

Si l'on considère uniquement la communauté phytoplanctonique flagellée, l'examen en microscopie à épifluorescence a révélé la présence, en plus des flagellés autotrophes de grande taille (*Dinobryo psp.*, *Ceratiu sp.*, *Peridinium sp.*, *Peridiniopsi sp.*, *Cryptomonas ovata*, *C. caudata*), une communauté de flagellés de petite taille. Ces espèces dont la taille est inférieure à 10  $\mu\text{m}$ , sont représentées par *Chlamydomonas sp.*, *Rhodomonas minuta* et *Chrysochromulina sp.*. Elles sont accompagnées d'autres flagellés pigmentés de taille encore plus petite et donc très difficiles à identifier. En raison de leur petite taille, ces flagellés ne constituent qu'une contribution marginale à la biomasse phytoplanctonique totale.

## **b - 2 - Biomasse phytoplanctonique**

### **b - 2 - 1 - Biomasse - comptage issues des dénombrements cellulaires (Année 1998)**

Calculées à partir des biovolumes spécifiques moyens, la biomasse phytoplanctonique suit globalement la même évolution que les valeurs de densité et montre une grande amplitude de variations puisqu'elle fluctue de 0,25  $\mu\text{gC.l}^{-1}$  (le 6 - 06 à 20 m) à 176,97  $\mu\text{gC.l}^{-1}$  (le 22 - 09 à 10 m) (Fig. 26), cette dernière valeur obtenue à la profondeur 10m, est exceptionnelle et est liée à la présence de *Dinobryon sertularia* (37,3% de la biomasse phytoplanctonique totale) accompagnée de *Peridinium cinctum* (13,9 %) (Fig. 27).

Comme pour la densité phytoplanctonique, les valeurs de biomasse les plus élevées sont observées dans les couches supérieures (0 - 5m) de la colonne d'eau avec des valeurs maximales généralement obtenues à 2m. Les valeurs moyennes notées à chaque profondeur sont les suivantes : 57,6 ; 69,2 ;

53,3 ; 37,0 ; 18,0 ; 10,6 et 8,3  $\mu\text{gC.l}^{-1}$  respectivement à 0 ; 2 ; 5 ; 10 ; 15 ; 20 et au niveau du fond-1m.

Au cours de la période printanière, les valeurs maximales de biomasse sont obtenues le 26 - 05 (140,4  $\mu\text{gC.l}^{-1}$  à 2m) et correspondent au développement de la diatomée *Cyclotella ocellata* qui constitue jusqu'à 86 % de la biomasse totale. Cette espèce est accompagnée de populations d'une importance moindre : *Cryptomonas ovata*, *Peridinium cinctum*.

En période estivale, comme pour la densité phytoplanctonique, on note une diminution importante des valeurs de biomasse ( $M = 27,5 \mu\text{gC.l}^{-1}$  ;  $\sigma = 30,3 \mu\text{gC.l}^{-1}$ ).

En période automnale, les biomasses augmentent de nouveau, exception faite pour les prélèvements effectués le 6 - 12 lorsque les valeurs de biomasse sont nettement plus faibles. Les fortes valeurs de biomasses coïncident avec le développement important de la Chrysophycée *Dinobryon sertularia* puis de *Cryptomonas ovata* et de *Peridinium cinctum*. Ces espèces constituent ensemble jusqu'à 97 % de la biomasse phytoplanctonique totale. La valeur moyenne toutes profondeurs confondues est, à cette période, de 37,0  $\mu\text{gC.l}^{-1}$  ;  $\sigma = 41,2 \mu\text{gC.l}^{-1}$ .

## **b - 2 - 2 - Biomasse - chlorophylle a**

### **\* Année 1996**

Les valeurs des concentrations en chlorophylle a enregistrées au cours de cette campagne de prélèvements sont très faibles et ont varié de 0 à 4,31  $\mu\text{g.l}^{-1}$  (Fig. 28). Les variations saisonnières font apparaître des valeurs relativement élevées en période printanière et à la fin de la période estivale et en période automnale correspondant au développement important de la diatomophycée *Cyclotella ocellata*. L'examen des profils verticaux montre des concentrations

relativement plus élevées aux profondeurs 2m et 10m qu'à 20m. Les valeurs moyennes obtenues par profondeur sont : 2,66 ; 2,06 et 0,45  $\mu\text{g.l}^{-1}$ , respectivement à 2m, 10m et 20m.

#### \* Année 1998

Les teneurs en chlorophylle a sont généralement faibles et varient de 0,5  $\mu\text{g.l}^{-1}$  (1 - 07 au fond-1m) à 8,4  $\mu\text{g.l}^{-1}$  (06 - 06 à 2 m) (Fig. 28). La valeur moyenne pour l'ensemble des prélèvements est de 3,1  $\mu\text{g.l}^{-1}$  ( $\sigma = 1,8 \mu\text{g.l}^{-1}$ ). L'examen des profils verticaux fait apparaître des valeurs élevées dans la zone supérieure (0 - 5 m) de la colonne d'eau. Les valeurs moyennes obtenues pour chaque profondeur sont : 3,9 ; 4,2 ; 4,1 ; 3,2 ; 2,6 ; 2,0 et 1,6  $\mu\text{g.l}^{-1}$  respectivement à 0 ; 2 ; 5 ; 10 ; 15 ; 20 m et au fond-1m).

Les variations saisonnières laissent apparaître, qu'en période printanière, les valeurs sont relativement élevées, la concentration maximale (8,4  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) étant obtenue lors du développement de la Diatomophycée *Cyclotella ocellata*.

En période estivale, les concentrations en chlorophylle a sont plus faibles et varient entre 0,6 et 4,7  $\mu\text{g.l}^{-1}$  avec 70,5 % des valeurs qui restent inférieures à 3  $\mu\text{g.l}^{-1}$ .

Au début de l'automne, les teneurs en chlorophylle a augmentent à nouveau en raison du développement de plusieurs espèces, et plus particulièrement, de *Dinobryon sertularia*. La concentration maximale enregistrée est alors de 8,0  $\mu\text{g.l}^{-1}$ .

Les concentrations en chlorophylle a ont été converties en terme de biomasse-carbone selon la formule:  $B \mu\text{gC.l}^{-1} = \text{chl.a} \times 30$ , en considérant que :

$C/chl.a = 30$  (RYTHER et coll., 1971 ; RIEMANN et coll., 1982 ; DESSERY et coll., 1984). Ainsi exprimées, les valeurs de biomasse - chl.a varient de 15,6 à 254,4  $\mu\text{g.C.l}^{-1}$ , la valeur moyenne, tous prélèvements confondus, étant de 96,9  $\mu\text{g.C.l}^{-1}$ .

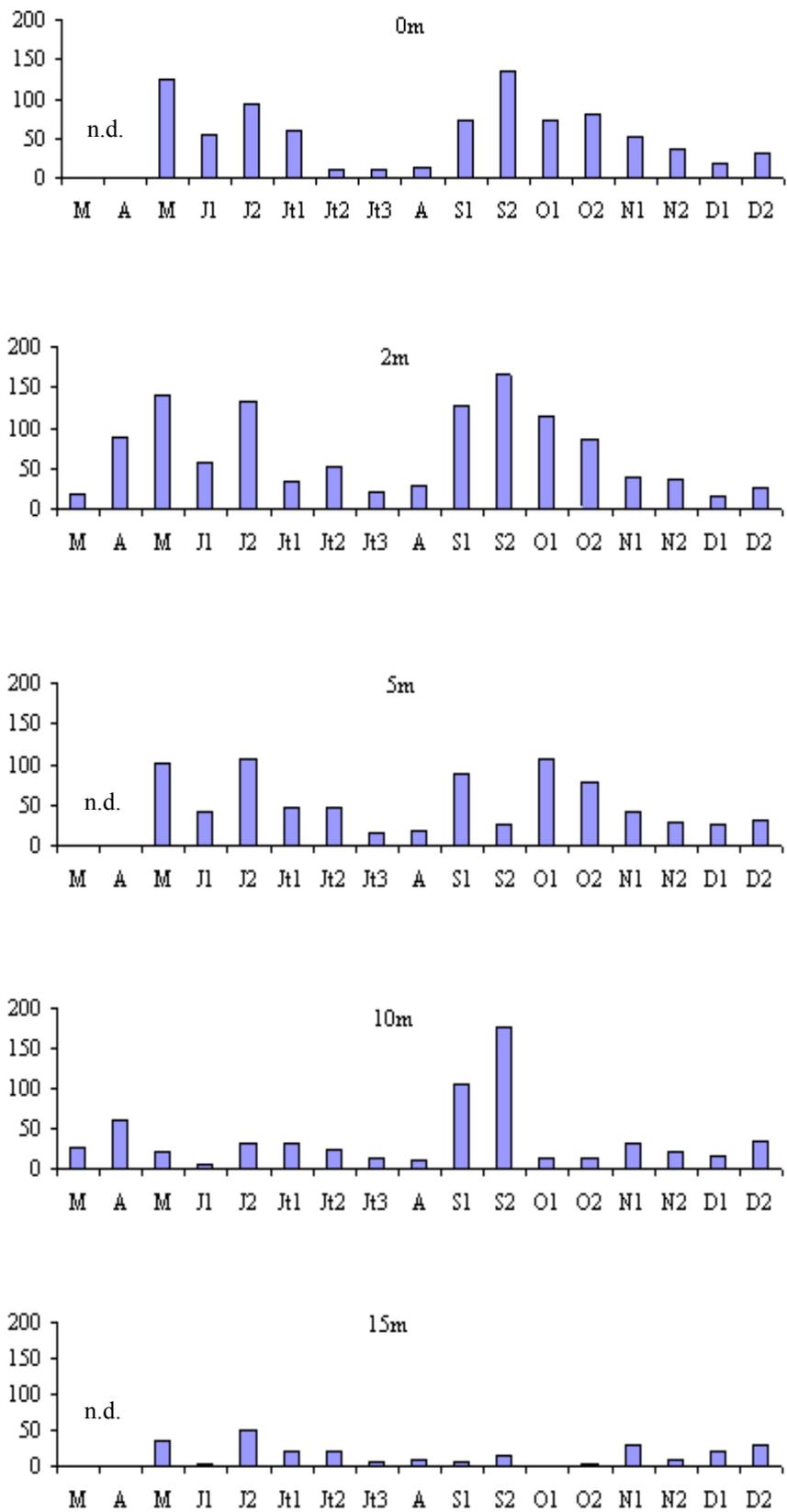


Fig. 26 - Variations spatio-temporelles de la biomasse phytoplanctonique issues des dénombrements cellulaires, aux profondeurs 0 ; 2 ; 5 ; 10 ; 15 ; 20 m et au fond-1m (en  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) pour l'année 1998.

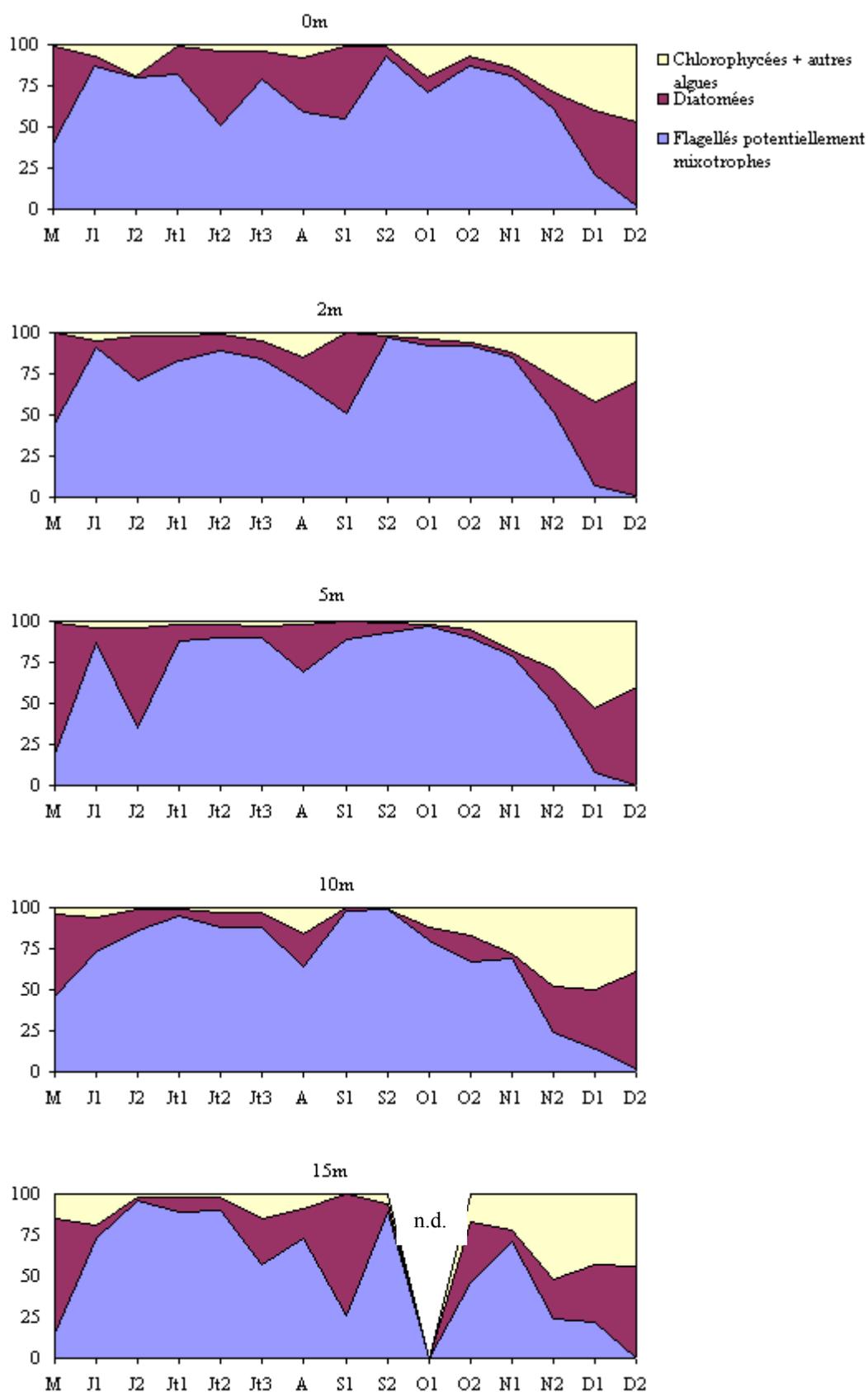


Fig. 27 - Variations spatio-temporelles de l'importance relative de la biomasse des flagellés potentiellement mixotrophes, des diatomées et des Chlorophycées + autres algues, exprimées en pourcentages de la biomasse phytoplanktonique totale pour l'année 1998.

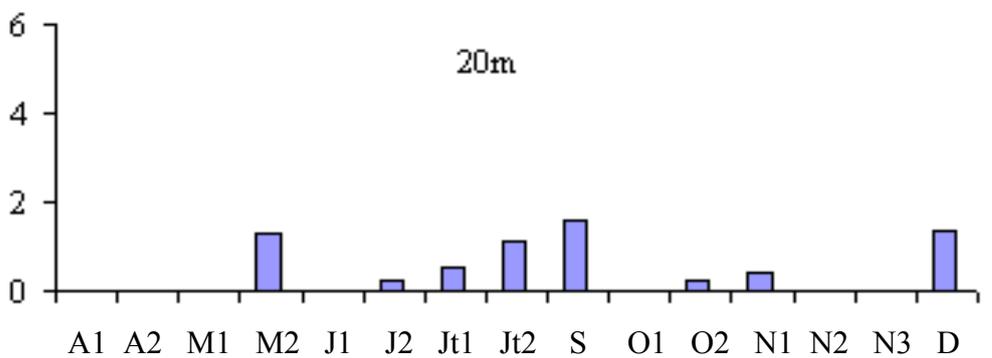
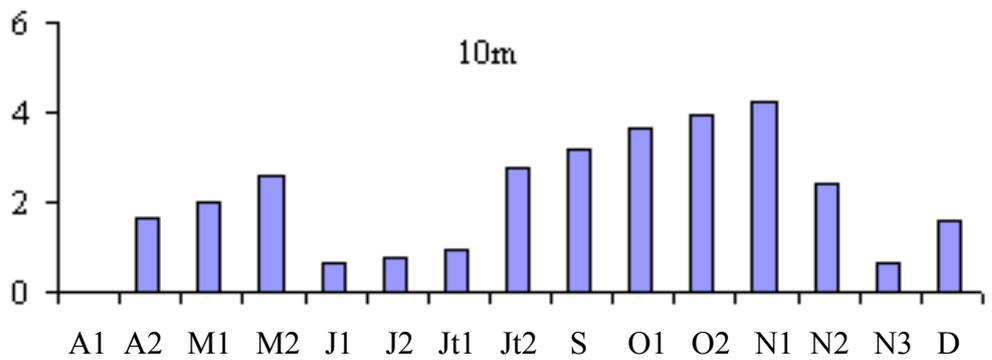
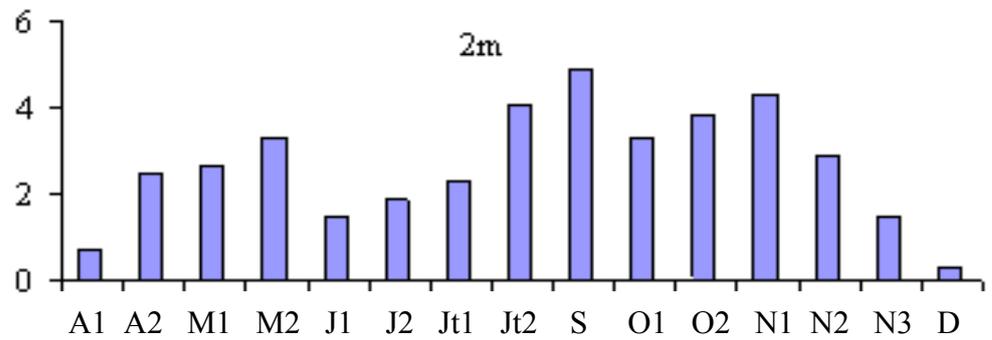


Fig. 28 - Variations spatio-temporelles des teneurs en chlorophylle a (µg.l<sup>-1</sup>) aux profondeurs 2; 10 et 20m pour l'année 1996.

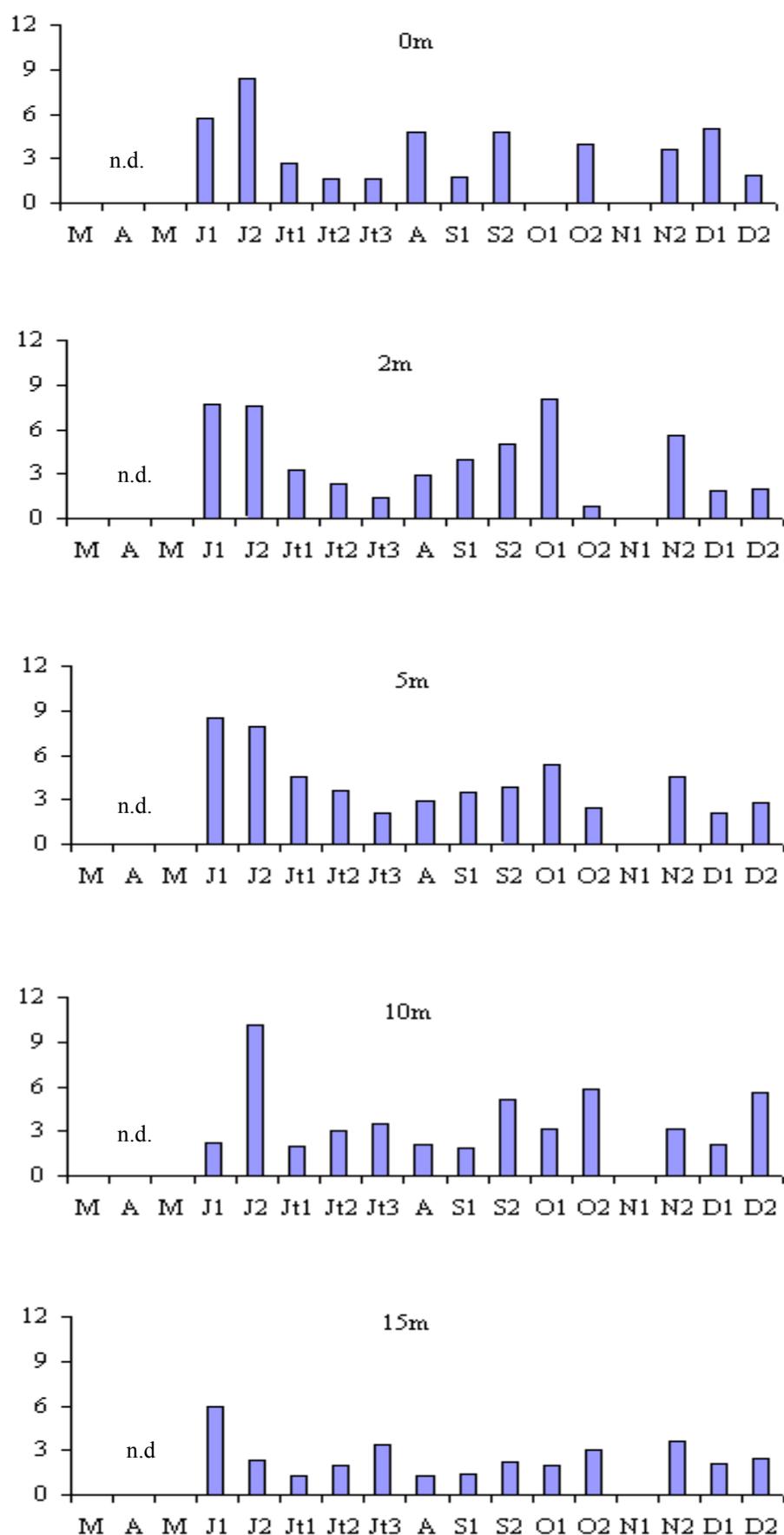


Fig. 29 - Variations spatio-temporelles de la concentration en chlorophylle *a* aux profondeurs 0 ; 2 ; 5 ; 10 et 15 (en  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) pour l'année 1996.

### **3 - Assimilation photosynthétique**

#### **\* Année 1996**

Les valeurs de l'assimilation photosynthétique estimées à partir du dosage de l'oxygène dissous sont très faibles et ont fluctué entre 0 et 0,26 mg d'oxygène par litre et par heure (Fig. 30). Les valeurs les plus élevées sont notées dans l'épilimnion (2m) et elles décroissent significativement au niveau du méta- et hypolimnion. Les valeurs moyennes obtenues par profondeur sont : 0,120 ; 0,030 et 0,008 mg.O<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>, respectivement à 2m, 10m et 20m.

#### **\* Année 1998**

L'assimilation photosynthétique, estimée à partir du titrage de l'oxygène dissous, a varié au cours de cette étude de 0 mgO<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> (à 10 et 15 m à différentes dates) à 1,3 mgO<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> (17 - 06 à 2 m) (Fig. 31). Généralement, les valeurs les plus élevées de la production primaire sont rencontrées à la profondeur 2 m puis près de la surface en relation avec l'abondance du phytoplancton et avec le phénomène de la photo-inhibition. Les valeurs de l'assimilation photosynthétique diminuent avec la profondeur parallèlement à la diminution de l'intensité lumineuse. Les valeurs moyennes obtenues par profondeur sont : 0,51 ; 0,65 ; 0,30 ; 0,02 et 0,002 mgO<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>, respectivement à 0 ; 2 ; 5 ; 10 et 15 m. Les variations saisonnières de la production primaire suivent généralement la même évolution que celles des densités phytoplanctoniques et font apparaître des valeurs élevées au printemps (valeur max. : 1,3 mgO<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>, valeur moyenne pour la zone 0-5m,  $m_{(0-5m)} = 0,71$  mgO<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>,  $\sigma = 0,35$  mgO<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>). Ces fortes activités sont à mettre en relation avec le développement de la population de la Diatomophycée *Cyclotella ocellata*. En période estivale, ces valeurs sont nettement plus faibles en relation avec une baisse de l'abondance phytoplanctonique dans toute la colonne d'eau

$(m_{(0-5m)} = 0,42 \text{ mgO}_2 \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \quad \sigma = 0.26 \text{ mgO}_2 \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1})$  (valeur max.:  $1,2 \text{ mgO}_2 \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ).

En

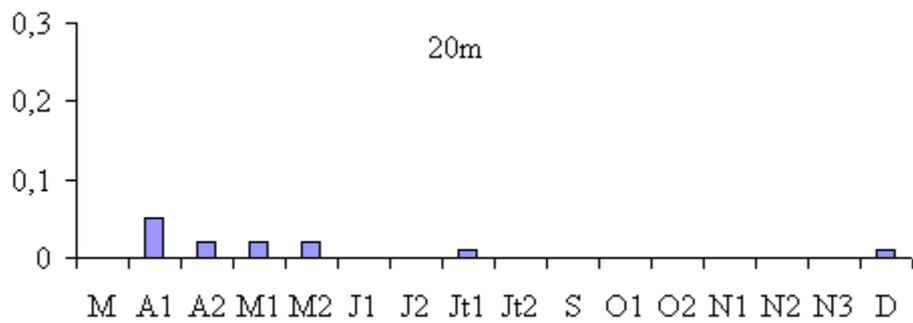
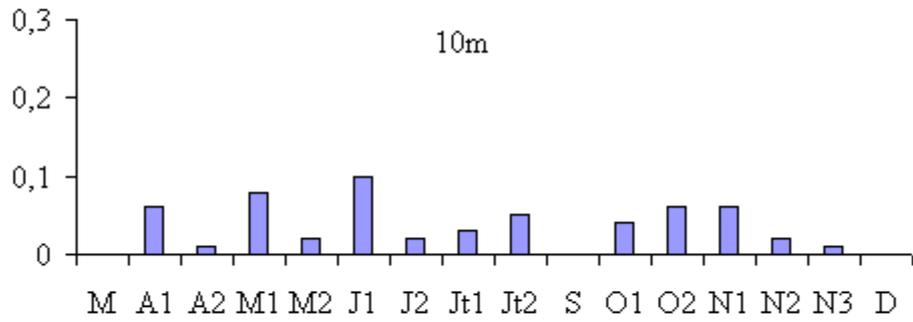
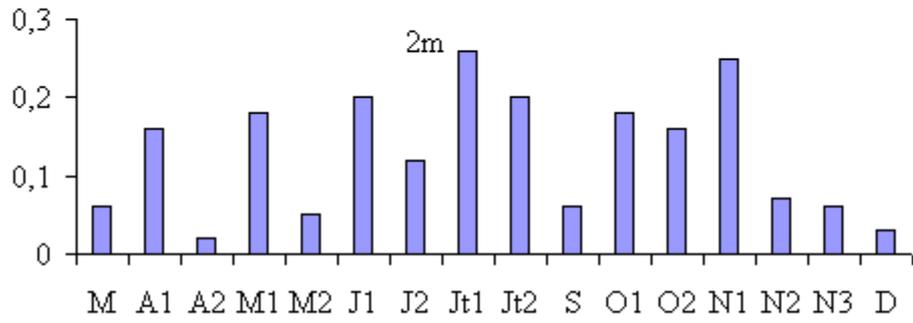


Fig. 30 - Variations spatio-temporelles de l'assimilation photosynthétique (mgO<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>) aux profondeurs 2, 10 et 20 m pour l'année 1996.

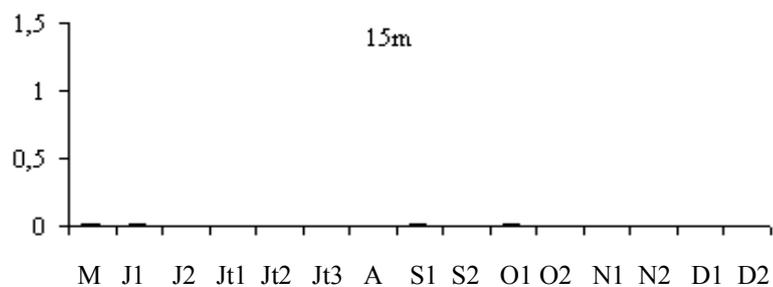
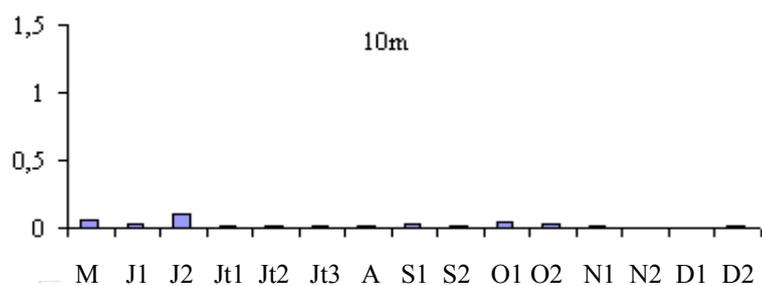
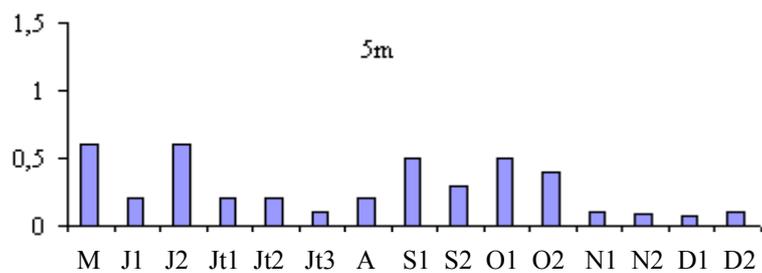
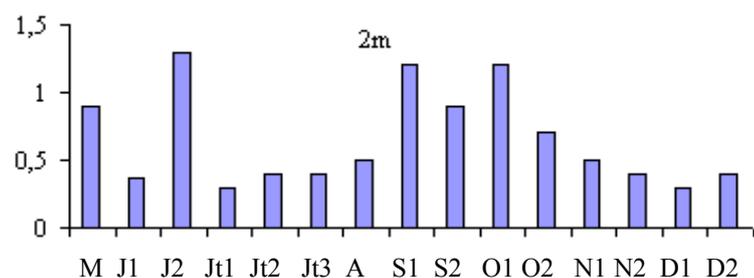
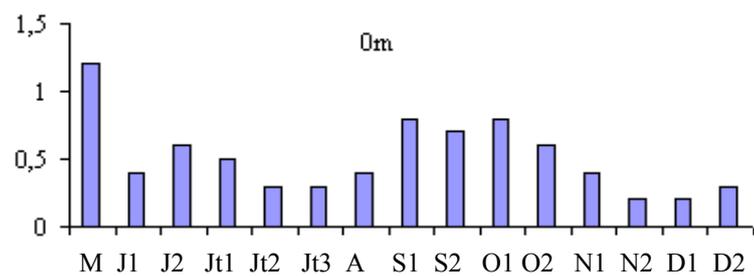


Fig. 31 - Variations spatio-temporelles de l'assimilation photosynthétique (mgO<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>) aux profondeurs 0 ; 2 ; 5 ; 10 et 15m pour l'année 1998.

fin d'été et début automne la production primaire augmente de nouveau de façon concomitante à l'augmentation de la densité phytoplanctonique. La communauté algale est alors composée notamment, de Chrysophycées (*Dinobryon sertularia*), de Cryptophycées (*Cryptomonas ovata*), de Dinophycées (*Peridinium sp.*, *Ceratium hirundinella*), de Chlorophycées (*Crucigenia sp.*, *Cosmarium reniforme*, *Ankistrodesmus falcatus*, *A. gelifactum*, *Oocystis lacustris*) et de Diatomophycées (*Cyclotella ocellata*). A la fin de l'étude, c'est à dire à la fin de la saison automnale, les valeurs de production primaire diminuent en raison de la baisse de la température et de l'énergie lumineuse et de la faible biomasse phytoplanctonique.

#### **4 - Assimilation hétérotrophe : phagotrophie des phytoflagellés (année 1998)**

Au cours de cette étude, les espèces d'algues ayant ingéré des microsphères appartiennent aux Chrysophycées (*Dinobryon sertularia* et *Dinobryon divergens*), aux Dinophycées (*Peridinium cinctum* et *Ceratium hirundinella*) et aux Cryptophycées (*Cryptomonas ovata*) (Tableau 6).

Le taux d'ingestion pour l'ensemble des espèces appartenant au genre *Dinobryon*, calculé à partir de l'assimilation des microbilles fluorescentes, varie de 0 à 14,2 « bactéries » par individu et par heure. Le taux d'ingestion de « bactéries » ne montre pas de variations significatives entre les profondeurs échantillonnées puisque les valeurs moyennes par profondeur sont, respectivement : 6,9 ; 6,7 et 6,4 « bactéries » par cellule de *Dinobryon* à 5, 10 et 15 m. Cependant, l'impact de prédation présente des variations importantes d'une profondeur à une autre puisqu'il est fonction de l'abondance des cellules de *Dinobryon*. En effet, l'impact de prédation lié à cette espèce varie au cours de cette étude de  $1,2 \times 10^4$  « bactéries ».l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> à 15 m à  $3,57 \times 10^6$  « bactéries ».l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>

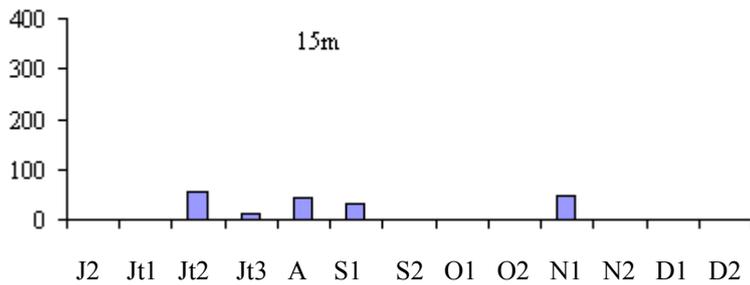
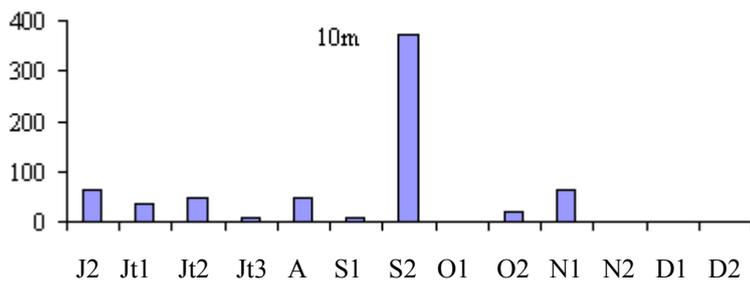
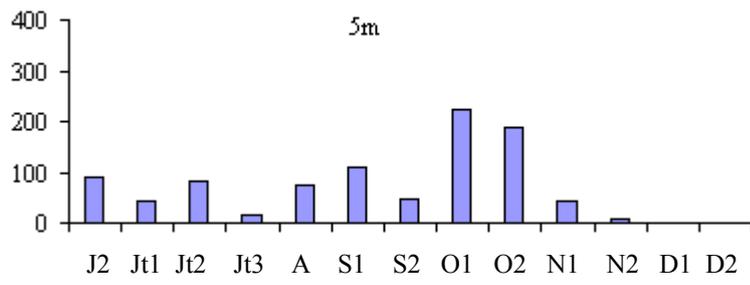


Fig. 32 - Variations spatio- temporelles de l'impact total de prédation des phytoflagellés mixotrophes (x10<sup>4</sup> bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>) aux profondeurs 5 ; 10 et 15m.

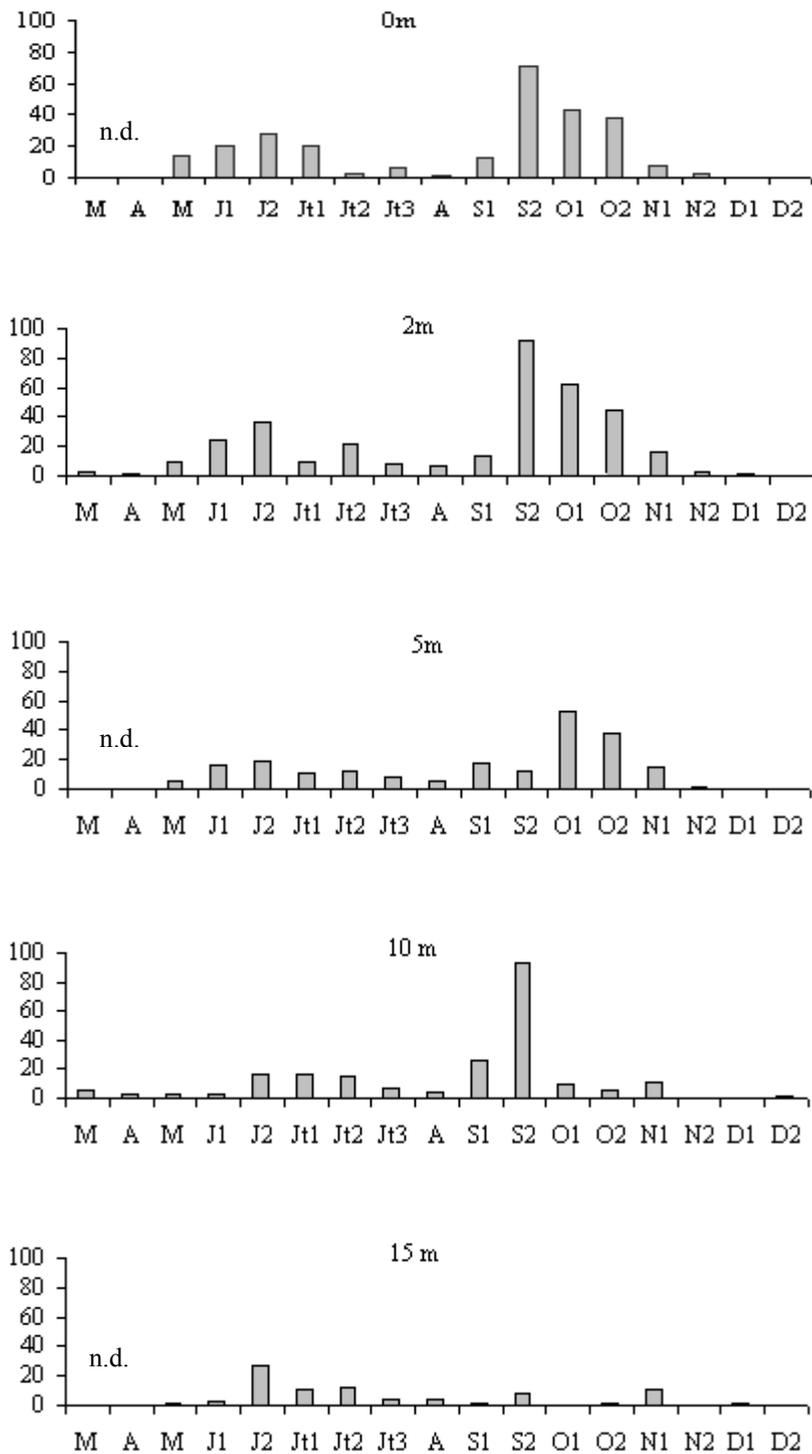


Fig. 33 - Variations spatio-temporelles de la densité totale des phytoflagellés mixotrophes aux profondeurs 0 ; 2 ; 5 ; 10 et 15 m ( $\times 10^4$ ).

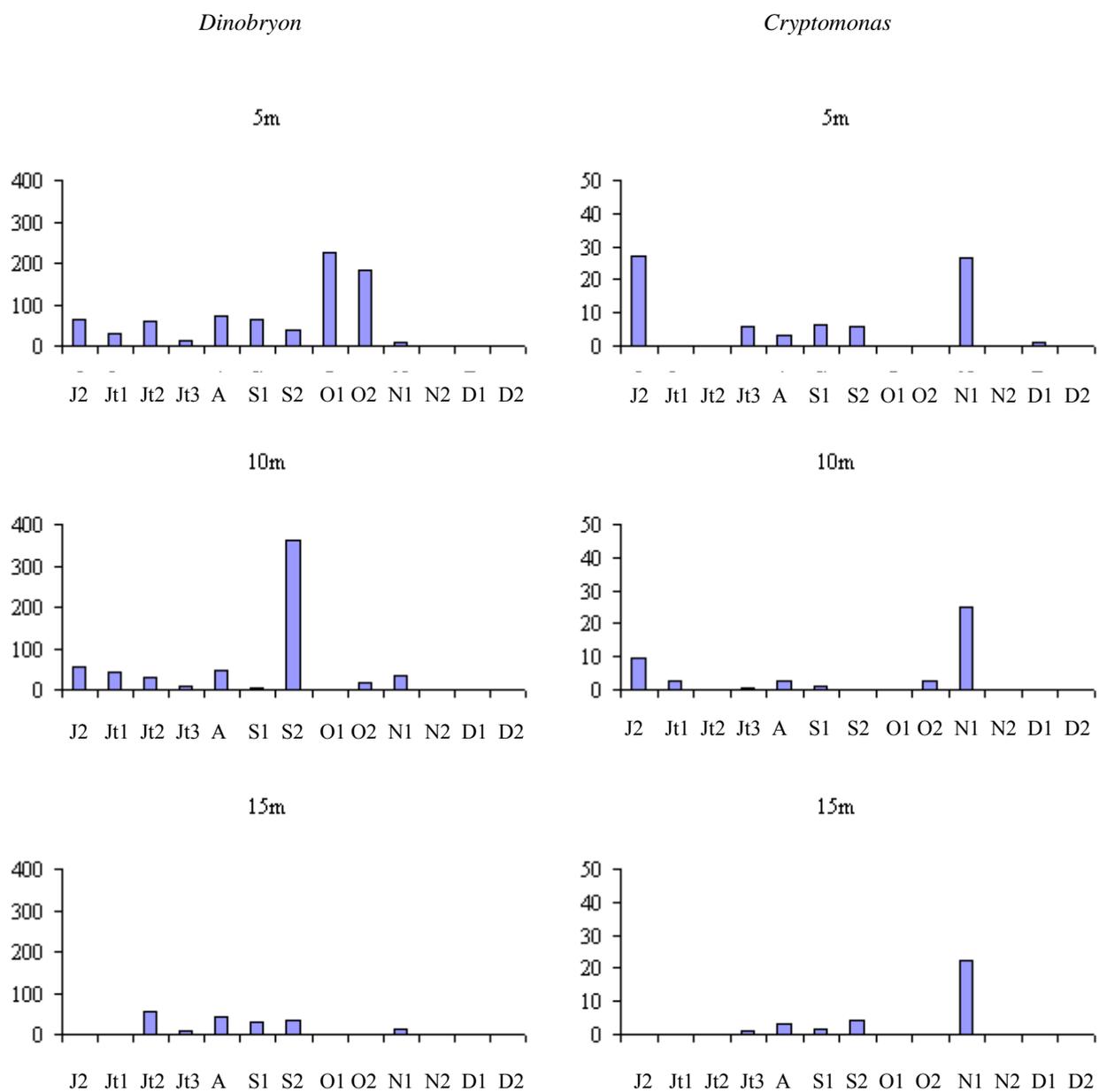


Fig. 34 - Variations spatio- temporelles de l'impact de prédation des espèces appartenant aux genres *Dinobryon* et *Cryptomonas* (x10<sup>4</sup> bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>) aux profondeurs 5 ; 10 et 15m.



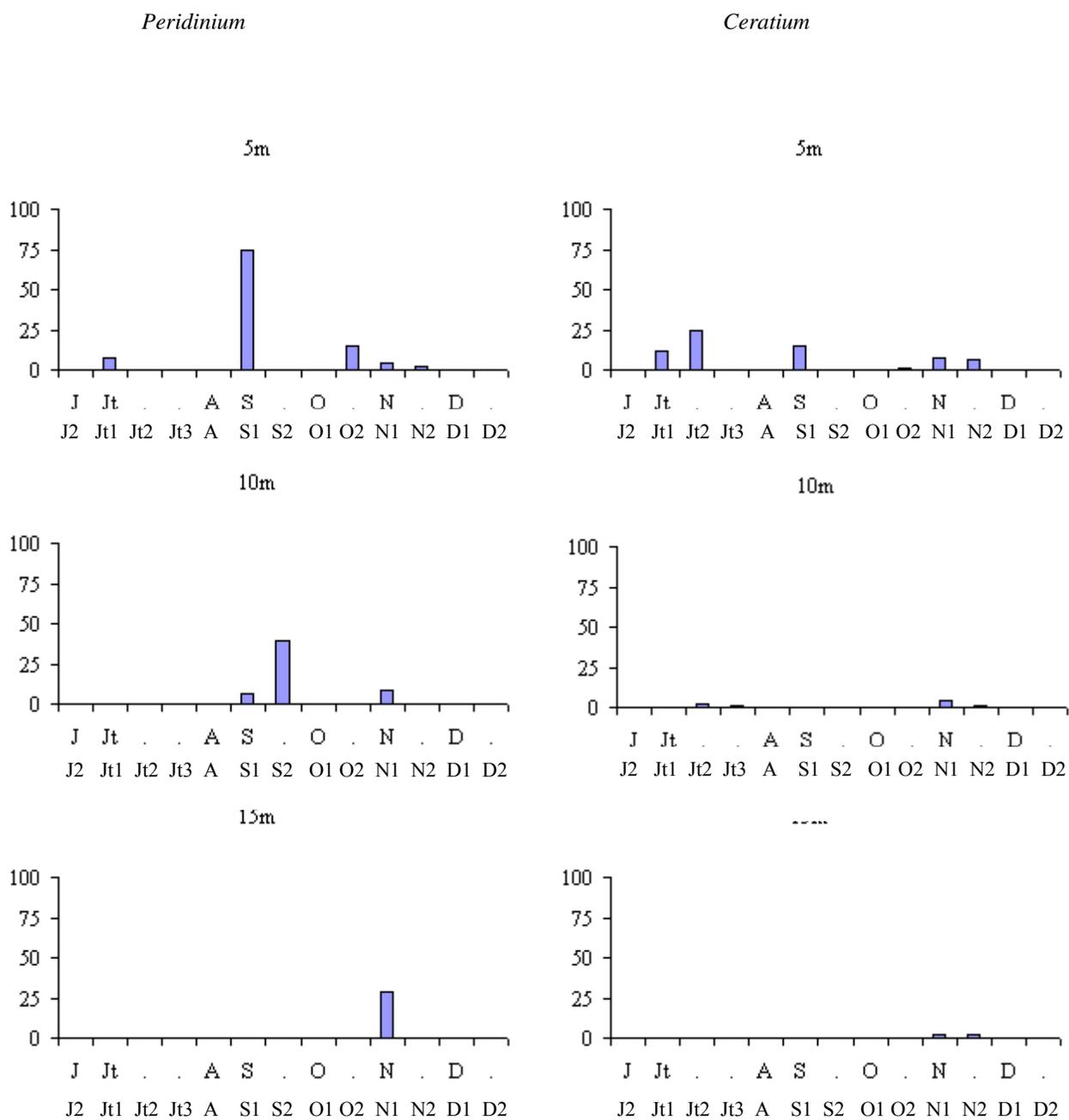


Fig. 35 - Variations spatio- temporelles de l'impact de prédation des espèces appartenant aux genres *Peridinium* et de *Ceratium* (x10<sup>4</sup> bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>) aux profondeurs 5 ; 10 et 15m.

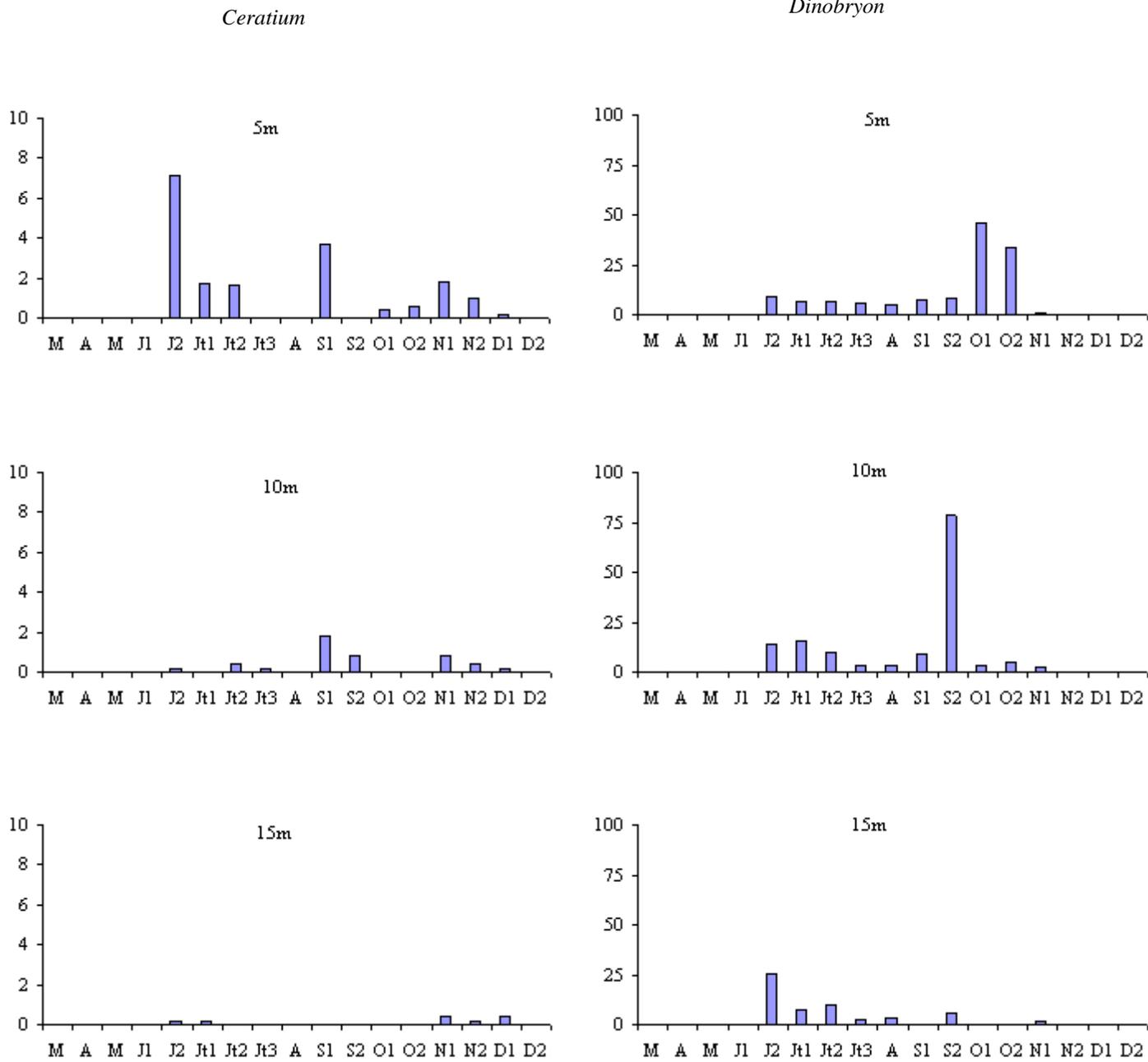


Fig. 36 - Variations spatio-temporelles de l'abondance des genres *Ceratium* et *Dinobryon*, aux profondeurs 5m ; 10m et 15m (x10<sup>4</sup> cellules.l<sup>-1</sup>)

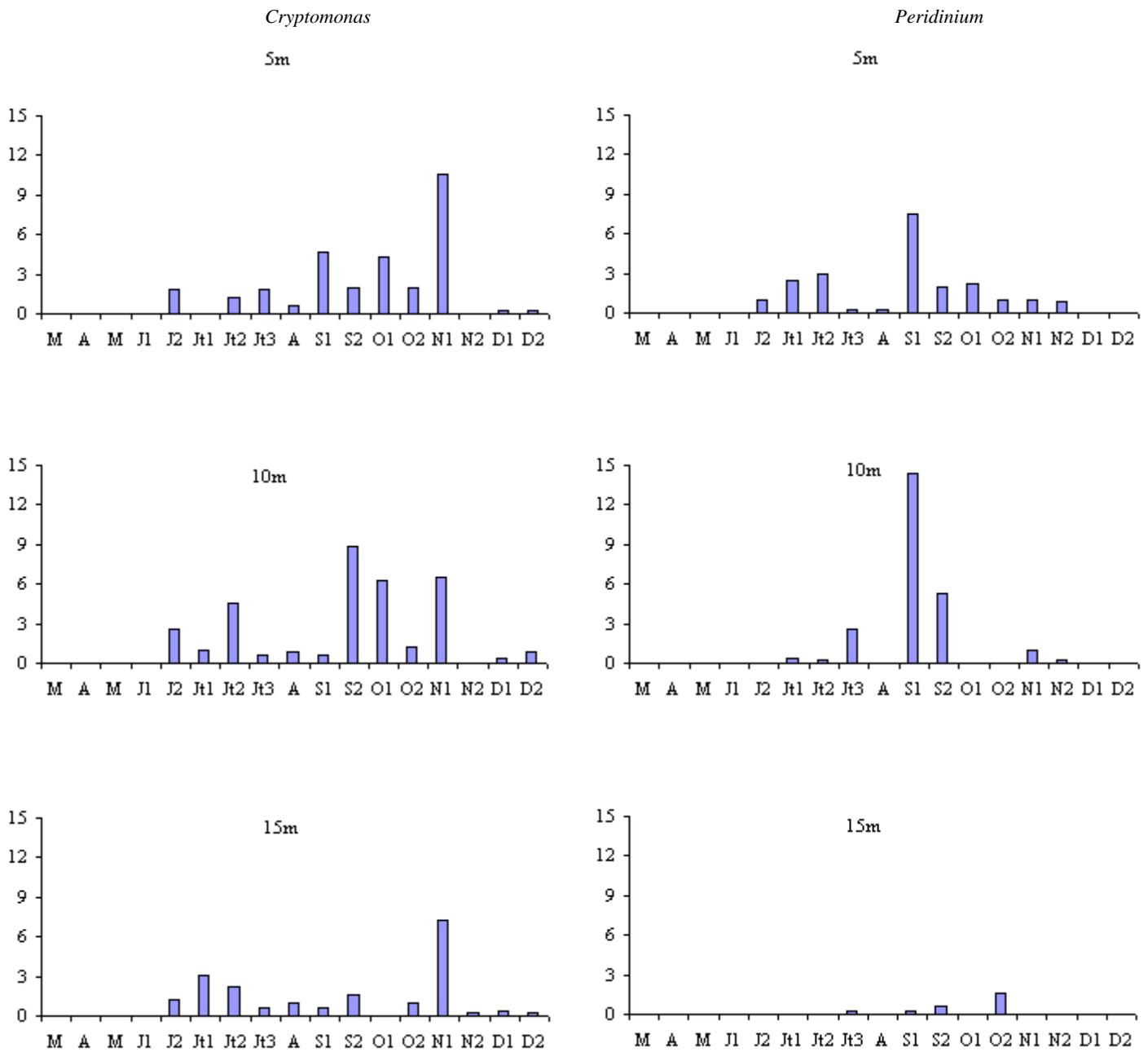


Fig. 37 - Variations spatio-temporelles de l'abondance des genres *Cryptomonas* et *Peridinium*, aux profondeurs 5m ; 10m et 15m ( $\times 10^4$  cellules.l<sup>-1</sup>)

à 10 m (Fig. 34). Cette dernière valeur est liée à une présence massive de *Dinobryon* à cette profondeur (10 m) (Fig. 36). Les valeurs moyennes obtenues par profondeur sont : 7,5 ; 6,5 et  $2,5 \times 10^5$  « bactéries ».l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>.

Le taux d'ingestion de *Cryptomonas* varie de 0 à 5,9 bactéries par individu.h<sup>-1</sup>. Les valeurs moyennes obtenues par profondeur sont 3,0 ; 2,2 et 1,9 respectivement à 5 ; 10 et 15 m. L'impact de prédation sur les « bactéries » de la Cryptophycée *Cryptomonas ovata* est relativement faible (Fig. 34) puisqu'il présente une valeur maximale de  $2,7 \times 10^5$  « bactéries ».l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> seulement. Les valeurs moyennes obtenues par profondeur sont : 9,5 ; 5,4 et  $4,7 \times 10^4$  « bactéries ».l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> respectivement à 5 ; 10 et 15 m. Le taux maximal d'ingestion des deux espèces de Dinophycées est de 25,8 « bactéries » par individu et par heure pour *Peridinium*, et de 45 « bactéries » par individu par heure pour *Ceratium*. L'impact maximale de prédation est de  $7,5 \times 10^5$  « bactéries ».l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> (valeur moyenne :  $1,3 \times 10^5$  « bactéries ».l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>) pour *Peridinium* et de  $2,4 \times 10^5$  « bactéries ».l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> pour *Ceratium* (valeur moyenne:  $1,3 \times 10^5$  « bactéries ».l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>).

Les taux de clearance ont également été calculés. Ils ont varié de 0 à 11,88 nl par individu.h<sup>-1</sup> pour *Dinobryon*, de 0 à 9,62 nl par individu.h<sup>-1</sup>, pour *Peridinium*, de 0 à 7,47 nl par individu.h<sup>-1</sup> pour *Ceratium* et de 0 à 3,46 nl par individu.h<sup>-1</sup> pour *Cryptomonas*. Les valeurs moyennes obtenues par profondeur sont présentées dans le tableau n° 6.

L'impact de prédation liée à la communauté phytoplanctonique mixotrophe totale a varié de  $0,1 \times 10^5$  bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> à  $37,2 \times 10^5$  bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> (22 - 9 à 10 m) (Fig. 32). Cette dernière valeur coïncide avec un développement massif de *Dinobryon sertularia* (Fig. 36). L'impact de prédation des phytoflagellés mixotrophes sur la communauté bactérienne est principalement limité à la période estivale durant le développement de cette

communauté mixotrophe. En période automnale, l'impact de prédation est pratiquement nul.

Genre	Taux de clearance						Taux d'ingestion spécifique					
	5m		10m		15m		5m		10m		15m	
	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$
Dinobr	1,58	1,1	2,55	2,5	2,91	3,6	6,9	3,1	6,7	4,8	6,4	3,6
<i>Peridinium</i>	3,17	3,1	2,15	1,4	2,04	2,0	11,0	2,6	10,5	3,2	4,1	1,8
<i>Ceratium</i>	4,09	1,7	3,28	0,8	4,08	2,8	19,5	12,6	14,4	3,3	21,0	6,0
<i>Cryptomonas</i>	0,82	0,5	0,79	0,5	1,11	1,1	3,0	1,7	2,2	1,2	1,9	1,3

Tab. 6 - Valeurs moyennes des taux de clearance (nl par individu.h<sup>-1</sup>) et des taux d'ingestion spécifiques (bactéries.individu.<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>) aux profondeurs 5 ; 10 et 15m.

Les valeurs moyennes obtenues par profondeur sont élevées à 5 m ( $7,7 \times 10^5$  bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>) et à 10 m ( $6,7 \times 10^5$  bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>) et significativement plus faibles à 15 m ( $2,7 \times 10^5$  bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>).

## DISCUSSION

### A - Année 1996

Au terme de cette étude, il apparaît que c'est en période estivale et au début de la période automnale, alors que la température des eaux est la plus élevée, que la densité bactérienne est forte. Les abondances bactériennes les plus élevées sont enregistrées au niveau de l'épilimnion. Il a pu être montré, soit par expérimentation, soit par observation de co-variations, que divers facteurs environnementaux sont capables d'influencer la dynamique du bactérioplancton. Les principaux facteurs susceptibles de réguler l'abondance et la production bactériennes des milieux aquatiques sont la température, les ressources, la prédation et la lyse virale (RIVKIN & ANDERSON, 1997). Il existe d'autres processus de pertes comme la sédimentation (PEDROS-ALIO & BROCK, 1983), l'autolyse (SERVAIS et coll., 1985), la mortalité par interactions cellulopathiques, mais ceux-ci sont généralement considérés comme mineurs (AMBLARD et coll., 1998). Une corrélation linéaire positive entre activité bactérienne et température a été rapportée par de nombreux auteurs (KATO 1985, ALEYA et coll., 1988). L'examen des données statistiques montre qu'il existe, pour notre étude une relation linéaire positive entre abondance bactérienne et température et plus particulièrement aux niveaux 2m et 10m. ( $r_1 = 0,531$ ,  $r_2 = 0,622$ , respectivement à 2m et 10m, corrélations significatives au seuil de confiance 5 % pour 14 d.d.l.).

Le traitement statistique des résultats montre qu'il existe une corrélation positive entre la densité phytoplanctonique et la densité bactérienne ( $r_1 = 0,623$  et  $r_2 = 0,504$  respectivement à 2m et 10m, coefficients de corrélation significatifs au seuil de confiance 5 % pour 14 d.d.l.). Ces résultats sont étayés par ceux rapportés par différents auteurs (AIZAKI et coll., 1988 ; BIRD & KALFF, 1984 ;

COLE et coll., 1988 ; ROBARTS, 1988 ; JUGNIA, 1999) selon lesquels dans les milieux aquatiques, une relation étroite entre bactérioplancton et phytoplancton est souvent rapportée avec des pics de biomasse et d'activité bactériennes qui coïncident ou suivent ceux de la biomasse et de l'activité phytoplanctoniques. Ceci suggère, généralement, que l'activité bactérienne est dépendante des substances organiques dissoutes issues de l'excrétion d'organismes autotrophes (SELL & OVERBECK, 1992, MAURIN, et coll., 1997).

L'étude de la structure de la communauté phytoplanctonique laisse apparaître une prédominance de la Diatomée *Cyclotella ocellata* qui a constitué, selon les prélèvements entre 10 et 90 % de la densité phytoplanctonique (Fig. 23). A côté de cette espèce dominante, nous avons attaché une importance particulière à la présence dans notre milieu d'algues flagellées qui sont selon la littérature, potentiellement phagotrophes. Ces microalgues flagellées appartiennent à la classe des Chrysophytes (*Dinobryon sertularia*, *Dinobryon divergens*), à la classe des Cryptophytes (*Cryptomonas ovata*, *C. caudata*) et à la classe des Dinophytes (*Peridinium cinctum*, *Ceratium hirundinella*, *Peridiniopsis elpatiezowskyi*). Nous nous sommes intéressés à la comparaison de l'évolution des abondances de ces algues et des fluctuations des densités bactériennes (Fig. 38). Il en ressort qu'avec l'apparition de ces algues, la prolifération bactérienne est ralentie. En effet, les courbes de l'abondance bactérienne montrent une phase de croissance qui s'étend du mois de mars jusqu'au début du mois de juillet. Les valeurs de densité bactérienne varient alors entre  $2,3 \times 10^6$  et  $7,6 \times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup> (M =  $4,6 \times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup>) (Tab. 7). En cette période, la communauté phytoplanctonique potentiellement phagotrophe est faiblement représentée, et la Diatomée centrique, *Cyclotella ocellata*, constitue l'essentiel de ce peuplement (90%) (Fig. 23). Pendant la période estivale et automnale, la

densité bactérienne se stabilise alors que se développent les microalgues flagellées potentiellement phagotrophes (Fig. 38). En période hivernale, les densités bactériennes et algales chutent en réponse à la baisse des températures.

Généralement, dans les écosystèmes aquatiques, peu de changements de la densité du bactérioplancton sont observés malgré un temps de dédoublement très faible de l'ordre de quelques jours seulement (HOBBIE, 1979 ; SCAVIA & LAIRD, 1978 ; SANDERS et coll., 1989). La raison de la stabilité de la densité des populations bactérienne est attribuée, notamment, à l'activité bactéricide d'organismes appartenant à différents rangs taxonomiques (BIRD & KALFF, 1984 ; SHERR, 1986 a, b ; SANDERS et coll., 1989). Les microalgues flagellées ont été classées par plusieurs auteurs parmi les organismes potentiellement phagotrophes (PORTER et coll., 1985 ; SANDERS et coll., 1985 ; PORTER 1987). En effet, sous des conditions de limitation de lumière, au niveau du métalimnion, *Dinobryon* peut obtenir jusqu'à 50 % de ses besoins en carbone par prédation sur les bactéries (BIRD & KALFF, 1986). Dans le lac Menphremagog, ces mêmes auteurs ont montré que *Dinobryon* élimine, dans la colonne d'eau, plus de bactéries que l'ensemble de la communauté zooplanctonique (crustacées, rotifères et ciliés). Ces algues présentent un avantage compétitif pour l'utilisation de la matière organique particulaire et sont capables de se maintenir à des niveaux de profondeur où la photosynthèse reste insuffisante pour subvenir à leurs besoins en carbone et en énergie (SANDERS & PORTER, 1988 ; AMBLARD, 1991 ; SANDERS, 1991 ; JONES, 1994).

A la lumière de ces résultats, nous avons jugé nécessaire de mener une étude complémentaire expérimentale pour infirmer ou confirmer l'hypothèse concernant l'importance des processus de phagotrophie algale sur la communauté bactérienne dans cette retenue de barrage.

		Abondance bactérienne		Densité des espèces phytoplanctoniques mixotrophes potentielles	
		m	$\sigma$	m	$\sigma$
De mars à mi-juillet	2m	5,3	1,5	8,3	7,1
	10m	4,7	1,6	6,8	9,7
	20m	3,9	0,8	1,6	1,3
de fin juillet à mi-novembre	2m	7,8	0,2	16,6	6,2
	10m	6,2	0,4	26,3	15,8
	20m	4,9	0,6	1,5	1,7
de fin novembre à mi-décembre	2m	5,9	0,9	6,1	1,6
	10m	4,6	0,6	5,0	2,7
	20m	5,2	0,1	0,9	0,4

Tab. 7 - Valeurs moyennes des abondances bactériennes ( $\times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup>) et des phytoflagellés potentiellement mixotrophes ( $\times 10^4$  cellules.l<sup>-1</sup>) à différentes périodes de l'étude.

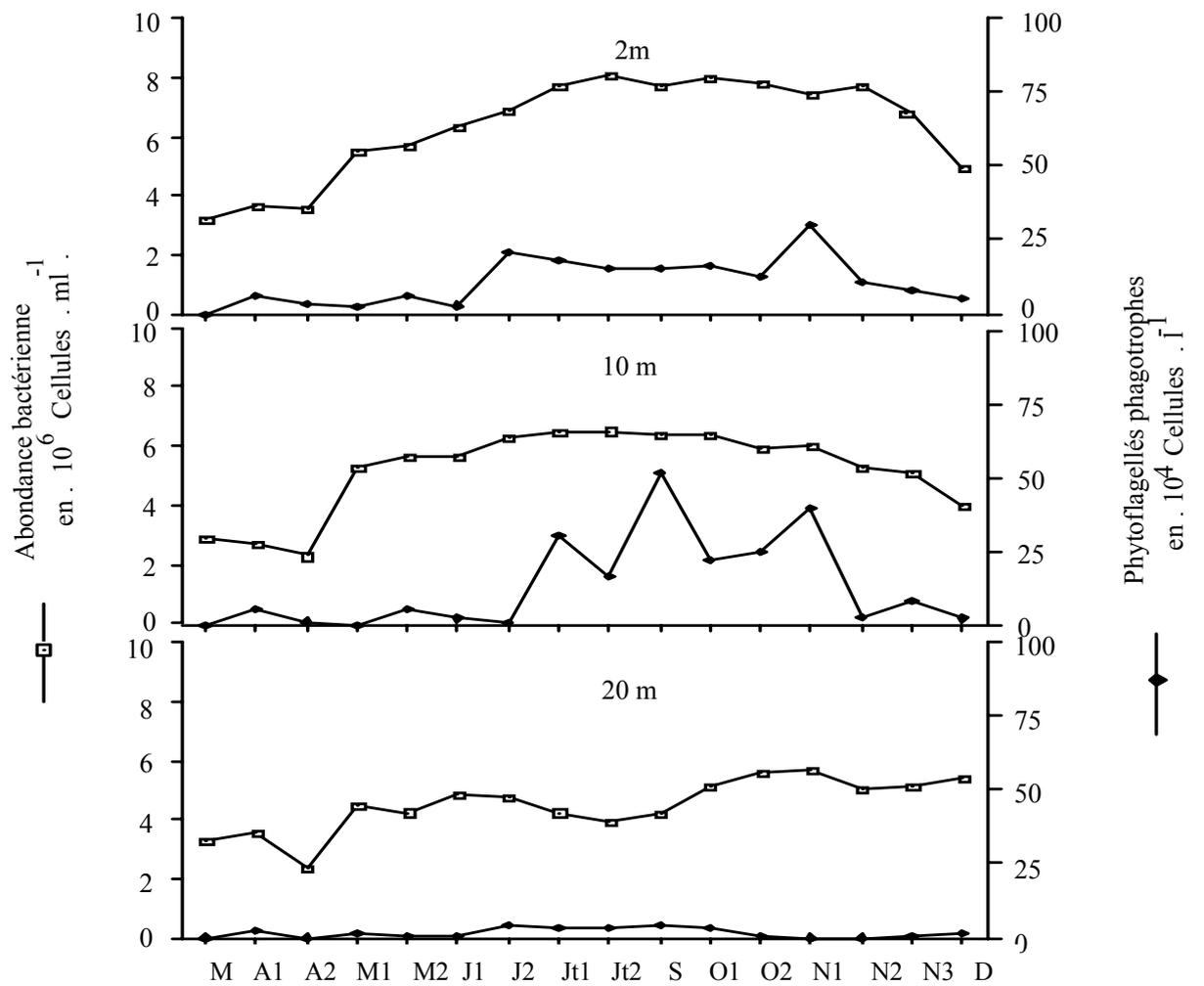


Fig. 38 - Variations saisonnières des abondances bactériennes et des phytoflagellés potentiellement phagotrophes.

## B - Année 1998

### 1 - Communauté bactérienne hétérotrophe

Les densités bactériennes hétérotrophes enregistrées au cours de cette étude sont élevées ( $M = 4,8 \times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup>) par rapport à celles rapportées pour différents milieux de nature mésotrophe (BIRD & KALFF, 1984 ; SIMEK & STRASKRABOVA, 1992 ; AMBLARD et coll., 1993; CARRIAS et coll., 1998). La communauté bactérienne hétérotrophe est essentiellement composée de bactéries libres qui constituent, en moyenne, selon la profondeur considérée entre 80 et 88% de la densité bactérienne hétérotrophe totale. L'importance relative de la biomasse bactérienne par rapport à la biomasse phytoplanctonique augmente avec la profondeur, puisque, en moyenne, la biomasse bactérienne représente 3,8% ; 8,6% ; 9,1% ; 24,4% et 35,8% de la biomasse phytoplanctonique respectivement à 0, 2, 5, 10 et 15 m.

Les densités bactériennes sont relativement élevées au début de l'étude et coïncident avec le début de la mise en place de la stratification thermique et avec le développement de la population de la Diatomophycée *Cyclotella ocellata*. Cette dernière espèce constitue, en effet, à cette période jusqu'à 98% de la biomasse phytoplanctonique totale (Fig. 25). Les excréments phytoplanctoniques sont considérés comme la principale source de substrat pour le développement bactérien en milieu pélagique (GÜDE, 1989 ; WEISSE et coll., 1990 ; PACE et coll., 1990).

Conformément à différents travaux réalisés en milieux lacustres (GÜDE et coll., 1989 ; WEISSE et coll., 1990 ; PACE et coll., 1990), le début de la période estivale est marqué par une nette diminution des densités bactériennes. Cette baisse coïncide avec une augmentation de la transparence des eaux (2,5m au mois de juillet). La prédation des protistes flagellés hétérotrophes épiphytes et des cladocères, notamment les daphnies, serait alors le facteur principal de la diminution de l'abondance bactérienne à cette époque (CARRIAS, 1996). Au

lac de Constance, GÜDE (1988) a pu montrer que près de 90 % de la production bactérienne est consommée par les daphnies au cours de la phase dite des «eaux claires ». A la fin de la période estivale et au début de la période automnale, on note une faible augmentation des densités bactériennes dont la valeur moyenne ( $M = 4,8 \times 10^6$  cellules. ml<sup>-1</sup>) est inférieure à celle enregistrée en période printanière ( $M = 5,8 \times 10^6$  cellules.ml<sup>-1</sup>). Cette différence est à mettre en relation avec la baisse des températures et la nature du peuplement phytoplanctonique largement dominé par la Chrysophycée *Dinobryon sertularia* qui représente jusqu'à 70% de la densité phytoplanctonique totale à 10 m en septembre alors que l'activité photosynthétique est très faible. Cette espèce est accompagnée de Dinophycées (*Peridinium cinctum*, *Ceratium hirundinella*) et de Cryptophycées (*Cryptomonas ovata*).

#### 2 - Communauté picoplanctonique autotrophe

La densité du peuplement picoplanctonique autotrophe procaryote (0 à  $10,6 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>,  $M = 1,7 \times 10^4 \pm 2,4 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>) est comparable a celle rapportée dans de nombreux systèmes lacustres de nature oligotrophe ou oligo-mésotrophe (Tab. 8). En effet, CARRIAS (1996) a rapporté des densités variant de 0,4 à  $10,7 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup> au lac Pavin, lac oligo-mésotrophe. Des abondances de même ordre de grandeur (comprises entre 0,8 et  $10,5 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>) ont été rapportées par STOCKNER et SHORTREED (1991) pour 13 lacs oligotrophes de la Colombie britannique et des territoires du Yukon. Dans les milieux mésotrophes et eutrophes l'abondance du picoplancton autotrophe est beaucoup plus élevée (e.g. VÖROS et coll., 1991 ; SIME-NGANDO, 1996) (Tab. 8).

Contrairement aux résultats rapportés par SIME NGANDO (1995) pour un lac eutrophe, le lac d'Aydat et par CARRIAS (1996) pour un lac oligo-mésotrophe, le lac Pavin, la communauté picoplanctonique de la retenue de barrage Allal El Fassi, est exclusivement procaryote et donc composée d'un

seul type de cellules de cyanobactéries dont les caractéristiques de divisions successives permettent de les classer dans le genre *Synechococcus*. Ainsi, aucune cellule picoplanctonique eucaryote n'a été dénombrée. Selon ces derniers auteurs, le picoplancton autotrophe eucaryote représente en moyenne 38 % de l'abondance totale du picoplancton autotrophe. En outre, les cellules du type *Chlorella* dominant très largement (80 % de l'abondance) le picoplancton autotrophe de la zone hypereutrophe du lac Balton (VÖRÖS et coll., 1991). Cependant, nos résultats semblent être en accord avec ceux rapportés par de nombreux auteurs (CARON et coll., 1985 ; HARDLY et coll., 1986 ; NAGATA, 1986 ; PICK & CARON, 1987 ; WEISSE, 1988 ; KENNAWAY & EDWAEDS, 1989 ; VÖRÖS & coll., 1991) qui constatent que les picocyanobactéries dominant très largement la communauté picoplanctonique autotrophe quel que soit le statut trophique des milieux. Par ailleurs, comme l'ont souligné FAHNENSTIEL et coll. (1991), la rareté et l'incertitude qualitative concernant le picoplancton autotrophe eucaryote lacustre, seraient liées à des problèmes méthodologiques.

Les variations spatio-temporelles de l'abondance du picoplancton autotrophe font apparaître un développement important en période estivale (densité maximale =  $10,6 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>, M =  $3,0 \times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>). La nette diminution, enregistrée à la fin du mois de juillet, de l'abondance des picocyanobactéries coïncide avec les faibles densités des bactéries hétérotrophes et des algues nano- et microplanctoniques. Cette baisse pourrait être expliquée par un fort développement de la communauté zooplanctonique qui par son activité de prédation contribue à la « clarification » des eaux. Malheureusement, aucune étude n'a été effectuée parallèlement à la notre concernant la communauté zooplanctonique pour valider notre hypothèse. Cependant, les résultats de JABARI (1998) et BOUHADDIOUI (1997), obtenus lors d'une étude annuelle menée sur cette retenue de barrage et de

Derraz (2002) semble étayer notre thèse. Un constat similaire a pu être fait dans

	<b>minimale</b>	<b>Densités maximales</b>	<b>moyenne</b>	<b>références</b>
<b>Milieus oligotrophes</b>				
Lac Pavin	0,4	10,7	3,8	Carrias, 1996.
Lac de Colombie britannique	0,8	10,5		Stockner & Shortreed, 1991.
Lac Huron		12,1	4,3	Fahnenstiel & Carrick, 1992.
Lac Michigan		22,6	6,0	Fahnenstiel & Carrick, 1992.
Lac Wakatipu		10,8		Burns & Stockner, 1991.
Lac Anau		22,6		Burns & Stockner, 1991.
La Manapouri		27,0		Burns & Stockner, 1991.
<b>Milieus eutrophes et mésotrophes</b>		> 100		Happey-Wood, 1991. Vörös et coll., 1991. Simé-Ngando, 1995.

Tab. 8 – Densités minimales, maximales et moyennes de la communauté picoplanctonique autotrophe dans des milieux de niveau trophique différent ( $\times 10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>).

un milieu oligomésotrophe, le lac Pavin (CARRIAS, 1996), le développement du zooplancton métazoaire affectant également les protistes flagellés hétérotrophes et les ciliés. D'après cet auteur, la prédation des métazoaires est probablement très importante à cette période de l'année et affecte la totalité des microorganismes de la boucle microbienne. Les picocyanobactéries constitueraient une part non négligeable, au moins à certaines périodes de l'année, des proies des protistes flagellés et ciliés (SHERR et coll., 1991 ; FAHNENSTIEL et coll., 1991 ; SIMEK et coll., 1991 ; CARRIAS, 1996).

Enfin, à côté de la prédation des protistes et des métazoaires, la température apparaît comme un facteur essentiel intervenant dans le contrôle de l'abondance du picoplancton autotrophe procaryote en l'occurrence des picocyanobactéries (CARRIAS, 1996).

L'étude statistique montre qu'il existe une relation linéaire positive hautement significative entre la densité des picocyanobactéries et la température notamment aux profondeurs 5 et 10m ( $r_1 = 0,808$  et  $r_2 = 0,643$  respectivement à 5 et 10m pour 14 d.d.l. au seuil de confiance 1%). De plus l'examen de l'analyse statistique semble indiquer une relation trophique entre les phytoflagellés mixotrophes et les picocyanobactéries. En effet, les abondances de ces deux groupes sont corrélées par une relation linéaire négative et ce quelle que soit la profondeur considérée (Tab. 9). De plus, si l'on considère les densités des différentes espèces de phytoflagellés mixotrophes, les abondances de *Ceratium*, *Peridinium* et *Cryptomonas* sont liées aux densités des picocyanobactéries par une relation linéaire négative (Tab. 9).

### 3 - Communauté nano- et microphytoplanctonique

Au niveau du peuplement nano- et microphytoplanctonique, la densité enregistrée ( $0,3$  à  $2,8 \times 10^6$  cellules.l<sup>-1</sup>) est nettement plus faible que celles enregistrées durant la première campagne de prélèvements ( $0,4$  à  $64,0 \times 10^6$  cellules.l<sup>-1</sup>) et au cours des années précédentes ( $0,2$  à  $9,3 \times 10^6$  cellules.l<sup>-1</sup> entre 1994 et 1995) (BOUHADDIOUI, 1997). On note une prédominance de l'espèce *Cyclotella ocellata* qui constitue, en moyenne, entre 42 et 56% de l'abondance et entre 23 et 29% de la biomasse phytoplanctonique totale (Tab. 5). La communauté phytoplanctonique printanière est composée essentiellement de Diatomophycées dont *Cyclotella ocellata* constitue, en moyenne plus de 60% de l'abondance et plus de 37% de la biomasse phytoplanctonique totale. Cette espèce est accompagnée de Cryptophycées (*Cryptomonas ovata*), de Dinophycées (*Peridinium cinctum*, *Ceratium hirundinella*), de Chrysophycées (*Dinobryon sertularia* et *D. divergens*) et de quelques espèces de Chlorophycées (*Oocystis*, *Ankistrodesmus*). Comme nous l'avons précisé pour les communautés bactérienne hétérotrophe et picoplanctonique procaryote, la période estivale, a été marquée par une baisse des densités et des biomasses phytoplanctoniques sans que la composition spécifique du phytoplancton soit très affectée.

En automne, le peuplement phytoplanctonique est composé de la Chrysophycée *Dinobryon sertularia* qui a constitué, selon les prélèvements, jusqu'à 76% de l'abondance et 90% de la biomasse phytoplanctonique totale, de Cryptophycée (*Cryptomonas ovata*), de Dinophycées (*Peridinium*, *Ceratium hirundinella*), de Chlorophycées (*Crucigenia*, *Cosmarium reniforme*, *Ankistrodesmus falcatus*, *A. gelifactum*, *Oocystis*) et de Diatomées dont *Cyclotella ocellata*. Par ailleurs, comme pour notre première étude, nous avons pu constater une absence quasi-totale de la communauté microplanctonique autotrophe procaryote (microcyanobactéries). Cependant, selon les résultats

d'études effectuées antérieurement sur le même site (BOUHADDIOUI, 1997), un développement sporadique en période estivale d'une cyanobactérie, *Aphanizomenon sp.* a pu être observé et qui a constitué 33% de la biomasse phytoplanctonique totale. Le développement de cette espèce fixatrice d'azote atmosphérique caractérise les écosystèmes aquatiques sous climat semi-aride (THORNTON & RAST, 1993) et les milieux eutrophes (DOWING & MC CAULE, 1992). Selon cette même étude (BOUHADDIOUI, 1997), la retenue de barrage Allal El Fassi a été classée comme un écosystème lacustre sujet à l'eutrophisation, la composition phytoplanctonique observée lors de nos études permet de la resituer parmi les systèmes aquatiques mésotrophes.

L'analyse statistique fait apparaître une relation linéaire positive significative entre les abondances phytoplanctoniques et les concentrations en ions nitrates au niveau de la zone photique ( $r_1 = 0,689$  ;  $r_2 = 0,727$  et  $r_3 = 0,617$ , respectivement aux profondeurs 0m, 5m et 15m (seuil de significativité 5% pour 16 d.d.l.). Cependant, aucune corrélation significative n'a été observée entre les abondances phytoplanctoniques et les autres sources d'azote minéral, en particulier avec l'ammonium.

#### 4 - Assimilation phagotrophe : phagotrophie des phytoflagellés

Au cours de cette étude, l'activité phagotrophe de la communauté phytoplanctonique, suivie dans trois niveaux de profondeur (5 , 10 et 15 m), à partir de l'assimilation de microsphères fluorescentes est attribuée à des espèces appartenant à trois classes phylogénétiques, aux Chrysophycées, aux Dinophycées et aux Cryptophycées. L'impact de la prédation exercée par cette communauté mixotrophe a varié de  $0,1 \times 10^5$  bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> à  $37,2 \times 10^5$  bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> (22 - 9 à 10 m). Cette dernière valeur coïncide avec des valeurs élevées de densité de la population de la Chrysophycée *Dinobryon sertularia*. Si l'on considère uniquement la communauté phytoplanctonique mixotrophe, l'impact de la prédation est essentiellement attribué à la population de la

Chrysophycée *Dinobryon sertularia* puisqu'elle contribue avec 63,15% à la prédation des bactéries. Les deux espèces de Dinophycées contribuent chacune avec 14,73% tandis que la Cryptophycée *Cryptomonas ovata* contribue avec 7,36 % seulement à cette prédation. *Dinobryon sertularia* présente un taux d'ingestion de particules fluorescentes variant entre 0 et 14 microsphères par individu par heure. L'impact de prédation maximale liée à cette espèce est de  $3,57 \times 10^6$  bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>. Les valeurs les plus élevées de l'impact de prédation sont obtenues en période automnale concomitante avec un développement important de la population de *Dinobryon*. L'impact de prédation exercée par *Peridinium* ou *Ceratium* est en moyenne de  $1,3 \times 10^5$  bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>. Cependant, l'impact maximale de prédation de *Peridinium* ( $7,5 \times 10^5$  bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>) est significativement plus élevée que celui de *Ceratium* ( $2,4 \times 10^5$  bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>). L'impact de prédation de *Cryptomonas ovata* est faible, il est en moyenne de  $0,6 \times 10^5$  bactéries.l<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>. BENNET et coll., (1990), JÜGENS et GÜDE (1991) et CARRIAS (1996) indiquent également que l'activité bactérivore de *Cryptomonas ovata* est faible en milieu naturel. 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 coll., 1989). La nutrition par voie phagotrophe serait une stratégie de survie pour les espèces qui se trouvent sous des conditions extrêmes et qui sont incapables de produire des formes de résistances comme c'est le cas de *Ochromonas* (ANDERSON et coll., 1989 ; SANDERS et coll., 1990 ; ROTHNAUPT, 1996). 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, 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 50 % de ses besoins en carbone par prédation sur les bactéries (BIRD & KALFF, 1986). Ces deux auteurs ont également pu montrer que *Dinobryon* peut éliminer plus de bactéries, que ne le fait l'ensemble de la communauté zooplanctonique (crustacées, rotifères et ciliés).

	Phytoflagellés mixotrophes totaux			<i>Peridinium</i>	<i>Ceratium</i>		<i>Dinobryon</i>			<i>Cryptomonas</i>
	0m	2m	5m	2m	0m	10m	0m	2m	10m	2m
Picocyano. (0m)	-0,351	-	-	-	-0,341	-	-0,311	-	-	-
Picocyano.(2m)	-	-0,296	-	-0,063	-	-	-	-0,263	-	-0,559*
Picocyano.(5m)	-	-	-0,022	-	-	-	-	-	-	-
Picocyano.(10m)	-	-	-	-	-	-0,137	-	-	-0,14	-
Bactéries (2m)	-	-0,262	-	-0,462	-	-	-	-0,285	-	-0,08

Fig. 9. - Valeurs des coefficients de corrélation entre, d'une part, les abondances des picocyanobactéries et des bactéries hétérotrophes et d'autre part, les phytoflagellés mixotrophes.

\* valeur significative (seuil de significativité : 0.532 à 5 % pour 12 d.d.l.).

Profondeur	Phytoflagellés mixotrophes totaux				<i>Dinobryon</i>		<i>Peridinium</i>		<i>Ceratium</i>		<i>Cryptophytes</i>
	Densité ( $10^4 \cdot l^{-1}$ )		%		Densité ( $10^4 \cdot l^{-1}$ )		Densité ( $10^4 \cdot l^{-1}$ )		Densité ( $10^4 \cdot l^{-1}$ )		Densité
	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m
0m	17,8	19,3	25,1	20,2	12,9	16,5	1,9	1,7	0,7	0,7	2,5
2m	20,6	24,3	27,6	24,1	14,8	21,6	2,2	1,8	0,9	1,0	2,9
5m	14,1	13,6	29,4	22,2	9,6	12,5	1,6	1,8	1,3	1,8	2,1
10m	12,9	21,2	32,7	27,3	8,6	18,0	1,6	3,4	0,5	0,9	2,4
15m	5,4	6,8	27,1	24,9	4,2	6,7	0,2	0,4	0,4	1,0	1,6

Tab. 10 - Densités des phytoflagellés mixotrophes totaux et importance relative en pourcentage de la densité phytoplanctonique totale. Les biomasses des différents genres de phytoflagellés mixotrophes et importance relative en pourcentage de la densité phytoplanctonique totale.

Profondeur	Phytoflagellés mixotrophes totaux				<i>Dinobryon</i>		<i>Peridinium</i>		<i>Ceratium</i>		<i>Cryptophytes</i>
	Biomasse $\mu gC \cdot l^{-1}$		%		Biomasse $\mu gC \cdot l^{-1}$		Biomasse $\mu gC \cdot l^{-1}$		Biomasse $\mu gC \cdot l^{-1}$		Biomasse
	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	%	m	%	m	%	m
0m	40,55	32,5	63,3	25,3	22,1	29,9	9,5	18,4	7,2	11,5	1,8
2m	48,1	41,1	63,9	30,5	25,5	28,4	10,6	16,0	9,4	14,0	2,1
5m	35,0	28,1	65,6	32,6	16,3	30,7	8,2	15,4	8,7	15,1	1,6
10m	27,6	43,2	61,3	31,2	30,7	33,2	8,2	12,9	3,7	8,7	1,6
15m	10,5	12,0	55,0	31,2	7,1	33,5	1,3	6,2	1,3	5,9	1,1

Tab. 11 - Biomasses des phytoflagellés mixotrophes totaux et importance relative en pourcentage de la biomasse phytoplanctonique totale. Les biomasses des différents genres de phytoflagellés mixotrophes et importance relative en pourcentage de la biomasse phytoplanctonique totale.

Il est important de signaler que l'impact de 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 bactéricivore. En effet, si l'on considère seulement le facteur forme, la communauté bactérienne de notre milieu présente en moyenne 70,3% de coques, 13,3% de vibrions, 12,1% de bacilles et 4,3% de filamenteuses (Tab. 12). Différentes études ont pu mettre en évidence que certains protistes sélectionnent leurs proies selon la taille, la motilité et les caractéristiques de la surface de ces dernières (CHRZANOWSKI & SIMEK, 1990 ; MONGER & LANDRY, 1992 ; GONZALEZ et coll., 1993). C'est ainsi, selon une étude récente (SMALLEY et coll., 1999) le dinoflagellé *Ceratium furca* exerce une prédation sélective sur des ciliés de petite taille (nano- et macrociliés) variant de 10 à 40µm. Cette stratégie confère à cette espèce la possibilité d'entrer en compétition avec les copépodes et autres macrozooplancton pour la prédation de proies communes (SMALLEY et coll., 1999). Le caractère sélectif des phytoflagellés mixotrophes semble-être vérifié par la comparaison des taux de clearance. En effet, en dépit d'un biovolume cellulaire faible (1700 µm<sup>3</sup>), *Dinobryon sertularia* montre un taux de clearance relativement élevé (M = 2,34 nl par individu.l<sup>-1</sup>) par rapport à celui de *Peridinium* (M = 2,45 nl par individu.l<sup>-1</sup>) et de *Ceratium* (M = 3,81 nl par individu.l<sup>-1</sup>) dont les bio-volumes sont relativement très importants (5300 µm<sup>3</sup> et 80000 µm<sup>3</sup> respectivement pour *P. cinctum* et *C. hirundinella*). Ce-ci traduit en

quelque sorte que *Dinobryon* a plus d'affinité à assimiler les particules « bactériennes » dont la taille est proche de celle des microbilles fluorescentes employées dans notre étude (0,5  $\mu\text{m}$ ). Tous ces facteurs pris ensemble ou individuellement, conduiraient inévitablement à une sous-estimation de la prédation sur la communauté bactérienne hétérotrophe par les phytoflagellés mixotrophes.

Bien que l'importance relative de l'activité photosynthétique et de l'activité bactériovore de la communauté phytoplantonique flagellée mixotrophe dans la procuration du carbone est très mal connue (JONES, 1994), plusieurs auteurs ont pu estimer, chez différentes espèces, la part relative de l'activité bactériovore dans l'assimilation totale du carbone. Ainsi, selon SANDERS et coll. (1990) l'activité photosynthétique représente moins de 7% de l'assimilation totale du carbone pour *Poterioochromonas malhamensis* lorsque cette algue se trouve en présence d'une grande quantité de proies bactérienne. La photosynthèse serait pour cette espèce une stratégie de survie à long terme (CARRIAS, 1996). Cependant, pour *Dinobryon*, c'est l'intensité lumineuse et non la densité bactérienne qui est le facteur majeur intervenant dans la régulation des deux modes de nutrition.

Si l'impact de prédation des microorganismes mixotrophes est relativement faible par rapport à celui estimé pour les flagellés hétérotrophes du lac Pavin (84% de l'ensemble de la prédation des protistes flagellés) (CARRIAS et coll., 1996), SANDERS et coll. (1989) ont montré que l'activité bactériovore des mixotrophes (*Ochromonas* sp., *Dinobryon bavaricum*, *D. cylindricum*, *Chrysothephanoshaera*) du lac Oglethorpe serait très importante pendant la période hivernale et peut représenter jusqu'à 79% de la prédation totale des microorganismes bactériovores. La capacité de cette communauté mixotrophe à utiliser aussi bien le carbone organique particulaire ou dissous, que d'assimiler le carbone inorganique souligne l'importance de la flexibilité métabolique de ces

protistes qui leur procure un avantage compétitif pour la survie et la compétition avec les autres communautés planctoniques hétérotrophes (SANDERS & PORTER, 1988 ; AMBLARD, 1991 ; SANDERS, 1991).

	Coques %	Batonnets %	Vibrions %	Filaments %
0m	82	8	9	1
2m	76	12	10	2
5m	76	12	10	2
10m	68	16	13	3
15m	68	15	14	4

Tab. 12 - Importance relative moyenne des différents morphotypes bactériens en pourcentage de la densité bactérienne totale.

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 & PORTERS, 1988 ; AMBLARD, 1991 ; SANDERS, 1991 ; JONES & REES, 1994). Elles contribuent par ailleurs au contrôle et à la régulation de l'abondance de leurs proies, notamment bactériennes (PACE & COLE, 1996 ; THINGSTAD *al.*, 1997), et à l'élimination de germes pathogènes (BIRD & KALFF, 1987). Il est également connu que les algues mixotrophes peuvent éliminer du milieu certaines algues planctoniques, en l'occurrence des cyanobactéries (DALEY *et al.*, 1973 ; COLE & WYNNE, 1974), dont la présence peut avoir une incidence sur la qualité des eaux.

## CONCLUSION GENERALE

Que ce soit pour la première ou pour la deuxième campagne de prélèvements, le peuplement phytoplanctonique est largement dominé par la diatomée centrique *Cyclotella ocellata* qui constitue, en moyenne, entre 42 et 56% de l'abondance et entre 23 et 29% de la biomasse phytoplanctonique totale.

La retenue du barrage Allal El Fassi est caractérisée par le développement en été et automne de phytoflagellés potentiellement mixotrophes qui coïncide avec la stabilisation des abondances bactériennes, ce qui permet d'émettre l'hypothèse d'une relation trophique entre ces deux communautés planctoniques.

L'examen des échantillons en microscopie à épifluorescence révèle la présence, à côté des bactéries hétérotrophes, d'une communauté picoplanctonique autotrophe exclusivement procaryote (picocyanobactéries) au cours de notre 2<sup>ème</sup> campagne de prélèvements.

L'activité bactérivore de la communauté phytoplanctonique mesurée à partir de l'assimilation de microbilles fluorescentes, a pu être attribuée spécifiquement à *Dinobryon sertularia*, *Peridinium cinctum*, *Ceratium hirundinella* et à *Cryptomonas ovata*.

En dépit d'un biovolume cellulaire relativement faible, le taux de clearance de *D.sertularia* est plus important que ceux mesurés pour les deux dinoflagellés, *P. cinctum* et *C. hirundinella* dont les biovolumes sont nettement plus élevés.

De nos résultats, il apparaît que *Dinobryon* assimilerait préférentiellement les bactéries d'une taille proche de 0,5  $\mu\text{m}$ , alors que les deux dinoflagellés exerceraient une pression de prédation sur les bactéries de taille supérieure.

Dans nos conditions d'étude, plusieurs causes, d'ordre méthodologique, peuvent conduire à une sous estimation des taux d'ingestion et de l'impact de prédation :

- le choix de microbilles fluorescentes d'une taille fixe ne représente pas la diversité des formes et des tailles bactériennes dans le milieu.
- certains protistes sélectionnent leurs proies selon la taille, la motilité et les caractéristiques de surface de ces dernières. Le caractère sélectif des phytoflagellés mixotrophes semble être vérifié par la comparaison des taux de clearance spécifiques.
- les substrats synthétiques ne présentent pas les mêmes caractéristiques de surface que les substrats biologiques, et sont donc sans doute moins assimilés que les cellules bactériennes. Par conséquent, un facteur de discrimination doit être établi et intégré dans le calcul des taux d'ingestion et de l'estimation de l'impact de prédation.

Toutefois, si la plupart des méthodes utilisées pour estimer l'impact de prédation globale (proies marquées avec des traceurs radioactifs) ne permettent pas de déterminer les parts respectives qui reviennent aux consommateurs bactériovores hétérotrophes et mixotrophes, la méthode employée dans cette étude, basée sur l'observation des individus bactériovores et des proies ingérées, nous a permis de mesurer le taux d'ingestion spécifique et d'estimer l'impact de prédation pour chaque espèce sur la communauté planctonique bactérienne.

Le rôle écologique des phytoflagellés potentiellement phagotrophes dans un système aquatique est multiple :

- Ces algues présentent un avantage compétitif pour l'utilisation de la matière organique particulaire et sont capables de se maintenir à des

profondeurs ou la photosynthèse reste insuffisante pour subvenir aux besoins en carbone et en énergie (SANDERS & PORTER, 1988 ; AMBLARD, 1991 ; SANDERS, 1991 ; JONES, 1994).

- Ils peuvent contribuer, avec d'autres prédateurs bactériovores au contrôle et à la régulation de l'abondance bactérienne (JOST et coll., 1992 ; PACE & COLE, 1996 ; THINGSTAD et coll., 1997) et à l'élimination de germes pathogènes (BIRD & KALFF, 1987).
- Ils peuvent éliminer certaines espèces phytoplanctoniques en l'occurrence des cyanobactéries (DALEY et coll., 1973 ; COLE & WYNNE, 1974) dont la présence témoigne d'une mauvaise qualité de l'eau.
- Sur un plan plus général, les résultats de nos études indiquent clairement qu'un modèle de fonctionnement d'écosystème aquatique ne peut être fondé uniquement sur des groupes de taille ou systématique, mais il doit tenir compte des changements dans l'espace et dans le temps du statut fonctionnel des organismes. L'adaptation à court terme du métabolisme pour optimiser l'utilisation de ressources fluctuantes du milieu naturel apparaît de première importance pour les micro-organismes aquatiques. Cette « flexibilité fonctionnelle » représente ainsi un obstacle supplémentaire pour l'élaboration de modèles simulant le fonctionnement des processus biologiques en milieu lacustre.

## **Perspectives**

Comme nous l'avons signalé en introduction, une partie importante de la matière et de l'énergie transite par un réseau trophique de la boucle microbienne. Cette dernière augmente généralement la productivité des systèmes aquatiques pélagiques en transférant une grande partie de la production picoplanctonique vers les niveaux trophiques supérieurs. Cependant, si la plupart des travaux réalisés dans les écosystèmes lacustres marocains ont mis l'accent sur la structure biologique de la chaîne trophique classique (microalgues, zooplancton, poisson), peu de travaux se sont intéressés à l'étude de quelques microorganismes de la boucle microbienne (bactéries hétérotrophes, picoplancton autotrophe procaryote et ciliés). En conséquence, pour une compréhension globale du fonctionnement des écosystèmes aquatiques, une étude quantitative et fonctionnelle de ce réseau trophique (bactéries hétérotrophes, picocyanobactéries, picoplancton eucaryote, protistes flagellés hétérotrophes et mixotrophes, protistes ciliés ..) est actuellement devenue de premier ordre. Ces études devraient au moins améliorer l'estimation de la biomasse microbienne.

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

## Références bibliographiques

- AARONSON S., 1973a. - Digestion in phytoflagellates, in: *Lysosomes in Biology and Pathology*, Vol. 3 (J. T. Dingle, ed), North-Holland, Amsterdam.
- AARONSON S., 1974. - The biology and ultrastructure of phagotrophy in *Ochromonas danica* (Chrysophyceae: Chrysoomonadida), *J. Fen. Microbiol.* 83: 21-29.
- AARONSON S., 1980. - Descriptive biochemistry and physiology of the Chrysophyceae (with some comparisons to Primmnesiophyceae). in: *Biochemistry and Physiology of Protozoa*. Vol. 3, 2nd ed. (M. Levandowsky and S.H. Hutner, eds.), pp. 117 - 169, Academic Press, New York.
- AIZAKI M., OUST A., FUKUSHIMA T., HOSOMI M. & MURAOKA K., 1981. - Application of CARLSON' s trophic state index to Japanese lake and relationships between the index and other parameters. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21 : 675 - 681.
- ALAOUI MHAMDI M., ALEYA L., RACHIQ S. & DEVAUX J., 1994. - Etude préliminaire sur les échanges de phosphore à l'interface eau-sédiment au sein de la retenue d'Al Massira (Maroc). *Rev. Sc. Eau.* 7 : 115 - 130.
- ALEYA L., DEVAUX J. & MARVALIN O., 1988. - Production primaire et activité bactérienne hétérotrophe potentielle au sein d'un lac eutrophe (lac d'Aydat, Puy-de-Dôme). *Rev des Sciences de l'Eau.* 1:23 - 34.
- ALAN S & KHEITH W., 1996. - Feeding by a heterotrophic dinoflagellate (*Noctiluca scintillans*) in marine snow. *Limol. Oceanogr.* 41 (1): 177 -181.
- ALLEN H.L, 1969. - Chemo-organotrophic utilization of dissolved organic compounds by planctonic algae and bacteria in a pond. *Int.*

- Rev. Gesamten Hydrobiol., 54, 1 - 33.
- AMBLARD C., 1991. - Activité hétérotrophe des microalgues et des cyanobactéries vis-à-vis du carbone: implication écophysiological. Ann. Biol. - T.XXX, Fasc. 2, 73 - 107.
- AMBLARD C., RACHIQ S. & BOURDIER G., 1992. - Photolithotrophy, photoheterotrophy and chemoheterotrophy during spring phytoplankton development (Lake Pavin). Microbial Ecology, 24: 109-123.
- AMBLARD C., SIME-NGANDO T., RACHIQ S. & BOURDIER G., 1993. - Importance of ciliated protozoa in relation to the bacterial and phytoplanktonic biomass in an oligo-mesotrophic lake, during the spring diatom bloom. Aquatic Science., 55: 1 - 9.
- AMBLARD C & COUTURE, P., 1989. - Structure et fonctionnement des communautés périphytiques en présence d'effluent d'une fabrique de pâtes et papiers: approche toxicologique en conditions contrôlées. Rapport scientifique n° 269, INRS-Eau, Canada, 104 p.
- AMBLARD C., COUTURE, P. & BOURDIER, G., 1990. - Effects of a pulp and paper mill effluent on the structure and metabolism of periphytic algae in experimental streams. Aquatic Toxicology, 18, 137 - 162.
- ANDERSSON A., FALK S., SAMUELSON G. & HAGSTRÖM A, 1989 - Nutritional characteristics of a mixotrophic nanoflagellate, *Ochromonas* sp., Microbiol. Ecol., 17: 251 - 262.
- ANTIA N.J., 1980. - Nutritional physiology and biochemistry of marine Cryptomonads and Chrysoomonads, in: Biochemistry and Physiology of Protozoa, Vol. 3, 2nd ed. (M. Levandowsky and S.H. Hutner, eds.) pp. 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.
- BADEN D. G. & MENDE, T. J. , 1978. - Glucose transport and metabolism in *Gymnodinium breve*. *Phytochemistry* 17: 1553 - 8.
- BELCHER J. H. & SWALE E. M. F., 1971. - The microanatomy of *Paeaster pasherii* Scherffel (*Chrysophyceae*), *Br. Phycol. J.* 6: 157 - 169.
- BENNETT S. J., SANDERS R.W. & PORTER K.G., 1990. - Heterotrophic, autotrophic and mixotrophic nanolagellates: 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(1): 155 - 162.
- BLOËM J., BAR-GILISSEN M. J. B. & CAPPENBERG T. E., 1986. - Fixation, counting, and manipulation of heterotrophic nanoflagellates. *Appl. Environ. Microbiol.*, 52 : 1266 - 1272.
- BOLLMAN R. C. & ROBINSON G. G., 1985. - Heterotrophic potential of the green algae, *Ankistrodesmus braunii* (Naeg.). *Can. J. Microbiol.* 31: 549 - 554.

- BONIN D. J. & MAESTRINI, S. Y., 1981. - Importance of organic nutrients for phytoplankton growth in natural environments; Implications for algal species succession.-In: Platt, T. (Ed) Physiological bases of phytoplankton ecology. - Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 210: 279 - 291.
- BORCHEIM K. Y. & BRATBACK G., 1987. - Cell volume to cell carbon conversion factor for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. Mar. Ecol. Prog. Ser. 36 : 171 - 175.
- BOUCHELTA Y., AZZOUZI A. & ALAOUI MHAMDI M., 2001. - Variations spatiales des facteurs abiotiques du réservoir Allal El Fassi. Ann. Chim. Sc. Mat, 26, pp. S105 - S110.
- BOUHADDIOUI A., 1997. - Bilan biogéochimique de l'azote et du phosphore et dynamique des populations phytoplanctonique de la retenue de barrage Allal El Fassi. Thèse de 3ème cycle. Univ. S.M.B.A. Fac. Sc., Fès, 188 p.
- BOUHBOUH S., 2002 – Biologie de *Barbus callensis* (Valencienne 1842) et *Barbus fritschi* (Günther 1874) au niveau du réservoir Allal El Fassi (Maroc). Doctorat national es-sciences. Université Sidi Mohammed Ben Abdellah. Faculté des Sciences Dhar El Mehraz Fès. 168p.
- BOURDIER G., BOHATIER, J., FEUILLADE, M., ET FEUILLADE, J. 1989. Amino acid incorporation by a natural population of *Oscillatoria rubescens*. A microautoradiographic study. FEMS Microbiol. Ecol. 62: 185 - 190.
- BOURRELLY P., 1966. Les algues d'eau douce (I) Algues vertes. Ed. N . Boubée et Cie. 3 place Saint-André des Arts, Paris 6ème, 511pp.
- BRATBACK G., 1985. - Bacterial biovolume and biomass estimation. Appl. Environ. Microbiol. 49 : 1488 - 1493.

- BROCK T. D., 1987. - The study of microorganisms in situ: progress and problems. P. 1 - 17. In M. Fletcher T.R.G. GRAY & J.G. JONES (ed). Ecology of microbial communities. Cambridge University Press. Cambridge. U.K
- BURNS C. W. & STOCKNER J. G., 1991. - Picoplankton in six New Zealand lakes: abundance in relation to season and trophic state. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 76 : 523 - 536.
- CAPBLANCQ J., 1990. - Nutrient dynamics and pelagic food web interaction in oligotrophic and eutrophic environments : an overview. *Hydrobiologia*. 207: 1 - 4.
- CARON D. A., GOLDMAN J. C., ANDERSEN O. K. & DENNETT M. R., 1985. - Nutrient cg in a microflagellate food chain: II. Population dynamics and carbon cycling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 24 : 243 - 254.
- CARON D. A., 1983. - Technique of enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton using epifluorescence microscopy and comparison with procedures. *Appl. Environ. Microbiol.* 46 : 491 - 498.
- CARRIAS J.F., 1996.- La boucle microbienne en milieu lacustre: Structure et fonctionnement des communautés picoplanctoniques et de protistes flagellés et ciliés. Thèse de Doctorat d'Université, laboratoire de Biologie Comparée des Protistes. Clermont-Ferrand: 228p.
- CARRIAS J.F., AMBLARD C. & BOURDIER G., 1996. - Protistan bacterivory in a oligomesotrophic lake: importance of attached ciliates and flagellates. *Microb. Ecol.* 31: 249 - 268.
- CARRIAS J.F., AMBLARD C. & BOURDIER G., 1998. - Seasonal dynamics and vertical distribution of planktonicciliates and their

- relationship to microbial food resource in the oligomesotrophic lake Pavin. Arch. Hydrobiol., 143(2): 227 - 255.
- CHARZANOWSKI T. H. & SIMEK K., 1990. - Pre-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.
- COLE J.J., FINDLAY S. & PACE M.L., 1988. - Bacterial production in fresh and saltwater ecosystem.: across-system overview. Mar. Ecol. Prog. Ser. 43: 1 - 10.
- CURIE D. J., 1990. - Large-scale variability and interactions among phytoplankton, bacterioplankton, and phosphorus. Limnol. Oceanogr., 35: 1437 - 1455.
- DALEY R.J., MORRIS G.P. & BROWN S.R., 1973. - Phagotrophic ingestion of a blue-green alga by *Ochromonas*. J. Protozool. 20: 58 - 61.
- DAMIRI L. & ALAOUI MHAMDI M. 2001. - Métabolisme du peuplement microphytobenthique du réservoir Allal El Fassi (Maroc). Ann. Chim. Sc. Mat, 26, pp. S119 - S123.
- DERRAZ K., EL ALAMI R., ATIKI I. & ALAOUI MHAMDI M., 2002. -Impact du zooplancton métazoaire sur le phytoplancton et les protozoaires ciliés dans le réservoir Sahela (Maroc). Rev. Sci. Eau., n° 15/1 spécial CILEF : 111 - 122.
- DEVAUX J., 1977. - Dynamique des populations phytoplanctoniques dans deux lacs du massif central français. Thèse Doct. Es-Sc. Naturelles, Clermont-Ferrand II, 184 p.
- DODDEMA H. & VAN DER VEER J., 1983 . - *Ochromonas monicis* sp. nov., a particle feeder with bacterial endosymbionts,

- Cryptogamie - Algologie. 4: 89 - 97.
- DODGE J. D. & CRAWFORD R. M. 1970. - The morphology and fine structure of *Ceratium hirundinella* (Dinophyceae). *J. Phycol.* 6, 137 - 149.
- DOWNING J. A. & MAC CAULEY E., 1992.- The nitrogen : phosphorus relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 37: 936 – 945.
- DUCKLOW H. W. & HILL S.M., 1985. - The growth of heterotrophic bacteria in the surface waters of warm core rings. *Limnol. Oceanogr.*, 30: 239 - 259.
- ELLIS B. K. & STANFORD, J. A., 1982. - Comparative photoheterotrophy, chemoheterotrophy and photolithotrophy in a eutrophic reservoir and an oligotrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 27: 440 - 454.
- ESTEPE K.M., DAVIS P.G., KELLER M.D.& SIEBURTH M.CNJ., 1986. - How importante are oceanic algal nanoflagellates in bacteriovory. *Limnol. Oceanogr.* 31: 646-650.
- FAHNENSTIEL G. L., CARRICK H. J. & ITURRIAGA R., 1991. - Physiological characteristics and food web dynamic of *Synechococcus* in lakes Huron and Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 36: 219 - 234.
- FAHNENSTIEL G. L., CARRICK H.G., ROGERS C. E & SICKO-GOAL L., 1991. – Red fluorescing phototrophic picoplankton in the Laurentian Great Lakes: What are they and what are they doing ? *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76 : 603 - 616.
- FAHNENSTIEL G. L. & CARRICK H. J., 1992. - Phototrophic picoplankton in lake Huron and Michigan: Abundance, distribution, composition, and contribution to biomass and production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 379 - 388.

- FAIRCHILD B. W. & EVERETT, A. C., 1988. Effects of nutrients (N, P, C) enrichment upon periphyton standing crop species composition and primary production in a oligotrophic softwater lake. *Freshwater Biol.*, 19, 57 - 70.
- FENCHEL T., 1982C. - Ecology of heterotrophic microflagellates. 2 Bioenergetic and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 225-231.
- FEUILLADE M., DUFOUR PH. & FEUILLADE J., 1988. - Organic carbon release by phytoplankton and bacterial reassimilation. *Schweiz. Z. Hydrol.* 50: 115 - 135.
- FÜHRMAN J. A. & MC MANUS G. B., 1984.- Do bacteria-sized marine eucaryotes consume significant bacterial production ? *Science*, 224: 1257 - 1260.
- GAINES G. & TAYLOR J. R., 1984. - Extracellular digestion in marine dinoflagellates. *J. Plankton Res.* 6, 1057 - 1061.
- GARRISON D. L., SULLIVAN, C. W. & ACKLEY, S. F., 1986. - Sea ice microbial communities in Antarctica. *Bioscience*, 36, 243 - 250.
- GAVAUDIN P. 1931. - Quelques remarques sur *Chlorochromonas polymorpha* spec. Nov. *Botaniste.* 23 : 277 - 300.
- GOLDMAN J. C., DENNETT M. R. & GORDIN H., 1989. - Dynamics of herbivorous grazing by the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina*. *J. Plankton Res.* 11: 391 - 407.
- GOLDMAN J. C. & CARON D. A., 1985. - Experimental studies on an omnivorous microflagellates: implications for grazing and nutrient regeneration in the marine microbial food chain. *Deep Sea Res* 32: 899 - 915.
- GONZALEZ J. M., CHERR E. B. & CHERR b. F., 1990. - Size-selective grazing on bacteria by natural assemblages of estuarine flagellates and ciliates. *Appl. Environ. Microbiol.* 56: 583 - 589.

- GONZALEZ J. M., SHERR E.B. & SHERR B.F., 1993. - Differential feeding by marine flagellates on growing versus starving, and on motile versus non motile, bacteria prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 102: 257 - 267.
- GÜDE H., 1985.- Influence of phagotrophic processes on the regeneration of nutrients in two-stage continuous culture systems. *Microb. Ecol.* 11, 193 - 204.
- GÜDE H., 1986. - Loss processes influencing growth of planktonic bacterial populations in Lake Constance. *J. Plank. Res.* 8: 795 - 810.
- GÜDE H., 1989. - The role of grazing on bacteria in plankton succession. In Sommer, U. (ed.) *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*. Springer-Verlag, pp. 337 - 364
- HANSEN P. J., 1992. - Prey size selection, feeding rates and growth dynamics of heterotrophic dinoflagellates with special emphasis on *Gyrodinium spirale*. *Mar. Biol.* 114: 327 - 334.
- HAPPEY-WOOD C. M., 1991. - Temporal and spatial patterns in the distribution and abundance of pico, nano and microphytoplankton in an upland lake. *Freshwater Biol.*, 26: 453 - 480.
- HARDLY F. J., SHORTREED K. S. & STOCKNER J. G., 1986. - Bacterioplankton, phytoplankton and zooplankton communities in a British Columbia coastal lake before and after nutrient reduction. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.* 43: 1504 - 1514.
- HELLEBUST J. A. & LEWIN J. C., 1972. - Transport systems for organic acids induced in the marine pennate diatom, *Cylindrotheca fusiformis*. *Can. J. Microbiol.* 18: 225 - 233.
- HELLEBUST J. A., 1970. - The uptake and utilization of organic substances by marine phytoplankters. In Hood, D.W. (Ed.)

- Symposium on organic Matter in natural Waters. Univ. Of Alaska, Fairbanks. Inst. Mar. Sc. Occ. Publ. Nj 1: 223 - 256.
- HIBERT D. J., 1971. - Observations on the cytology and ultrastructure of *Chrysamoeba radians* Klebs (Chrysophyceae), Br. Phycol J. 6 : 207 - 223.
- HOBBIE J.E, DALLEY R.J. & JASPER S., 1977. - Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. Appl Environ Microbiol. 33, 1225 - 1228.
- HOBBIE J.E, 1979. - Activity and bacterial biomass. Ergeb. Limnol., 12: 59 - 63.
- HOBBIE J. & WRIGHT, R. T., 1965. - Competition between planktonic bacteria and algae for organic solutes. Mem. Inst. Ital. Idrobiol., suppl. 18, 175 - 185.
- JABARI A., 1998. - Structure et dynamique des populations zooplanctoniques de la retenue de barrage Allal El Fassi. Thèse D.E.S. Univ. S.M.B.A.Fès - Maroc. 191p.
- JACOBSON D. N., 1987. – The ecology and feeding biology of thecate heterotrophic dinoflagellates. Ph. Thesis, Mass. Inst. Technol. – Woods Hole Oceanogr. Inst. 210 p.
- JOINT I. R. & POMEROY A. J., 1987. - Activity of heterotrophic bacteria in the euphotic zone of the Celtic Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser., 41: 155 - 165.
- JONES R.I. & REES S., 1994.- Characteristics of particle uptake by the phagotrophic phytoflagellates, *Dinobryon divergens*. Mar. Microb. Food Webs. 8: 97 - 110.
- JONES R.I., 1994. - Mixotrophy in planktonic protists as a spectrum of nutritional strategies. Mar. Microb. Food Webs. 8: 87 - 96.
- JOST G., KLINKENBERG G. & SPITTLER P., 1992. - Bacteria

- between grazing pressure and organic carbon limitation. Arch. Hydrobiol. Beih., 37: 233 -240.
- KATO K., 1985. - Seasonal observations of heterotrophic activity and active bacterial number in lake Constance. Arch. Hydrobiol. Suppl. 66/3: 309 -319.
- KENNAWAY G. M. & EDEWAEDS G., 1989. - Seasonal ad vertical distribution of picoplankton in Llyn , Gwynedd. Br. Phycol. J. 24: 375 - 384.
- KIMURA B. & ICHIDA Y., 1985. - Photophagotrophy in *Uroglena americana*, Chrysophyceae. Jap. J. Limnol. 46: 315 - 318.
- KLAVENESS D., 1982. - the *Cryptomonas* - *Caulobacter* consortium: Facultative ectocommensalism with possible taxonomic consequences?, Nord. J. Bot. 2: 183 - 188.
- KUPARINIEN 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.
- LANDNER L. & WAHLGREN U., 1986. - L'eutrophisation des lacs et réservoirs en climat chaud. OMS. PNUE., 170 p.
- LANDRY M. R., 1994. - Methods and controls for measuring the grazing impact of planktonic protists. Mar. Microb. Food Webs. 8 (1 : 2): 37 - 57.
- LANDRY M. R., HAAS L. W. & FAGERNESS V. L., 1984. - Dynamics of microbial plankton communities: experiments in Kaneoke Bay, Hawaii. Mar. Ecol. Prog. Ser., 16: 127 - 133.
- LANDRY M. R., LEHNER-FOURNIER J. M., SUNDSTROM J. A., FAGERNESS V. L. & SELPH K. E., 1991. - Discrimination between living and heat-killed prey by a marine zooflagellates,

- Paraphysomonas vestita (stockes). J. Exp Mar. Biol. Ecol.. 146 : 139 - 151.
- LEE S. & FURHMAN J. A., 1987. - Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. Appl. Environ. Microbiol., 53 : 1298 - 1303.
- LEGENDRE L. & WATT W. D. (1971, 1972). - On a rapid technique for plankton enumeration. Annales de l'Institut Océanographique, 58, 173 -177.
- LESSARD E. J. & SWIFT E., 1985. - Species-specific grazing rates of heterotrophic dinoflagellates in oceanic waters, measured with a dual-label radioisotope technique, Mar. Biol. 87: 289 - 296.
- LESSARD E. J., 1991. - The trophic role of heterotrophic dinoflagellates in diverse marine environments. Mar. Microb. Food. Webs. 5: 49 - 58.
- LEWIN J. & HELLEBUST, J. A., 1976. - Heterotrophic nutrition of the marine pennate diatom Nitzschia angularis var. affinis. Mar. Biol. (Berl.) 36: 313 - 320.
- LITTLER M. M., LITTLER D. S., BLAIR S. M. & NORRIS, J. N., 1985. - Deepest known plant life discovered on an uncharted sediment. Science (Wash. D. C.), 227, 57 - 59.
- LIU M. S. & HELLEBUST J. A. 1974. - Uptake of amino-acids by the marine centric diatom Cyclotella cryptica. Can. J. Microbiol. 8: 1109 - 18.
- LOHMAN H., 1908. - Untersuchungen zur feststellung des vollständigen gehaltes des meeres an plankton. Wiss. Meeresunters, Abt. Kiel N. F., 10: 132 - 170.
- LUND J. W. G., KIPLING C. & LE CRENNE D., 1959. - The inverted

- microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*. 11: 143 - 170.
- MANTON I., 1972. - Observations on the biology and micro-anatomy of *Chrysochromulina megacylindra* Leadbeater, *Br. Phycol. J.* 7: 235 - 248.
- MAURIN N., AMBLARD C. & BOURDIER G., 1997. - Phytoplankton excretion and bacterial re-assimilation in an oligomesotrophic lake: molecular weight fractionation. *J. Plankton Res.* 19: 1045 - 1068.
- MC KINLEY K. R. & WETZEL R. G., 1979. - Photolithotrophy, photoheterotrophy and chemoheterotrophy = patterns of resource utilization on annual and diurnal basis within a pelagic microbial community. *Microbial Ecol.* 5: 1-15.
- MC KINLEY K. R., 1977. - Light-mediated uptake of <sup>3</sup>H-glucose in a small hard-water lake. *Ecology* 58: 1356 - 1365
- MC MANUS G. B. & FÜHRMAN J. A., 1986. - Bacterivory in seawater studied with the use of inert fluorescent particles. *Limnol. Oceanogr.*, 9: 245 - 292.
- MC MANUS G.B. & FÜHRMAN J. A., 1988b. - Control of marine bacterioplankton populations: measurement and significance of grazing. *Hydrobiologia* 159: 51 - 62.
- MC MANUS 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'Aydat (Puy de Dome). Thèse de 3ème cycle, Université de Clermont-FerrandII., 107p.
- 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.
- MORRIS D. P. & LEWIS W. M. JR., 1992. - Nutrient limitation of bacterioplankton growth in Lake Dillon, Colorado. Limnol. Oceanogr., 37: 1179 – 1192.
- NAGATA T., 1986. - the microflagellate-picoplankton food linkage in the water column of Lake Biwa. Limnol. Oceanogr. 33: 504 - 517.
- NYGAARD K. & HESSEN D. O., 1990. - Use of <sup>14</sup>C-protein-labeled bacteria for estimating clearance rates by heterotrophic and mixotrophic flagellates. Mar. Ecol. Prog. Ser., 68: 7 – 14.
- OCHS C. A., COLE J. J. & LICHENS G. E., 1995. - population dynamics of bacterioplankton in an oligotrophic lake. J. Plankton Res., 17: 365 – 391.
- OVERBECK J., 1974. - Microbiology and biochemistry.- Verh. Internat. Verein. Limnol. 20: 198 - 228.
- PACE M.L. & BAILIFT, M. D., 1987. - Evaluation of a fluorescent microsphere technique for measuring grazing rates of phagotrophic microorganisms. Mar. Ecol. Prog. Ser. 40: 185 - 193.
- PACE M.L., COLE J.J., 1996. - Regulation of bacteria by resources and predation tested in whole-lake experiments. Limnol. Oceanogr., 41(17): 1448 - 1460.
- PACE M.L., MCMANUS G.B. & FINDLAY S.E.G., 1990. - Planktonic community structure determines the fate of bacterial production in a temperate lake. Limnol. Oceanogr. 35: 795 - 808.
- PARKE M. & ADAMS I., 1960. - The motile (*Crystallolithus hyalinus* Gaardner and Markali) and the non-motile phases in the life history of *Coccolithus pelagicus* (Wallich) Schiller, J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 39: 263 - 274.

- PARSONS T. R., ALBRIGHT L. J., WHITNEY F., WONG C. S. & WILLIAMS P. J. LEB., 1980 - 1981. - The effect of glucose on the productivity of seawater: An experimental approach using controlled aquatic ecosystem. *Mar. Environ. Res.*, 4: 229 - 242.
- PICK F. R. & CARON D. A., 1987. - Picoplankton and nanoplankton biomass in Lake Ontario: relative contribution of phototrophic and heterotrophic communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 2164 – 2172.
- PIENAAR R. N. & MORRIS R. E., 1979. - The ultrastructure of the flagellate *Chrysochromulina spinifera* (Fournier) comb. nov. (Prymnesiophyceae) with special reference to scale production. *Phycologia*. 18: 99 – 108.
- PLATT T., SUBBA RAO, D. C., SMITH, J. C. LI, W. K., IRWIN, B. HORE, E. P. & SAMEOTO, D. D., 1983. - Photosynthetically competent phytoplankton from the aphotic zone of the deep ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 105 - 110.
- POMEROY L. R., 1974.- The ocean's food web, a changing paradigm. *Bioscience*. 24: 499 - 504.
- PORTER K. G., 1973. - Selective grazing and differential digestion of algae by zooplankton, *Nature*, 244 : 179 - 180.
- PORTER K. G., 1988. - Phagotrophic phytoflagellates in microbial food webs. *J. Hydrobiol.* 159: 89 - 97.
- PORTER K. G., SHERR E.B. SHER B.F. PACE M. & SANDERS R.W., 1985. - Protozoa in planktonic food webs. *J. Protozoa.*, 32: 409 - 415.
- PRINGSHEIM E. G., 1952. - On the nutrition of *Ochromonas*. *Q. J. Microscop. Sci.* 93: 71 - 96.
- 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. *Revue des Sciences de l'Eau*. (4): 343 - 361.

RACHIQ S , 1992. - Activité photolithotrophe, photo- et chémohétérotrophe des communautés phytoplanctoniques lacustres. Thèse d'Université. Univ. Blaise Pascal, Clérmont-Ferrand II. 242p.

RACHIQ S. , RAOUI M., CHADLI N., AMBLARD C., ALAOUI M.M., CARRIA J.F., SIME-NGANDO T. & SARGOS D., 2002. - Potentialités phagotrophes des phytoflagellés dans le retenue de barrage Allal El Fassi (Maroc). *Rev. Sci. Eau.*, n° 15/1 : 87 - 99.

RAOUI S.M., 2000 - Etude quantitative et fonctionnelle de la communauté bactérioplanctonique et activité de la phosphatase alcaline dans le lac réservoir Allal El Fassi. Contribution à l'étude du fonctionnement des écosystèmes aquatiques. Doctorat national es-sciences. Université Sidi Mohammed Ben Abdellah. Faculté des sciences Dhar El Mehraz- Fès (Maroc). 133 p.

RAOUI S.M., RACHIQ S., ALAOUI MHAMDI M. & CHADLI N., 2002 - Processus d'eutrophisation : activité de la phosphatase alcaline du microplancton d'un réservoir mésotrophe marocain (Allal El Fassi). *Rev. Sci. Eau*, n° 15/1 : 51 - 62.

RASSOULZADEGAN F. & SHELDON R. W., 1986. - Predator-prey interactions of nanozooplankton and bacteria in an oligotrophic marine environment. *Limnol. Oceanogr.*, 31: 1010 - 1021.

RIEMANN B. & CHRISTOFFERSON K., 1993. - Microbial trophodynamics in temperate lakes. *Mar. Microb. Food Webs*. 7 : 69 – 100.

- RIEMANN B., 1985. - Potential importance of fish predation and zooplankton grazing on natural population of freshwater bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 50 : 187 - 193.
- RITHER J. H. & DUSTAN W. M., 1971. - Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, 171: 1008 - 1013.
- RIVKIN R. B. & PUTT, M. 1987. - Heterotrophy and photoheterotrophy by antarctic microalgae light-dependent incorporation of aminoacids and glucose. *J. Phycol.*, 23: 442 - 452.
- ROBARTS R. D., 1988. - Heterotrophic bacterial activity and primary production in a hypertrophic African lake. *Hydrobiologia*, 162: 97 - 107.
- RODIER J., 1984.- *Analyse de l'eau*. Edit. Duod. 1135p.
- ROSEMARIN, A. LEHTINEN, K. K, NOTINI, M. AXELSSON, B. & MATTSSON, J., 1985. - Effects of pulp mill chlorate on algae. Swedish Environmental Reseach group. Karlsbrona MFG publication K5015, 1-37.
- ROTHHAUPT K. O., 1996. - Laboratory experiments with a mixotrophic chrysophyte and obligately phagotrophic and phototrophic competitors. *Ecology* 73: 716 - 724.
- S.C.O.R.-U.N.E.S.C.O. Working Group 17, 1966. - Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monographs on oceanographic methodology 1.2nd ed. impression 1969 U.N.E.S.C.O. Paris, 9 - 18.
- SANDERS R. W. & PORTER K. G., 1988.- Phagotrophic Phytoflagellates. *Adv. Microb. Ecol.* 10: 167 - 192.
- SANDERS R. W., PORTER K. G. & CARON D. A., 1990. - relationship between phototrophy and phagotrophy in the

- mixotrophic chrysophyte *Proterioochromonas malhamensis*.  
*Microb. Ecol.* 19: 97 - 109.
- SANDERS R. W., 1991. - Mixotrophic protists in marine and freshwater ecosystems. *J. Protozool.* 38: 76 - 81.
- SANDERS R. W., PORTER K. G. & MC DONOUGH R.J., 1985. - Bacterivory by ciliates, microflagellates and mixotrophic algae: Factors influencing particle ingestion. *Eos* 66: 1314.S
- 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. Oceanog.* 34, 673-687.
- SANDERS R. W. & PORTER K. G., 1986. - Use of metabolic inhibitors to estimate protozooplankton grazing and bacterial production in a monomictic lake with an anaerobic hypolimnion. *Appl. Environ. Microbiol.*, 52: 101 - 107.
- SAUNDERS, G. W. JR., 1972. - The kinetics of extracellular release of soluble organic matter by plankton. *Verh. internat. Ver. Limnol.* 18: 140 - 146.
- SCAVIA D. & LAIRD G. A., 1987. - Bacterioplankton in lake Michigan: dynamics, controls, and significance to carbon flux. *Limnol., Oceanogr.*, 32: 1017 - 1033.
- SELL A. F. & OVERBECH J., 1992. - Exudates: phytoplankton - bacterioplankton interactions in plussee. *J. Plankton Res.*, 14: 1199 - 1215.
- SERVAIS P., BILLEN G. & VIVES REGLO J., 1985. - Rate of bacterial mortality in aquatic environments. *Appl. Environ. Microbiol.* 49: 1448 - 1454.
- SHERR B. F., SHERR E. B. & MC DANIEL J., 1992. - Effects of

- protistan grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblages. *Appl. Environ. Microbiol.*, 58: 2381 - 2385.
- SHERR E. B., SHERR B. F., FALLON R. D. & NEWELL S. Y., 1986A. - Small, aloriacate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol. Oceanog.*, 31: 177 - 183.
- SHERR B. F., SHERR E. B., ANDREW T.L., FALLON R. D. & NEWELL S. Y., 1986b. - Trophic interactions between heterotrophic protozoa and bacterioplankton in estuarine water analysed with selective metabolic inhibitors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 32: 169 - 179.
- SHERR B.F., SHERR E. B. & HOPKINSON C. S., 1988. - Trophic interactions within pelagic microbial communities: indications of feedback regulation of carbon flow. *Hydrobiol.* 159: 19 - 26.
- SHERR E. B. & SHERR B.F, 1987. - High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. *Nature*, 325: 710 - 711.
- SHERR E. B. & SHERR B.F, 1993. - Protistan grazing rates via uptake of fluorescently labeled prey, 695 - 701. In: *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. P.F. Kemp, B.F. sherr, E.B. Sherr, J.J. Cole (eds). Boca Raton, Lewis Publishers.
- SHERR E. B., SHERR B.F & PAFFENHÖFER G. A., 1986. - Phagotrophic protozoa as food for metazoan: a „missing trophic link in marine pelagic food weds? *Mar. Micrb. Food web.* 1: 61 - 80.
- SIEBURTH J. MCN & DAVIS P. G., 1982. - The role of heterotrophic nanoplankton in the grazing and nutruing of planktonic bacteria in the Sargasso and Caribbean Sea. *Ann. Inst. Oceanogr.* 58(Suppl.):

285-296.

- SIERACKI M. E., HAAS L. W., CARON D. A. & LESSARD E. J., 1987. - Effect of fixation on particle retention by microflagellates. Underestimation of grazing rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 38: 251 – 258.
- SIME NGANDO T., 1995. - population dynamics of autotrophic picoplankton in relation to environmental factors in a productive lake. *Aquatic Sciences*. 57/2: 91 - 105.
- SIMEK K. & STRASKRABOVA V., 1992. - Bacterioplankton production and protozoan bacterivory in a mesotrophic reservoir. *J. Plankton Res.* 14: 773 - 787.
- SIMEK K. VRBA J. & HARTMAN P., 1994. - Size-selective feeding by *Cyclidium* sp. on bacterioplankton and various sizes of cultured bacteria. *FEMS Microb. Ecol.*, 14: 157 - 168.
- SIMON M. & AZAM F., 1989. - Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 51: 201 - 213.
- SMALLEY G. W., COATS D. W. & ADAM E. J., 1999. - A new method using fluorescent microspheres to determine grazing on ciliates by the mixotrophic dinoflagellate *Ceratium furca*. *Aquat. Microb. Ecol.*, 17: 167 - 179.
- SPERO H. J., 1985. - Chemosensory capabilities in the phagotrophic dinoflagellate *Gymnodinium fungiforme*. *J. Phycol.* 21: 181 - 184.
- SPERO H. J. & MORÉE M. D., 1981 - Phagotrophic feeding and its importance to the life cycle of the holozoic dinoflagellate *Gymnodinium fungiforme*. *J. Phycol.* 17: 43 - 51.
- STOCKNER J. G. & ANTIA . J., 1986. - Algal picoplankton from

- marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 2472 – 2503.
- SULLIVAN G. W., PALMISANO, A. C., KOTTMEIER, S., GROSSI, S. M., MOE, R., & TAYLOR, G. T., 1983. - The influence of light on the development and growth of sea-ice microbial communities in McMurdo Sound. *Antarctic J. U. S.*, 18, 177 - 179.
- SWALE E. M. F., 1969. - A study of the nanoplankton flagellate *Pedinella hexacostata* Vysotskii by light and electron microscopy. *Br. Phycol. J.* 4 : 65 - 86.
- THINGSTAD T. , HAGSTRÖM F.A. & RASSOULZADEGAN F., 1997.- Accumulation of degradable DOC in surface waters: Is it caused by a malfunctioning microbial loop. *Limnol. Oceanogr.* 42(2): 398-404.
- THORNTON J. A. & RAST W., 1993. - A test of hypotheses relating to the comparative limnology and assessment of eutrophication in a semi-arid man-made lakes. In Straskraba M., Tundisi J. G. & Dunca A. (eds), *Comparative reservoir limnology and water quality management*. 1 - 24 Kluwer Academic Publishers.
- TILZER, M. M., PAERL, M. & GOLDMAN, C. R., 1977. - Sustained viability of aphotic phytoplankton in lake Tahoe (California Nevada). *Limnol. Oceanogr.* 22: 84-91.
- TSUJI T., OHKI K. & FUJITA Y. 1986. - Determination of photosynthetic pigment composition in an individual phytoplankton cell in seas and lakes using fluorescent microscopy ; properties of the fluorescent emitted from picophytoplankton cells. *Mar. Biol.* 93: 343 - 349.
- UHLIG G & SAHLING G., 1985. - Blooming and red tide phenomenon in *Noctiluca scintillans*. *Bull. Mar. Sc.* 37 : 780.

- UTERMÖHL H., 1958. - Zur vervollkommnung der quantitative phytoplankton-methodik. Mitteilungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte. Limnologie, 9: 1 - 38.
- VERITY P. G., 1991. - Aggregation patterns of ciliates from natural assemblages in response to different prey. Mar. Microb. Food webs., 5: 115 - 28.
- VERITY P. G., 1992. - Measurement and simulation of prey uptake by marine planktonic ciliates fed plastic and aplastic nanoplankton. Limnol. Oceanogr. 36 : 729 - 750.
- VINCENT W. F., 1977. - Ecophysiological studies on the aphotic phytoplankton of lake Tahoe (California Nevada). Ph. D. Thesis, Univ. California, 243 p.
- VINCENT W. F., 1978. - Survival of aphotic phytoplankton in lake Tahoe throughout prolonged stratification. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Vehr. 20: 401 - 406.
- VINCENT W. F. & GOLDMAN, C. R. 1980. Evidence for algal heterotrophy in lake Tahoe, California-Nevada. Limnol. Oceanogr. 25: 89 - 99.
- VÖRÖS L., GULYAS P. & NEMETH J., 1991. - Occurrence, dynamics and production of picoplankton in Hungarian shallow lakes. Int. Revue Ges. Hydrobiol. 76 : 617 - 629.
- VRBA J., SIMEK K., NEDOMA J. & HARTMAN P., 1993. - 4 - Methylumbelliferyl - $\beta$  - N - acetylglucosamine hydrolysis by a high - affinity enzyme, a putative marker of protozoan bacterivory. Appl., Environ. Microbiol., 59: 3091 - 3101.
- WAWRIK F., 1970. - Mixotrophie bei *Cryptomonas borealis* Skuja, Arch. Protistenkd. 112: 312 - 313.

- WEISSE T., 1988. - Dynamics of autotrophic picoplankton in lake Constance. *J. Plankton Res.*, 10: 1179 - 1188.
- WEISSE T., 1991. - The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. *J. Plankton Res.*, 13: 167 - 185.
- WEISSE T., MÜLLER H., PINTO-COELHO R.M., SCHWEIZER A., SPRINGMANN D. & BALDRINGER G., 1990. - response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. *Limnol. Oceanogr.* 35: 781 - 794.
- WETZEL R. G., 1983. *Limnology*. Saunders College; New York (USA) Second edition, 767pp.
- WHITE P. A., RASMUSSEN J. B. & GASOL J. M., 1991. - The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats. *Microb. Ecol.* 21 : 99 - 118.
- WHITE A. W., 1974a. Growth of two facultatively heterotrophic marine centric diatoms. *J. Phycol.* 10: 292-300.
- WHITE R. T., 1974b. - Uptake of organic compounds by two facultatively heterotrophic marine centric diatoms. *J. Phycol.* 10: 433 - 8.
- WIKNER J., ANDERSSON A., NORMARK S. & HAGSTRÖM A., 1986. - Use of genetically marked mini-cells as a probe in measurements of predation on bacteria in aquatic environments. *Appl. Environ. Microbiol.*, 52 : 4 - 8.
- WRIGHT R. T. & COFFIN R. B., 1983. - Planktonic bacteria in estuaries and coastal waters of northern Massachusetts: spatial and temporal distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 11: 205 – 216.
- WUJEK D. E., 1978. - Ultrastructure of flagellated Chrysophytes. III.

## Annexes II

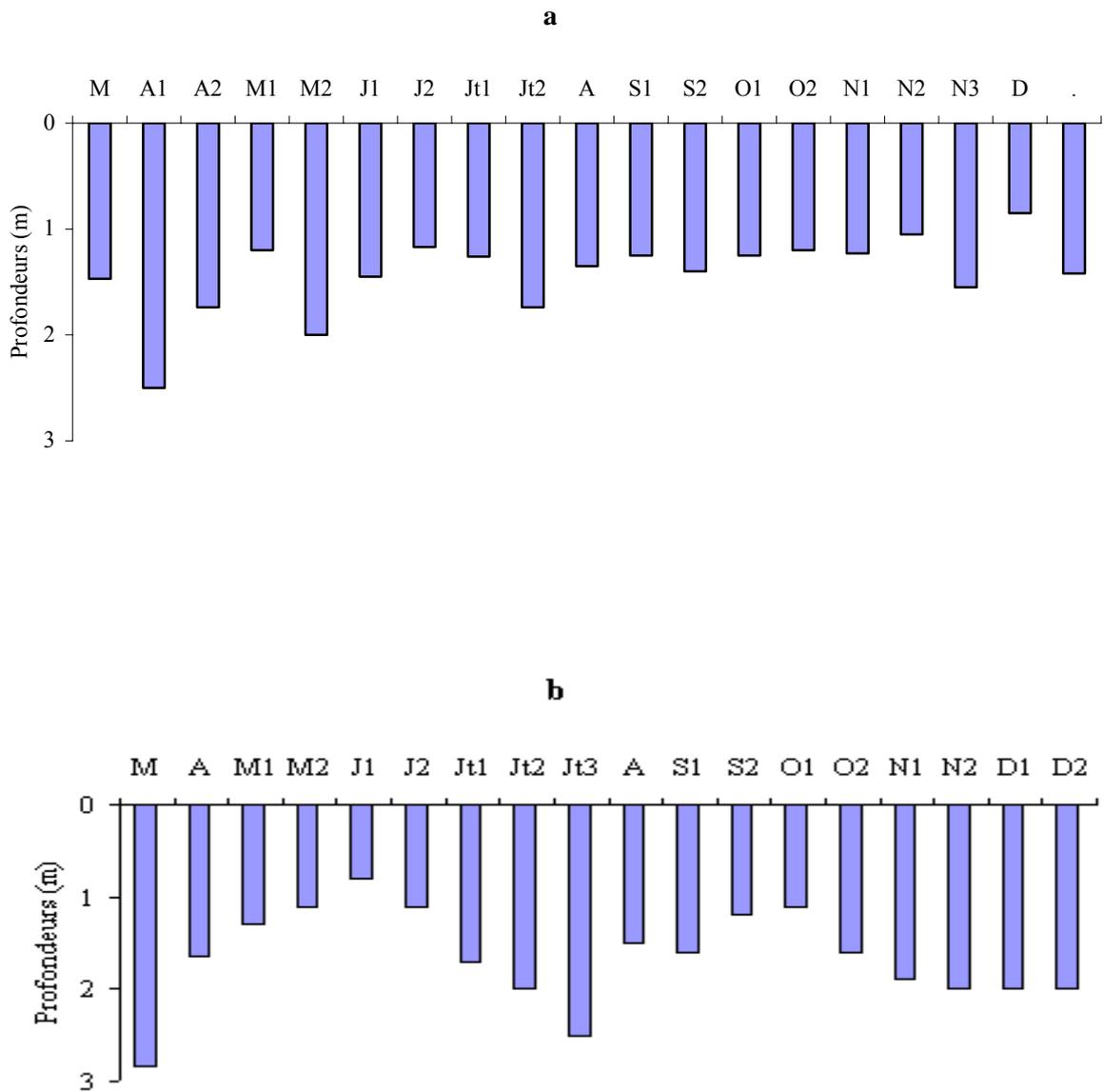
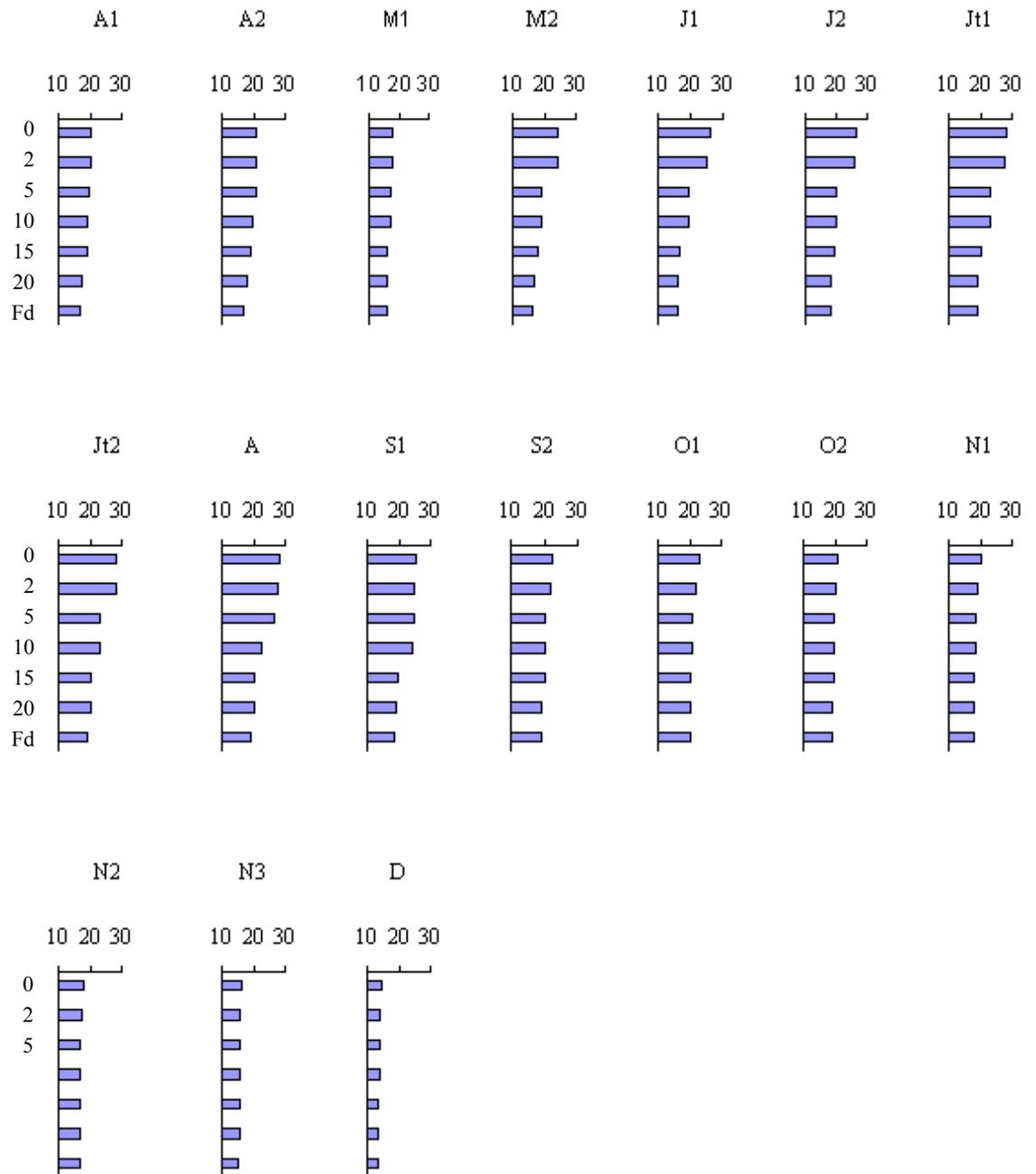


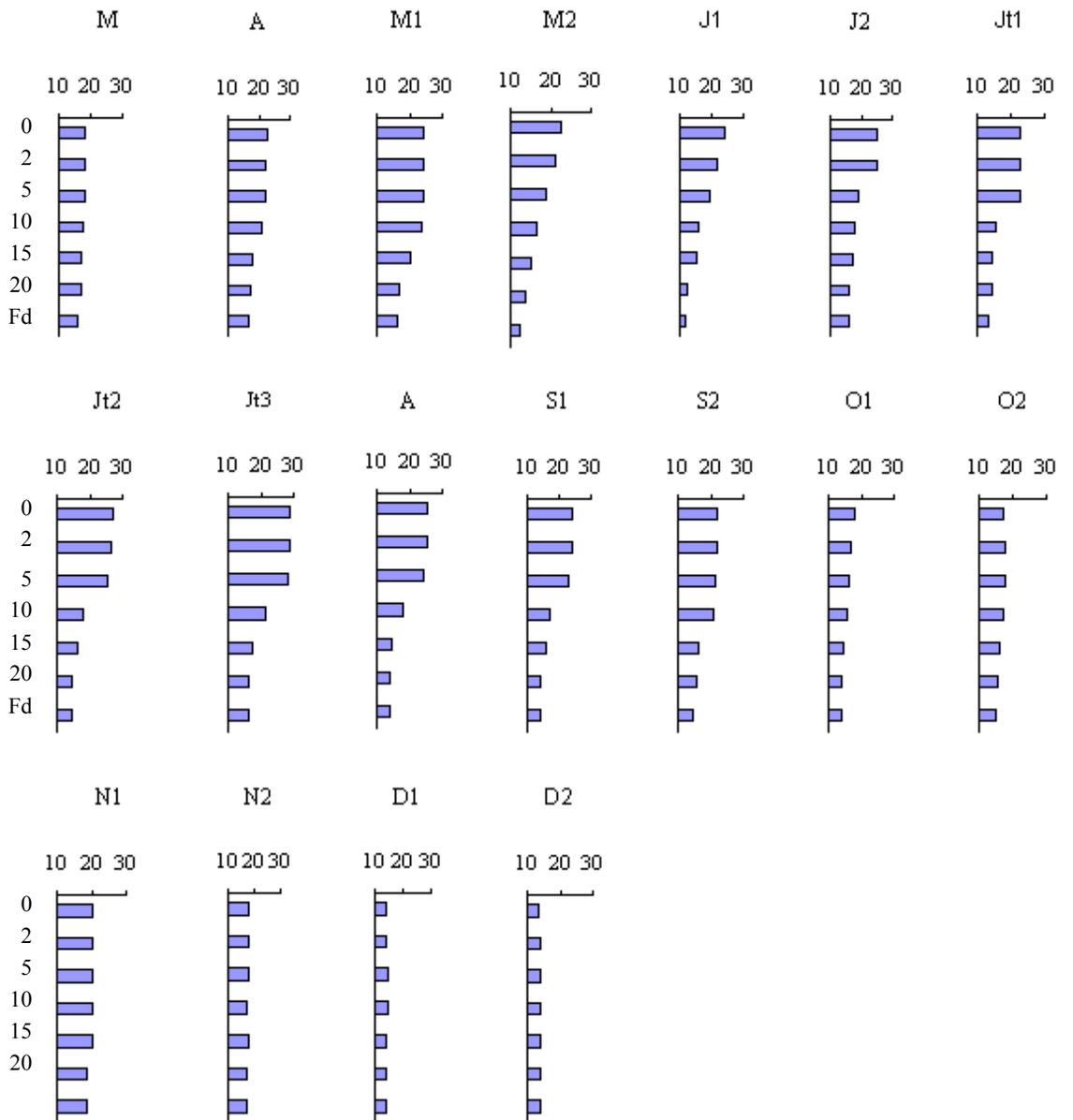
Fig. 2 - Variations spatio-temporelles de la profondeur de disparition du disque de Secchi (en m)

pour la 1<sup>ère</sup> (a) et la 2<sup>ème</sup> (b) campagne de prélèvements.



10  
15  
20  
Fd

Fig. 3 - Variations spatio-temporelles des valeurs de température (°C) au cours de la 1<sup>ère</sup> campagne de prélèvements aux profondeurs 0m ; 2m ; 5m ; 10m ; 15m ; 20m et au fond-1m.



Fd

Fig. 4 - Variations spatio-temporelles des valeurs de température (°C) au cours de la 2<sup>ème</sup> campagne de prélèvements aux profondeurs 0m ; 2m ; 5m ; 10m ; 15m ; 20m et au fond-1m.

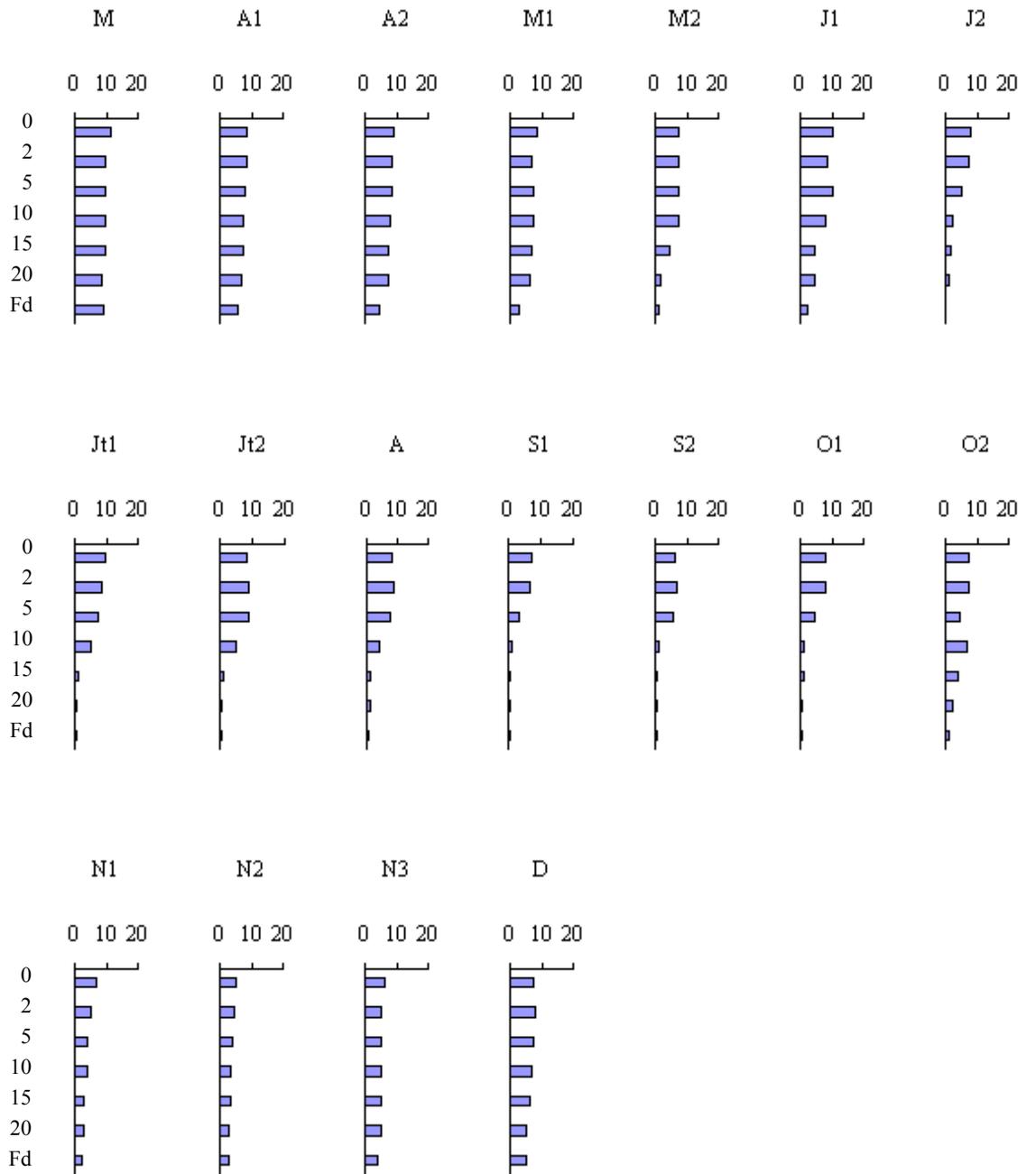


Fig. 5 - Variations spatio-temporelles des teneurs en oxygène dissous (mgO<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup>) au cours de la 1<sup>ère</sup> campagne de prélèvements aux profondeurs 0m ; 2m ; 5m ; 10m ; 15m ; 20m et au fond-1m.

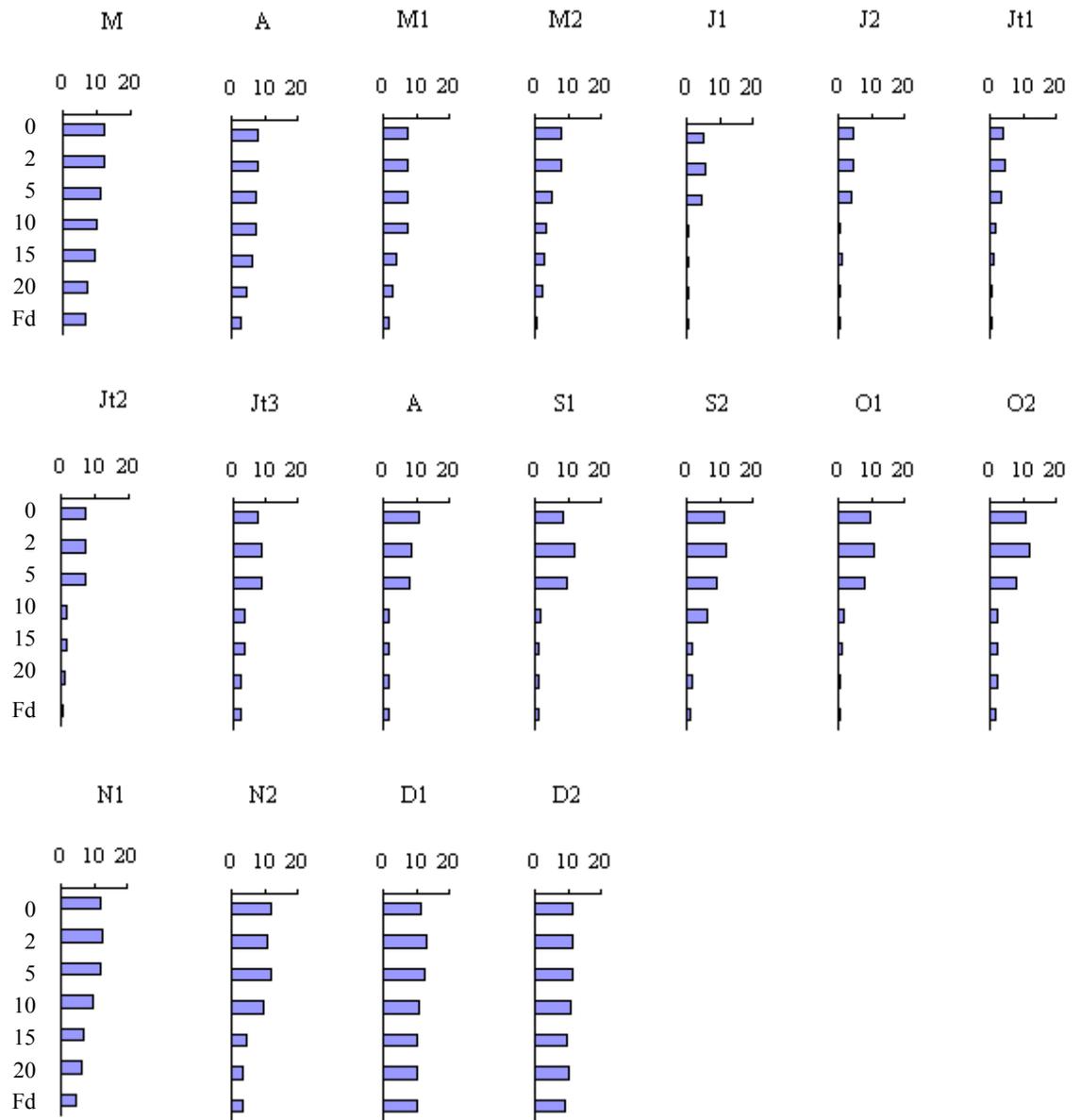


Fig. 6 - Variations spatio-temporelles des teneurs en oxygène dissous (mgO<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup>) au cours de la 2<sup>ème</sup> campagne de prélèvements aux profondeurs 0m ; 2m ; 5m ; 10m ; 15m ; 20m et au fond-1m.

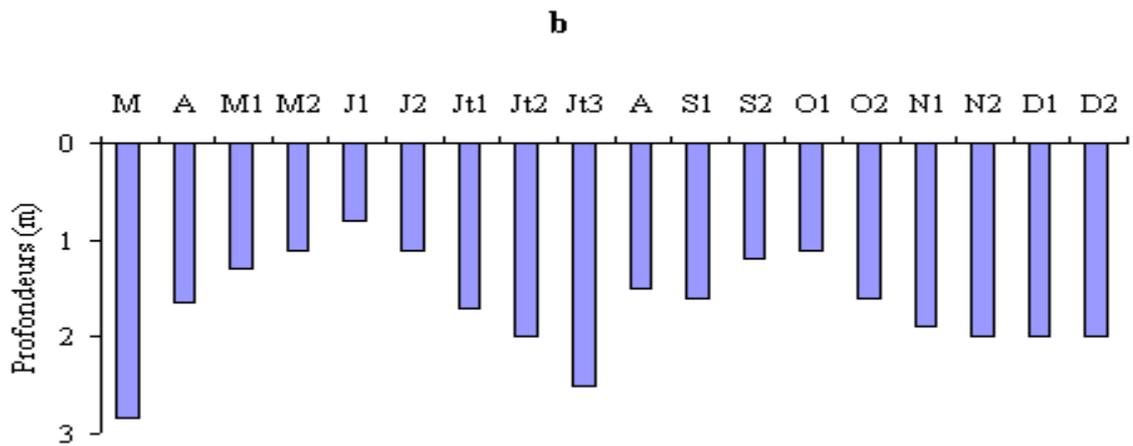
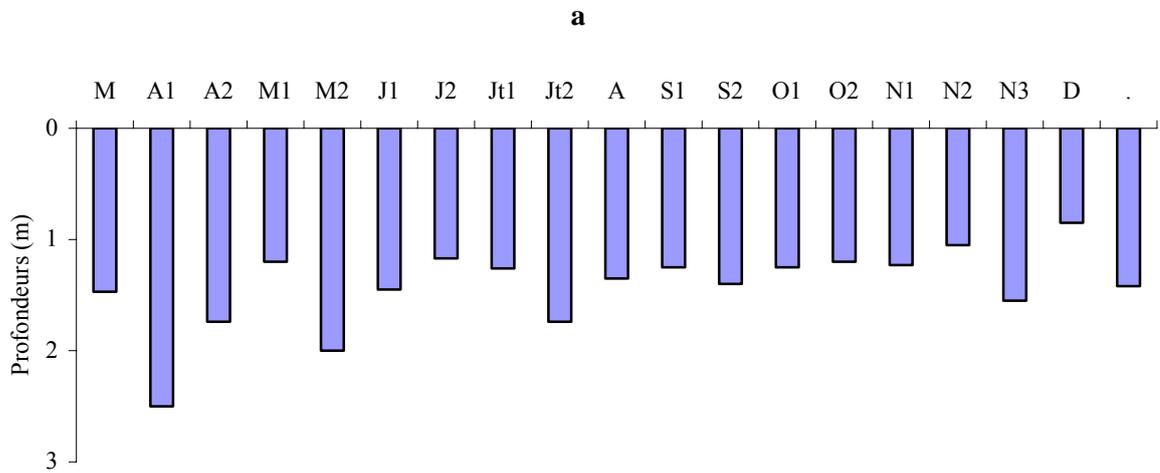


Fig. 2 - Variations spatio-temporelles de la profondeur de disparition du disque de Secchi (en m) pour la 1<sup>ère</sup> (a) et la 2<sup>ème</sup> (b) campagne de prélèvements.

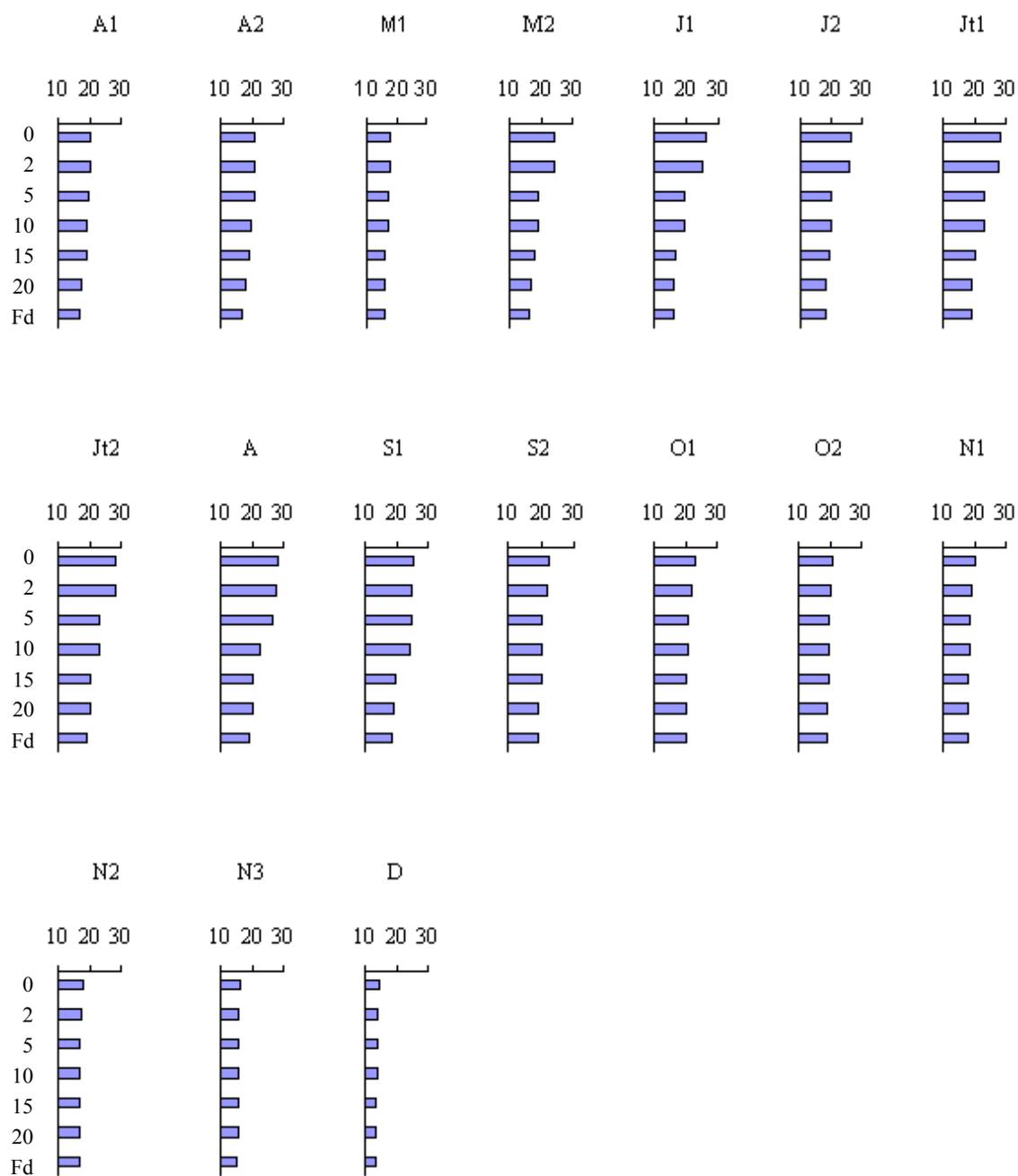


Fig. 3 - Variations spatio-temporelles des valeurs de température (°C) au cours de la 1<sup>ère</sup> campagne de prélèvements aux profondeurs 0m ; 2m ; 5m ; 10m ; 15m ; 20m et au fond-1m.

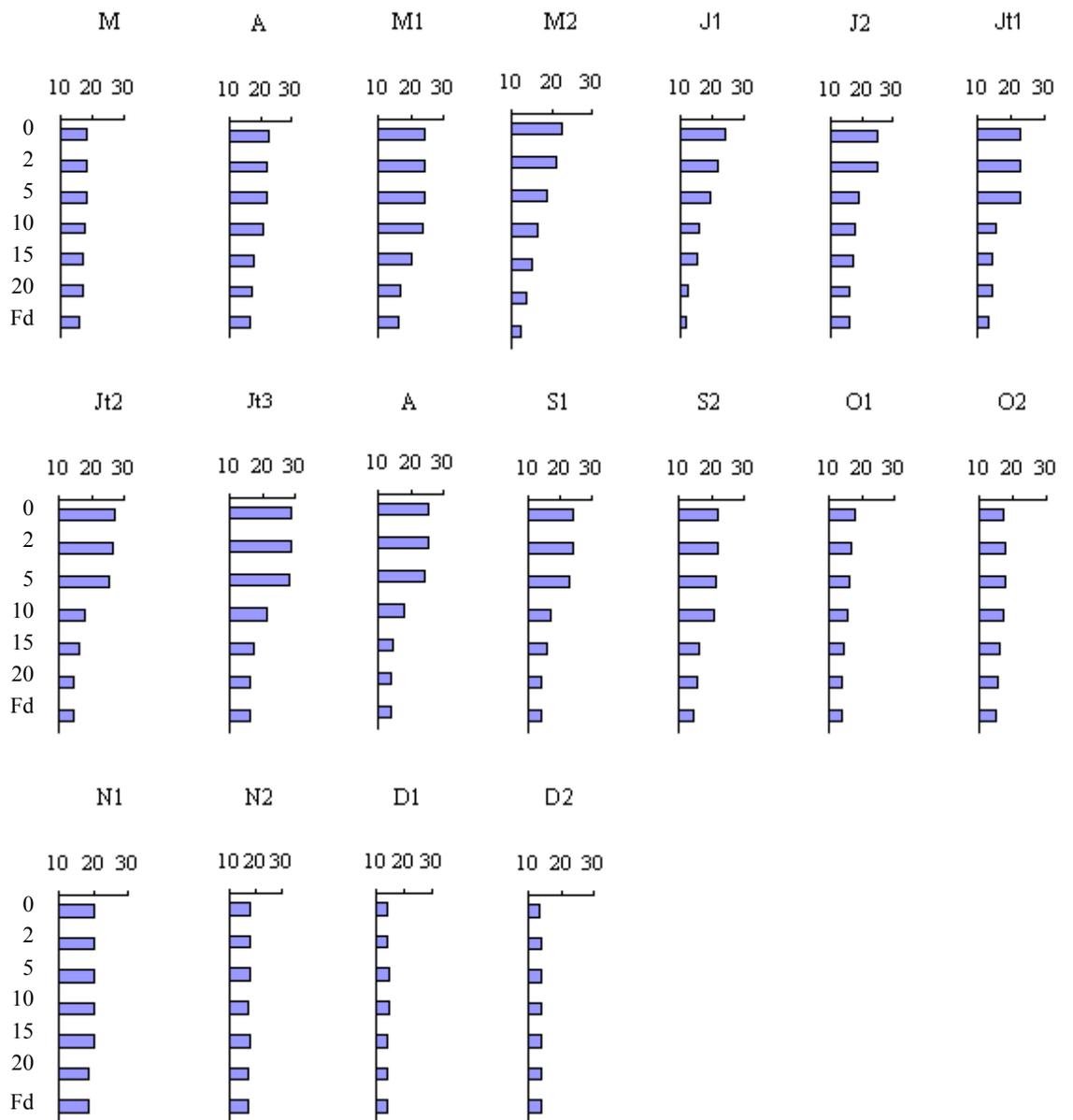


Fig. 4 - Variations spatio-temporelles des valeurs de température (°C) au cours de la 2<sup>ème</sup> campagne de prélèvements aux profondeurs 0m ; 2m ; 5m ; 10m ; 15m ; 20m et au fond-1m.

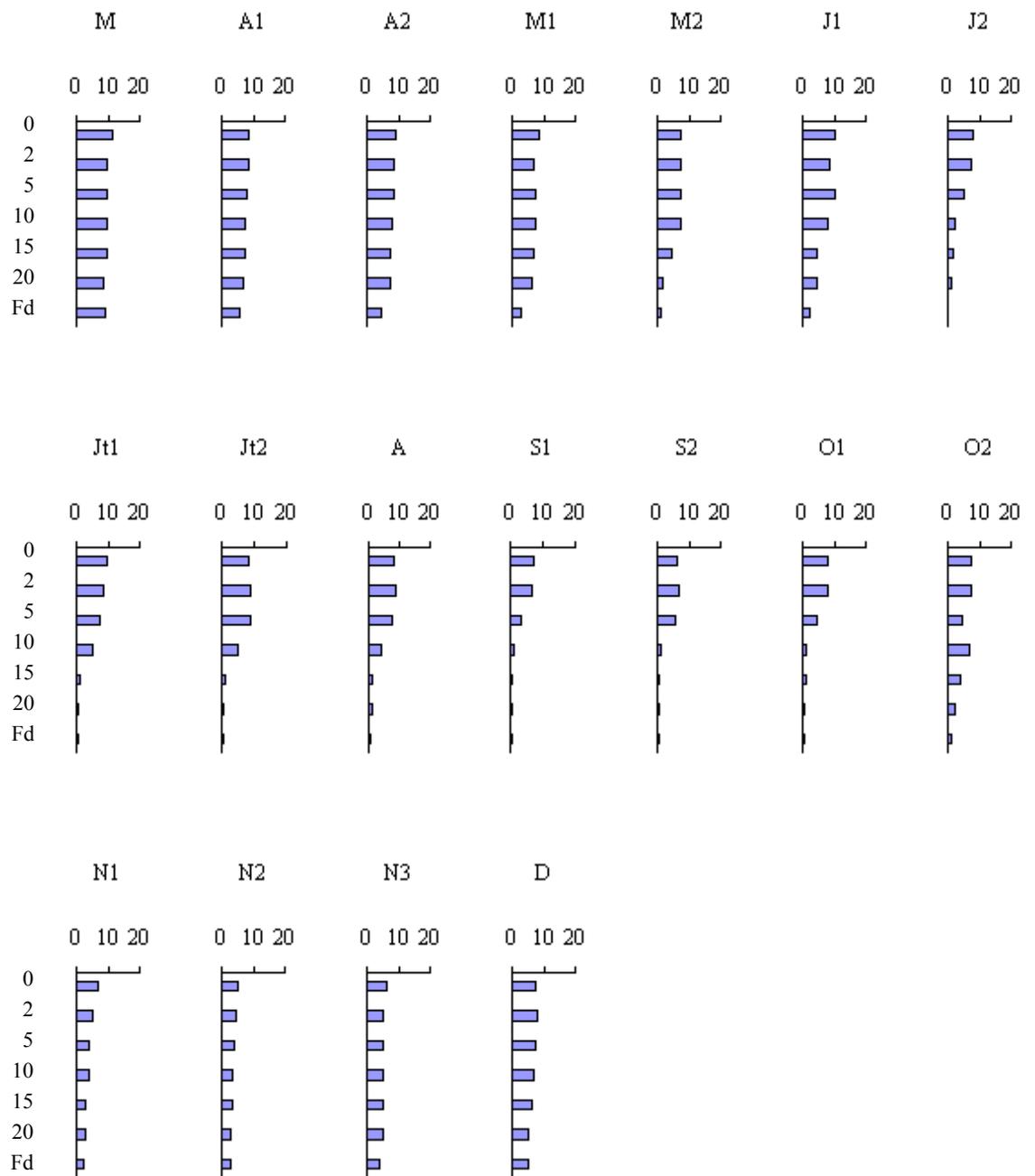


Fig. 5 - Variations spatio-temporelles des teneurs en oxygène dissous ( $\text{mgO}_2 \cdot \text{l}^{-1}$ ) au cours de la 1<sup>ère</sup> campagne de prélèvements aux profondeurs 0m ; 2m ; 5m ; 10m ; 15m ; 20m et au fond-1m.

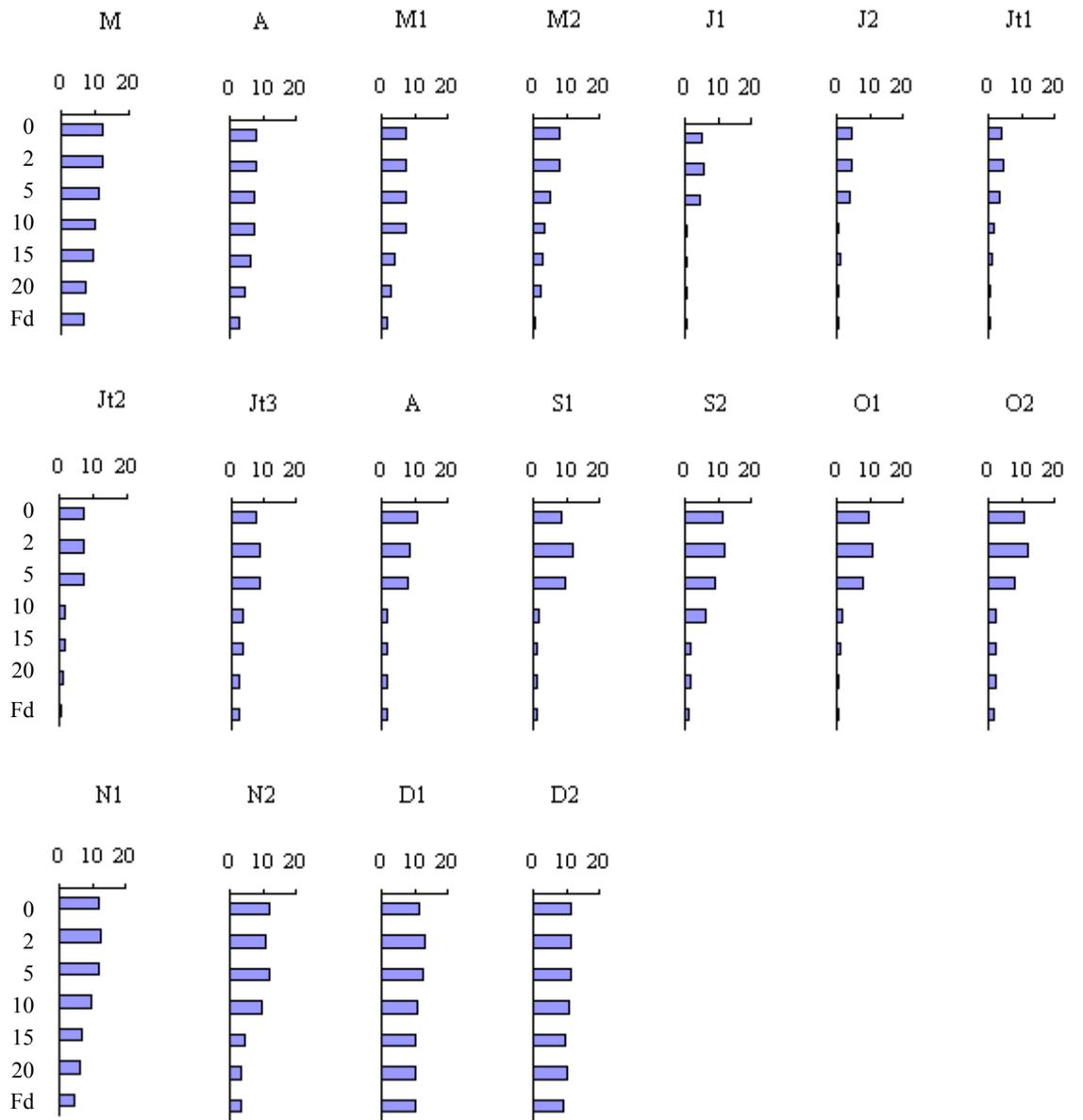


Fig. 6 - Variations spatio-temporelles des teneurs en oxygène dissous ( $\text{mgO}_2.\text{l}^{-1}$ ) au cours de la 2<sup>ème</sup> campagne de prélèvements aux profondeurs 0m ; 2m ; 5m ; 10m ; 15m ; 20m et au fond-1m.

## Annexes II

Composition du peuplement phytoplanctonique :

Classe : Cyanophycées

Ordre : Chroococcales

Famille : Chroococcacées

*Microcystis aeruginosa*

*Chroococcus turgidus*

*Chroococcus tenuissima*

Ordre : Nostocales

Famille : Nostocacées

*Anabaena variabilis*

*Lyngbya limnitica*

*Aphanezomenon sp.*

*Palikiella elegans*

Famille: Oscillatoriacées

*Oscillatoria mougeoti*

*Spirulina sp.*

Classe : Euchlorophycées

Ordre : Volvocales

Famille : Volvocacées

*Carteria cordiformis*

Ordre : Chlorococcales

Famille : Hydrodictyacées

*Pediastrum simplex*

*Pediastrum ovatum*

*Pediastrum boryanum*

*Pediastrum duplex chlatratum*

Famille: Scenedesmacées

*Scenedesmus acuminatus*

*Scenedesmus bijugatus*

*Scenedesmus dimorphis*

*Coelastrum microsporum*

*Coelastrum reticulatum*

Famille: Chlorococcacées

*Tetraedron minimum*

*Crucigenia sp.*

Famille : Oocystacées

*Oocystis borgei*

*Oocystis crassa*

*Oocystis lacustris*

*Elakatothrix gelatinosa*

Famille : Palmellacées

*Sphaerocystis schroeterie*

*Phacotus lenticularis*

Classe : Zygothécées

Ordre : Zygnématales

Famille : Desmidiacées

*Cosmarium reniforme*

*Cosmarium punctilatum*

*Closterium aciculare*

Classe : Cryptophycées

Ordre : Cryptomonadales

Famille : Cryptomonacées

*Cryptomonas ovata*

*Cryptomonas caudata*

Classe : Dinophycées

Ordre : Péridiniales

Famille : Péridiniacées

*Peridinium cinctum*

*Peridiniopsis elpatiewsky*

Famille : Gymnodiniacées

*Ceratium hirundinella*

*Gymnodinium sp.*

Classe : Euglénophycées

Ordre : Euglénales

Famille : Euglénacées

*Euglena acus*

*Euglena oxyuris*

*Euglena sp.*

*Trachelomonas verrucosa*

*Trachelomonas hispida*

*Phacus orbicularis*

*Phacus sp.*

Diatomophycées

Ordre : Coscinodiscales

Famille : Coscinodiscacées

*Cyclotella ocellata*

Ordre : Diatomales

Famille : Diatomacées

*Synedra acus*

*Synedra ulna*

Famille : Nitzschiacées

*Nitzschia acicularis*

*Nitzschia palea*

Ordre : Naviculales

Famille : Naviculacées

*Navicula sp.*

Classe : Chrysophycées

Ordre : Chrysomonadales

Famille : Dinobryacées

*Dinobryon sertularia*

*Dinobryon divergens*

**Résumé :**

Les objectifs de ce travail étaient, dans un premier temps, de suivre les variations spatio-temporelles de l'abondance bactérienne et de la densité phytoplanctonique et, dans un deuxième temps, de préciser, par une méthode expérimentale de mesure de la prédation sur les communautés bactériennes, si les processus de phagotrophie algale ont un impact déterminant dans les flux de matière et d'énergie en milieux lacustres en particulier dans le réservoir du barrage Allal El Fassi.

Au cours des deux campagnes de prélèvements, l'abondance des communautés bactériennes, essentiellement constituées de cellules libres de forme sphérique, a fluctué de  $1,0$  à  $9,8 \times 10^6$  cellules.l<sup>-1</sup>. A 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 peuplement phytoplanctonique est largement dominé par la diatomée centrique *Cyclotella ocellata* qui constitue, en moyenne, entre 42 et 56% de l'abondance et entre 23 et 29% de la biomasse phytoplanctonique totale. A côté de cette espèce, la retenue du barrage Allal El Fassi est caractérisée par le développement, en été et en automne, de phytoplancton potentiellement mixotrophe qui coïncide avec la stabilisation des abondances bactériennes, ce qui permet d'émettre l'hypothèse d'une relation trophique entre ces deux communautés planctoniques. Ainsi, 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. divergens*) dominaient la communauté algale, accompagnées de deux Dinophycées (*Peridinium cinctum* et *Ceratium hirundinella*) et d'une Cryptophycée (*Cryptomonas ovata*).

A l'aide d'expériences de broutage utilisant un traceur bactérien (microsphères fluorescentes), nous avons pu mesurer une activité bactérivore chez les cinq espèces d'algues citées. L'impact de prédation de l'ensemble de cette communauté de phytoflagellés mixotrophes a varié de  $1,2$  à  $357 \times 10^4$  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 laisse 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, bactérioplancton, picoplancton réservoirs.

