

virus, bactéries et protistes pathogènes du phytoplancton

le rôle insoupçonné des parasites dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques

Stéphan Jacquet¹, Isabelle Domaizon¹, Sylvie Masquelier²,
Cécile Lepère², Laure Guillou², Aurélie Chambouvet²,
Didier Debroas³, Télésphore Sime-Ngando³

¹INRA, UMR 42, Centre alpin de recherches sur les réseaux trophiques des écosystèmes limniques (CARRTEL), Station d'hydrobiologie lacustre, 74203 Thonon-les-Bains cedex

²Station biologique de Roscoff, UMR 7144 et UPMC, place Georges Tessier, 29282 Roscoff cedex

³Université Blaise Pascal, CNRS, UMR 6023, Microorganismes : génome et environnement, 63177 Aubière cedex

*jacquet@thonon.inra.fr ; domaizon@thonon.inra.fr ; sylvie.masquelier@hotmail.com
cecile.lepere@yahoo.fr ; lguillou@sb-roscoff.fr ; chambouvet@sb-roscoff.fr ;
didier.debroas@univ-bpclermont.fr ; telesphore.sime-ngando@univ-bpclermont.fr*

L'avenir appartient aux parasites...

Microscopiques, les parasites sont la plupart du temps invisibles, mais présents partout. Ils infectent tous les organismes du monde vivant. La dernière décennie a révélé une incroyable diversité chez les parasites viraux, bactériens et eucaryotes. Ceux infectant le phytoplancton pourraient avoir une importance capitale dans la dynamique des populations algales et dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques, mais leur rôle est encore très largement méconnu à ce jour (Brussaard, 2004). Sur ces questions, la recherche ne fait que commencer (encadré 1).

Depuis longtemps pourtant, certains chercheurs voient dans les parasites des moyens naturels de lutte biologique en milieu naturel ou confiné (par exemple pour l'aquaculture). De nombreuses

Encadré 1.

Recherches actuelles sur les parasites et les virus dans les milieux aquatiques

Des enjeux scientifiques (en termes de connaissances, notamment du point de vue de l'évolution) et les enjeux environnementaux (problématiques liées à l'eutrophisation et la gestion des milieux) justifient aujourd'hui les travaux relatifs au rôle des parasites, dont les virus, dans les milieux aquatiques. C'est là une thématique scientifique critique pour appréhender le fonctionnement de ces écosystèmes.

Le Laboratoire Microorganismes : génome et environnement (LMGE) à Clermont-Ferrand, le Centre alpin de recherches sur les réseaux trophiques des écosystèmes limniques (CARRTEL) à Thonon-les-Bains et l'équipe Phytoplancton de la Station biologique de Roscoff sont investis dans ces recherches à l'échelle nationale et internationale.

Parmi les programmes de recherche portés par ces laboratoires en lien avec le présent article, on peut citer : Aquatic protist biodiversity : the paradox (AQUAPARADOX) et Diversity and roles of eumycetes in the pelagial (DREP), deux projets financés par l'Agence nationale de la recherche.

La région Rhône-Alpes soutient également deux programmes : Les parasites du phytoplancton des milieux lacustres : des virus aux eucaryotes. Identification, diversité et dynamique d'inconnus aux rôles majeurs (PARAPHY) et Diversité et rôle des virus infectant le phytoplancton (ALGOVIR).

contraintes et limites (techniques, pratiques et cognitives) expliquent que ces manipulations biologiques ne soient pas opérationnelles aujourd'hui. L'une des limites essentielles est le manque de connaissances concernant les interactions complexes entre micro-organismes. Ce serait en effet un pré-requis indispensable afin d'appréhender les conséquences que cette lutte biologique orchestrée par l'homme aurait sur le fonctionnement de l'écosystème.

Au-delà des possibilités de lutte, instrumentaliser ces modes de régulation biologique pourrait être une clé de l'aquaculture du futur, dans laquelle les microalgues (ou phytoplancton) pourraient se montrer incontournables (source de nourriture, de composés alimentaires, de molécules médicamenteuses, de biocarburants, *etc.*).

L'importance du phytoplancton

Les microalgues participent à des processus clés comme la production d'oxygène et de biomasse. Elles sont également susceptibles d'intervenir au niveau de la dépollution, de la régulation du climat (en captant le CO₂ atmosphérique ou en relarguant d'autres gaz vers l'atmosphère comme le diméthyl sulfure par exemple) ou encore dans la production d'énergie et l'industrie pharmaceutique. Au cours de l'évolution, les algues ont en effet montré leur étonnante capacité d'adaptation aux changements des conditions environnementales et leur résistance à de nombreux types d'agressions, en développant des systèmes sophistiqués comme la synthèse de molécules diverses. Elles pourraient devenir d'ici quelques années de « véritables usines à médicaments » : anticoagulants, anti-inflammatoires, antiseptiques, anti-cancéreux, antiviraux, antibactériens, anti-stress, *etc.*

Elles offrent aussi un potentiel prometteur au niveau énergétique. Les microalgues ont en effet la propriété de contenir jusqu'à 60% de leur masse en lipides. De plus, l'intérêt du phytoplancton réside dans sa quantité et sa capacité de croissance en continu. Cette productivité pourrait ainsi répondre à la menace que les agro-carburants (blé, maïs ou colza) font peser sur la biodiversité, l'utilisation de l'eau douce ou encore l'approvisionnement alimentaire. Les microalgues cultivées en mer ou avec de l'eau de mer dans des bassins confinés ne nécessitent pas d'eau douce et sont capables de fournir biocarburant, biogaz et hydrogène. Un projet nommé Shamash et coordonné par l'Institut national de la recherche en informatique et automatique (INRIA) a étudié le rendement de production d'huile à l'hectare et la faisabilité de la production de phytoplancton comme alternative énergétique au pétrole et aux agrocarburants de première génération. Sachant que ces microalgues sont vingt fois plus productives que les plantes terrestres (Cadoret et Bernard, 2008), elles pourraient fournir 25 000 litres d'huile par hectare, quand le colza n'en produit que 1 500, le tournesol, 950, et le soja, 446.

Mais qu'est-ce que le phytoplancton ?

Le terme « phytoplancton » regroupe une multitude d'organismes végétaux vivant en suspension dans l'eau – probablement plusieurs centaines de milliers d'espèces à un million dont 40 000 sont réellement connues et identifiées. Très diversifiés, ces organismes présentent une taille généralement comprise entre 2 et 200 µm.

La composition en espèces et l'abondance relative des différents groupes phytoplanctoniques sont des éléments fondamentaux de la structure et du fonctionnement des écosystèmes aquatiques. En effet, le phytoplancton est un maillon essentiel de la chaîne alimentaire en milieu pélagique et constitue un indicateur important du niveau trophique des hydrosystèmes qui, rappelons-le, représentent 75% de la surface terrestre environ.

Le phytoplancton est constitué de cellules procaryotes photosynthétiques, les cyanobactéries, et de protistes, eucaryotes unicellulaires chlorophylliens, qui vivent en suspension dans les lacs, rivières, mers et océans, jusqu'à 200 m de profondeur. À travers le processus de photosynthèse, ces microalgues sont les principaux contributeurs à la biomasse et à la production primaire des écosystèmes aquatiques.

Le rôle du phytoplancton dans le cycle du carbone est bien connu. Il absorbe en effet une forte proportion du CO₂ que nous rejetons dans l'atmosphère et produit une part tout aussi importante de l'oxygène que nous respirons. Représentant seulement 1 à 2 % de la biomasse de la biosphère, ces organismes photosynthétiques aquatiques sont tout de même responsables de 45 % de l'activité photosynthétique sur Terre (Falkowski, 1994 ; Field *et al.*, 1998). Nous leur devons l'oxygénation de notre atmosphère il y a 3 milliards d'années (Sleep, 2001).

La biomasse phytoplanctonique et sa productivité, qui est liée à la rapidité des processus de croissance, de mortalité, de recyclage, *etc.*, sont des indicateurs de l'état de santé des écosystèmes aquatiques. Toute perturbation environnementale peut entraîner des altérations dans la composition et la distribution des groupes phytoplanctoniques et engendrer alors des dysfonctionnements de l'écosystème.

Les dysfonctionnements du phytoplancton : proliférations et toxicité

Dans les lacs et réservoirs, certaines cyanobactéries d'eau douce forment des colonies de cellules (par exemple *Microcystis aeruginosa*), parfois organisées en filaments (comme celles de *Planktothrix agardhii* ou de *P. rubescens*). Ces colonies, quand leur développement devient trop important, sont susceptibles de colmater les prises d'eau et les pompes d'alimentation avec pour conséquence des difficultés dans le traitement de l'eau brute, un goût et une odeur désagréables.

Leur prolifération (ou efflorescence ou « *blooms* » en anglais) diminue la transparence des eaux et la baignade peut alors être interdite pour des raisons préventives et/ou de sécurité réelle. De plus, la prolifération de certaines espèces phytoplanctoniques en été conduit généralement à des dépôts croissants de matières organiques appauvrissant les eaux profondes en oxygène. Les eaux deviennent anoxiques (dépourvues d'oxygène), ce qui entraîne un remaniement au sein des espèces biologiques du milieu allant parfois jusqu'à une mortalité massive d'invertébrés benthiques et de poissons. Certaines espèces de cyanobactéries produisent en outre des toxines dont les impacts sont sévères pour les animaux et pour la santé humaine. Ces proliférations peuvent donc occasionner de forts désagréments dans les plans d'eau et les eaux marines côtières à vocation récréative (eaux de baignade, de pêche amateur, de plongée, de voile, *etc.*) et/ou professionnelle (alimentation en eau potable, pêche, *etc.*).

En milieu côtier, les toxines produites par certaines microalgues peuvent s'accumuler le long de la chaîne trophique et accroître leur concentration à chaque niveau trophique supérieur : c'est le phénomène de bioaccumulation. C'est ainsi que des organismes filtreurs comme les moules ou les huîtres peuvent devenir impropres à la consommation lorsque des toxines se sont accumulées dans leurs tissus à la suite de la prolifération de certaines microalgues dans le milieu. À des niveaux largement au dessus des normes requises, ces toxines provoquent la diarrhée dans le meilleur des cas, mais peuvent parfois entraîner des problèmes neurologiques graves – paralysie ou amnésie – voire, rarement, la mort des patients.

Ces toxines sont extrêmement résistantes, notamment à la chaleur, et cuire les bivalves n'élimine en rien le problème. Les conséquences sont parfois dramatiques. Dans les eaux chaudes du Golfe du Mexique pullule le dinoflagellé *Karenia brevis* ; il produit une neurotoxine très puissante qui décime la faune locale. Des toxines peuvent même se disséminer dans l'air et provoquer des problèmes respiratoires aux occupants des plages. *Ostreopsis ovata* a fait quelques dégâts durant l'été 2008 sur les plages de la Côte d'Azur en provoquant toux, fièvres et troubles respiratoires. Dans les basses latitudes, au milieu des massifs coralliens, il est souvent hasardeux de consommer de nombreuses espèces de poissons, qui sont pourtant la première richesse locale. Leur chair est toxique et transmet à l'homme la ciguatera, également connue sous le nom de la « gratte », qui se traduit par des dérèglements neurologiques, digestifs ou cardiovasculaires. Là encore, plusieurs espèces de dinoflagellés sont incriminées, dont *Gambierdiscus toxicus*.

Dans d'autres cas, moins graves, une épaisse mousse peut s'accumuler le long des plages à la lisière entre le sable et l'eau. C'est le cas par exemple sur les côtes de la Manche. Cette fois-ci, rien

de toxique même si le phénomène est spectaculaire : il s'agit de la prolifération du nanoflagellé colonial *Phaeocystis*, qui produit d'énormes quantités de mucus glucidique lors de la rupture des colonies. Lorsque le brassage est fort au printemps, et durant le déclin de cette microalgue (c'est à dire quand la population algale meurt), le mucus se transforme en mousse par émulsion. La plage écume et dégage une odeur désagréable lors de la décomposition des mousses. D'autres exemples d'eaux colorées, sans lien avec les phénomènes d'eutrophisation, pourraient être cités sur les côtes françaises avec *Karemia mikimotoi* (un dinoflagellé rouge-brun) ou encore *Emiliana huxleyi* (un coccolithophoridé dont les efflorescences de couleur laiteuse sont visibles depuis l'espace).

La question est de savoir d'où proviennent ces dérèglements démographiques parfois très spectaculaires au sein du phytoplancton. Si sa diversité et sa dynamique sont relativement bien connues, ainsi que les rôles respectifs des ressources nutritives (azote, phosphore) et des prédateurs herbivores, il reste beaucoup à découvrir sur le rôle des parasites.

Régulation du phytoplancton par les ressources et la prédation

La littérature nous apprend que de nombreux facteurs abiotiques comme la concentration en éléments nutritifs (typiquement l'azote et le phosphore), la quantité et la qualité de la lumière, la température, le pH, la stabilité de la colonne d'eau, l'hydrodynamisme, ou encore le confinement des masses d'eau interviennent comme facteurs de régulation du phytoplancton et de ses efflorescences.

Par exemple, la prolifération d'une cyanobactérie filamenteuse toxique (*Planktothrix rubescens*) a été étudiée dans les lacs Léman et du Bourget, deux lacs comparables en termes de qualité globale du milieu. Jacquet *et al.* (2005) ont ainsi pu montrer que l'accroissement de biomasse de cette cyanobactérie débutait toujours dans la couche supérieure du métalimnion (couche d'eau intermédiaire comprise entre 10 et 20 m sous la surface, caractérisée par un fort gradient de température et de fortes concentrations en nutriments et en oxygène) et qu'elle était liée à l'augmentation de la transparence des eaux enregistrée dans la dernière décennie, elle-même due à la diminution de la biomasse algale dans la zone de surface au printemps et en été. De plus, la stabilité physique de la colonne d'eau permet d'expliquer en grande partie le développement de cette cyanobactérie et les différences marquées observées entre les lacs Léman et du Bourget. En effet l'espèce, pour se développer, se maintient en suspension à la limite entre deux masses d'eau de densités différentes, ce qui est le cas au Bourget et pas au Léman. Il a également été montré que la profondeur de ces proliférations peut considérablement varier entre le nord et le sud du lac parce que des ondes d'amplitude importante parcourent les limites entre ces masses d'eaux profondes. Récemment, des expériences en laboratoire avec *P. rubescens* ont révélé qu'elle résistait fortement à la prédation zooplanctonique et qu'elle sécrète, en plus des toxines, des composés dits allélopathiques, les microcystines, empêchant les autres espèces du phytoplancton de se développer en sa présence (Oberhaus *et al.*, 2007a et 2007b). Le déterminisme de l'apparition et du maintien d'une efflorescence phytoplanctonique est, en réalité, multi-factoriel.

Parmi les facteurs biotiques, l'action des prédateurs zooplanctoniques sur les niveaux trophiques inférieurs est un régulateur important de la structure et du développement des communautés algales (Pinel-Allou *et al.*, 1998 ; Sherr et Sherr, 2002). La biomasse phytoplanctonique diminue essentiellement sous l'action du broutage par les cladocères dans les lacs et par les copépodes en milieu marin et, dans une moindre mesure, par d'autres organismes, les protistes unicellulaires, ciliés et flagellés. Ce n'est pas le cas des espèces de grande taille ou filamenteuses citées précédemment, qui représentent de véritables impasses trophiques, d'où les nuisances évoquées.

Les parasites du phytoplancton

Les parasites vivent en intime association dans ou fixés sur leur hôte et en tirent toute ou quasiment toute leur énergie (encadré 2). Bien que le parasitisme soit la stratégie de consommation la plus répandue dans la nature, la plupart des études réalisées dans les écosystèmes

aquatiques l'ont jusqu'ici largement ignoré, notamment parce que son impact sur le fonctionnement des réseaux trophiques est difficilement quantifiable avec les méthodes classiques d'écologie. Les parasites ont pourtant une biomasse non négligeable et il est important de les prendre en compte dans les relations trophiques des milieux aquatiques, notamment en ce qui concerne leurs effets sur la dynamique des populations phytoplanctoniques. Il est vrai que, jusqu'à récemment, l'étude des protistes aquatiques avait été focalisée sur leur rôle de prédation. De manière arbitraire, les organismes flagellés hétérotrophes non identifiables car trop petits et sans signe morphologique distinctif apparent étaient largement mis dans le pool des prédateurs potentiels, notamment des mangeurs de bactéries (Lefèvre, 2007 et Lefèvre *et al.*, 2007).

Encadré 2. Qu'est-ce que le parasitisme ?

Le parasitisme selon Crofton (1971) doit satisfaire à l'ensemble des critères suivants :

- une relation écologique entre deux individus de taille différente [l'hôte étant plus grand que le parasite] ;
- le parasite est physiologiquement dépendant de l'hôte ;
- les hôtes trop infectés sont tués par les parasites [qui sont donc des pathogènes] ;
- les parasites possèdent un potentiel reproductif [ou *fitness*] supérieur à celui de l'hôte ;
- une agrégation de la population des parasites est observable chez les hôtes.

On estime aujourd'hui que près de 50% de la biodiversité totale de la planète est à porter au crédit (c'est-à-dire doit son existence) aux espèces parasites (Windsor, 1998; Toft, 1986). Leur faible contribution apparente en termes de biomasse a fait que leur rôle dans le fonctionnement des écosystèmes a longtemps été négligé. Aujourd'hui la question est posée de savoir si un écosystème sain est celui qui est riche en parasites (Hudson *et al.*, 2006) et de l'importance d'intégrer le rôle fonctionnel de ces parasites dans les modèles des réseaux trophiques microbiens.

Plusieurs études récentes ont montré que les parasites viraux, bactériens ou eucaryotiques peuvent avoir un impact significatif sur leurs hôtes phytoplanctoniques (Erard-Le Denn *et al.*, 2000 ; Brugerolle, 2002 ; Johanson et Coats, 2002 ; Park, 2002 ; Ibelings *et al.*, 2004 ; Brussaard, 2004 ; Park *et al.*, 2004 ; Mayali et Azam, 2004 ; Kagami *et al.*, 2004 ; Lefèvre, 2007 et Lefèvre *et al.*, 2007 ; Chambouvet *et al.*, 2008). Leur action dans les écosystèmes aquatiques (dans les chaînes alimentaires, par la connectance augmentée, sur l'efficacité des transferts, *etc.*) complexifie l'approche des réseaux trophiques notamment parce que ces parasites sont caractérisés par des cycles de vie relativement complexes et sont susceptibles de parasiter des hôtes appartenant à différents niveaux trophiques (Arias-Gonzales et Morand, 2006). Les modèles de fonctionnement des écosystèmes aquatiques s'en trouvent modifiés sur le plan qualitatif comme sur le plan quantitatif, car l'imprécision diminuant, une modélisation réaliste devient possible.

Les parasites eucaryotes

De nombreuses espèces phytoplanctoniques sont susceptibles d'être infectées par des parasites eucaryotes. Les impacts de ce parasitisme sont à la fois directs, par la mortalité des cellules hôtes, et indirects : effets en cascade, compétition, redistribution et recyclage de la matière organique et des nutriments, *etc.* Par exemple, l'infection d'une espèce de phytoplancton peut favoriser le développement d'une autre espèce. Ce processus peut donc être un facteur important dans le contrôle des successions saisonnières. Une infection peut également aboutir à la suppression ou au retardement de « blooms » du phytoplancton (Chambouvet *et al.*, 2008). Plus globalement, le parasitisme peut expliquer des changements dans la structuration planctonique des écosystèmes aquatiques. Quelques groupes taxonomiques sont régulièrement cités comme des parasites eucaryotes du phytoplancton. Il s'agit de champignons, en particulier des Chytrides, d'alvéolés (dinoflagellés, *Perkinsozoa*, colpodes) et de *Cercozoa*.

▪ Champignons

Les champignons peuvent parasiter de nombreux groupes phytoplanctoniques parmi les microalgues (diatomées, dinoflagellés, chrysophytes, chlorophycées, *etc.*) que ce soit dans les lacs ou bien en milieu marin (Ibelings *et al.*, 2004 ; Gleason *et al.*, 2008 ; Lefèvre *et al.*, 2007 ; Rasconi *et al.*, 2009). Les champignons sont souvent hôte-spécifiques, hautement infectieux et peuvent être extrêmement virulents. Ainsi, lors de certaines phases infectieuses, plus de 90% des cellules hôtes d'une

population peuvent être infectées. Sachant qu'une infection conduit théoriquement dans un premier temps à un ralentissement du métabolisme de la cellule hôte, et la plupart du temps à sa mort, on comprend que les Chytrides puissent avoir un rôle clé sur le fonctionnement des réseaux trophiques aquatiques. Les Chytrides se caractérisent par la production de zoospores flagellées mesurant entre 2 et 5 μm . Ils semblent avoir un effet plus particulièrement sur les algues résistantes au broyage par le zooplancton (*Asterionella*, *Staurastrum*). Avec les Chytrides, une fraction de la matière algale est remise en circulation par l'intermédiaire des zoospores du parasite qui sont broutées par le zooplancton (Kagami *et al.*, 2007; Lefèvre *et al.*, 2007). Les Chytrides ont à la fois un impact sur le contrôle des successions algales et donc altèrent les flux d'énergie et de matière *via* les lyses cellulaires, mais également *via* la ressource nutritive qu'ils représentent en termes de zoospores. Le concept de « *mycoloop* » a d'ailleurs été proposé par Kagami *et al.* (2007) afin de représenter ces interactions dans les modèles de réseaux trophiques (voir aussi Montagnes *et al.*, 2008).

▪ *Alveolata*¹

Le phylum des *Alveolata* renferme de nombreux parasites affectant notamment les organismes vertébrés non aquatiques. On peut citer l'agent de la malaria, *Plasmodium falciparum*, qui fait partie des *Apicomplexa*. Selon des études portant sur l'identification génétique des organismes du plancton marin et lacustre, qui permettent la co-détection des hôtes et de leur(s) parasite(s) respectif(s), les *Alveolata* contiendraient de nombreux autres parasites spécialisés dans l'infection de nombreux hôtes planctoniques (Cavalier-Smith et Chao, 2004; Brugerolle, 2002). La plupart de ces travaux révèlent une forte proportion de séquences d'ADN dans l'environnement affiliées au phylum des *Alveolata* et proches de parasites connus ou soupçonnés (voir plus loin).

Dans les lacs mésotrophes et eutrophes, les séquences génétiques de *Perkinsozoa* peuvent dominer les bibliothèques génétiques jusqu'à représenter près de 60% des séquences eucaryotes récupérées à partir de la fraction planctonique de taille <5 μm (Lefranc *et al.*, 2005). Actuellement deux clades distincts de *Perkinsozoa* ont été repérés en milieu lacustre (Lepère *et al.*, 2006 et 2008; Mangot *et al.*, 2009 et 2011). Les protistologues considèrent qu'il s'agit d'un groupe phylogénétique uniquement parasite dont tous les hôtes ne sont pas encore connus (Noren *et al.*, 1999; Leander et Keeling, 2003; Mangot *et al.*, 2009 et 2011). Ce groupe est également caractérisé par la production de zoospores au cours du stade libre (infectieux) de son cycle de vie (Dungan et Reece, 2006). Les genres *Parvilucifera* et *Perkinsus* sont connus en milieu marin. *Parvilucifera* infecte certaines espèces de microalgues susceptibles de produire des efflorescences toxiques (Figueroa *et al.*, 2008). Seuls des taxa proches phylogénétiquement ont été rapportés dans les banques de données moléculaires issues d'échantillons lacustres et une seule infection a été observée en eau douce. Il s'agit de l'espèce *Cryptophagus subtilis*, parasite du Cryptophyte *Chilomonas paramaecium* (Brugerolle, 2002).

Les dinoflagellés, dans leur stade végétatif, sont caractérisés par la présence de deux flagelles, l'un formant une ceinture permettant à la cellule de tourner sur elle-même, l'autre en forme de fouet positionné à l'arrière lui permettant d'avancer. De nombreuses espèces de dinoflagellés sont parasites, et leurs hôtes sont multiples, depuis les algues filamenteuses jusqu'à des crustacés ou des œufs de poissons. C'est donc l'ensemble du réseau trophique qui subit les attaques de ces parasites. L'un des plus connus est *Amoebophrya ceratii*, du groupe des Syndiniales abondant dans les bibliothèques génétiques en milieu marin, qui infecte en particulier d'autres espèces de dinoflagellés. L'ADN de cette espèce a été retrouvé dans de nombreux écosystèmes marins, depuis la surface des océans jusqu'aux sources hydrothermales profondes (Guillou *et al.*, 2008).

Récemment, il a été démontré que ces parasites étaient capables de réguler très spécifiquement leur population hôte dinoflagellé, y compris des espèces toxiques, et d'en empêcher la floraison. Une aubaine pour les aquacultures en Baie de Penzé, qui, pendant près de dix ans, ont souffert de la présence invasive d'*Alexandrium minutum*, un dinoflagellé produisant des toxines paralysantes et qui entraînait l'arrêt de la production d'huîtres et de bivalves tous les étés. À partir de 2001, les parasites de cette espèce se sont définitivement et naturellement installés aux côtés de leur hôte et

1. Le groupe des alvéolés (*Alveolata*) est constitué d'organismes vivants unicellulaires de formes assez diverses.

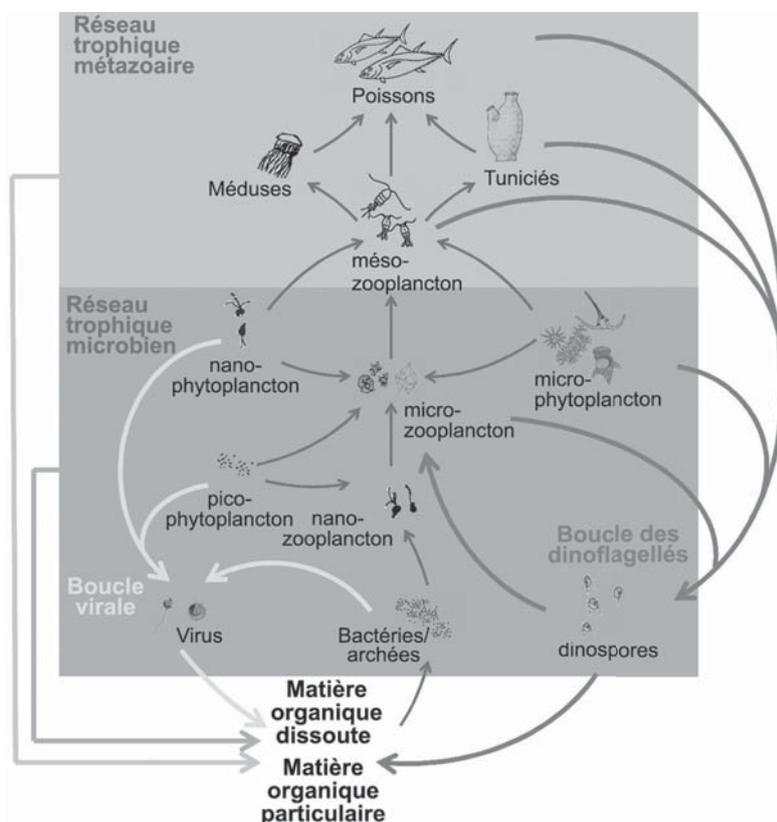


Fig. 1. Boucles parasitaires dans les réseaux trophiques marins. Schéma de C. Alves de Souza in Laure Guillou *et al.*, 2010, reproduit avec l'aimable permission de l'éditeur, *Microbiology Today*.

ont joué leur rôle de régulateur naturel à la perfection : plus aucune efflorescence toxique n'a été enregistrée, alors qu'*Alexandrium minutum* est toujours détectable à de faibles concentrations cellulaires (Chambouvet *et al.*, 2008).

L'autre atout intéressant de ces parasites est leur spécificité, le même pathogène infectant le même hôte d'une année sur l'autre. Ils sont ainsi capables de diminuer, voire d'empêcher l'apparition de blooms phytoplanctoniques. De là à imaginer leur utilisation dans la lutte biologique contre certaines efflorescences algales toxiques, il n'y aurait qu'un pas... mais toutes les conséquences écologiques sont encore loin d'être évaluées.

▪ *Cercozoa*

Les *Cercozoa* appartenant au super-groupe des Rhizaria regroupent des espèces flagellées et amibes. Ils sont connus pour jouer un rôle important dans les réseaux trophiques, notamment par leur activité bactérivore. Certaines espèces ingèrent des algues de petite taille mais d'autres, comme le genre *Chryothecomonas*, sont capables de parasiter des espèces de diatomées de bien plus grande taille en phagocytant progressivement le cytoplasme de leur hôte ou en s'attachant par exemple à leur frustule (enveloppe) (Schnepf *et al.*, 2000).

Les parasites viraux

De nombreuses études ont décrit le processus d'infection et ses conséquences pour certaines populations phytoplanctoniques naturelles marines (pour un résumé, voir Brussaard, 2004). La lyse virale peut être l'une des principales causes du déclin des efflorescences lorsque l'état physiologique des cellules est en baisse et/ou quand les populations atteignent de très fortes concentrations (Jacquet *et al.*, 2002). Si le milieu marin a été largement étudié, il n'existe cependant presque aucune donnée concernant l'importance de la lyse virale sur le phytoplancton lacustre (Tijdens *et al.*, 2008).

Dans les milieux aquatiques, on estime entre 10^6 et 10^9 le nombre de virus par millilitre. Ces virus sont majoritairement des bactériophages susceptibles d'infecter l'ensemble des procaryotes (Bactéries et Archées) présents au sein des écosystèmes (Wommack et Colwell, 2000).

Depuis le début des années 1990, on sait aussi que les virus peuvent infecter différentes classes phytoplanctoniques eucaryotiques – diatomées, dinoflagellés, cryptophycées, prasinophycées – sans oublier les procaryotes photosynthétiques représentés majoritairement par les cyanobactéries (Suttle, 2000). À ce jour, seulement quelques dizaines de virus infectant des microalgues eucaryotiques ont été isolés et caractérisés, ce qui est relativement faible (0,01 % d'après Suttle, 2000) en comparaison des milliers d'espèces phytoplanctoniques répertoriées !

Lors des efflorescences phytoplanctoniques, ces virus sont souvent capables de lyser jusqu'à 95 voire 99% (78% en moyenne) de la population. Ils sont alors les principaux agents de la mortalité algale, empêchant toute surpopulation phytoplanctonique tout en favorisant une redistribution efficace de la matière organique dissoute et particulaire dans le milieu (Wilhelm et Suttle, 1999). Cela est bénéfique à l'écosystème aquatique.

En fait, les virus du phytoplancton pourraient jouer un rôle clé à la fois dans l'écologie et la bio-géochimie des écosystèmes puisqu'ils impactent la dynamique des blooms algaux, le recyclage des nutriments (Furhman, 1999), la structure de la communauté phytoplanctonique, la modulation de la concentration de certains gaz atmosphériques, et probablement les transferts de gènes entre micro-organismes, mais paradoxalement, l'écologie de ces virus est encore très mal connue. La mortalité phytoplanctonique imputable aux virus d'un point de vue quantitatif comparativement à d'autres processus comme le broutage (sans parler d'autres parasites) n'est toujours pas établie. Bien qu'il ait été montré que les virus puissent réduire considérablement la production primaire (Suttle *et al.*, 1990) et causer le déclin de populations algales (Bratbak *et al.*, 1993 ; Nagasaki *et al.*, 1994 ; Brussaard *et al.*, 1996 ; Castberg *et al.*, 2001 ; Jacquet *et al.*, 2002, voir fig. 2), il n'y a pas encore à ce jour de mesures directes de la mortalité de populations phytoplanctoniques naturelles dues aux virus et ce, en raison d'un manque de méthodes adéquates. Encore aujourd'hui, on ne peut prédire qui des brouteurs zooplanctoniques ou des virus participent le plus au déclin de la production primaire ou, à défaut, au contrôle de leur population, et ce d'autant moins que ces processus sont fortement variables dans le temps et l'espace.

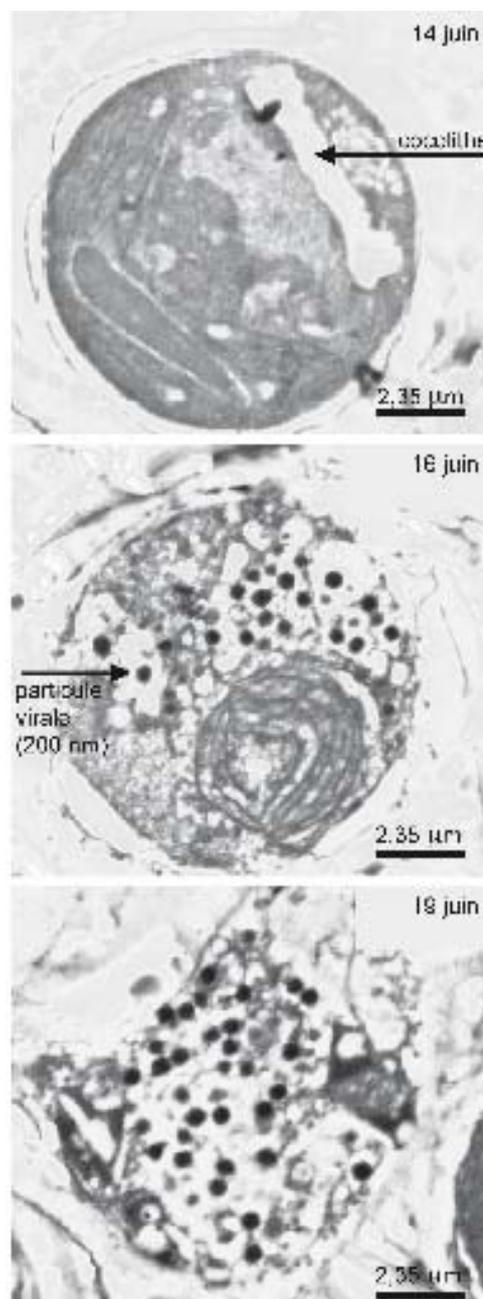


Fig. 2. Cellule diploïde d'*Emiliana huxleyi* infectée et lysée par un de ses virus spécifiques, EhV, en quelques jours (Jacquet *et al.*, 2002. Avec l'aimable autorisation d'*Aquatic Microbial Ecology*).

Cependant, l'étude du contrôle des efflorescences algales par les virus *Eh-EhV* (virus d'*Emiliana huxleyi*) ou encore *Ha-HaV* (virus d'*Heterosigma akashiwo*) révèle que l'infection est à la fois quantitative et qualitative. En effet, il y a une grande diversité clonale au sein des populations hôtes comme des populations virales qui se succèdent lors d'une efflorescence, avec différents stades de sensibilité ou de résistance du couple virus-hôte engagé dans une véritable « course à l'armement génétique ». Les virus contrôlent la biomasse algale mais aussi la composition clonale de la population qui prolifère (Tomaru *et al.*, 2008), et de ce fait, jouent un rôle dans le contrôle de l'intensité du bloom. C'est la raison pour laquelle il y a encore et toujours des efflorescences et c'est pourquoi les espèces hôtes ne s'éteignent pas définitivement malgré les attaques virales. C'est aussi pourquoi il reste difficile de proposer un contrôle biologique de ces efflorescences en utilisant l'action lytique des virus.

Il existe d'autres explications des efflorescences, telles que l'enkystement de certaines espèces et leur passage dans le sédiment (*Heterosigma akashiwo*), ou encore le changement de ploïdie de certaines autres les rendant « invisibles » (*Emiliana huxleyi*) (Tomaru *et al.*, 2008 ; Frada *et al.*, 2008). C'est ce qu'on a appelé la stratégie du « Cheshire cat », en référence au roman de Lewis Carroll, *Alice au pays des merveilles*, où le chat du Cheshire, malin et philosophe, échappe à l'ordre de décapitation de la Reine de cœur en rendant son corps transparent. Si les cellules diploïdes d'*Emiliana huxleyi* produisent des écailles calcaires et forment des populations gigantesques visibles depuis l'espace, sous l'attaque des virus marins, elles se transforment en cellules haploïdes, qui ne possèdent plus qu'un seul exemplaire de chromosome. Ces cellules haploïdes, non-calcifiantes et néanmoins très actives, sont totalement « invisibles » pour les virus ! Cet exemple, s'il pouvait être généralisé, pourrait vouloir dire que la sexualité a permis aux eucaryotes d'échapper aux attaques permanentes des virus et d'évoluer vers des organismes plus complexes et performants.

La liste des microalgues planctoniques marines connues et susceptibles d'infection virale s'élève à quelques dizaines ; 150 virus infectant ces algues ont été formellement identifiés (Wilson *et al.*, 2005). Bien que fortement assujetties, de par le monde, à des efflorescences potentiellement nuisibles d'un point de vue écologique ou économique (Sime-Ngando *et al.*, 2003), les eaux douces ont paradoxalement reçu beaucoup moins d'attention. De nombreux virus à cyanobactéries ont été détectés, isolés, décrits ou mis en culture mais presque aucun de ceux qui infectent le phytoplancton lacustre eucaryote, exception faite des virus des espèces *Chlorella*. Ceux-ci ont été caractérisés (structure du virion, identification et fonctionnalité des gènes, synthèse protéique, transcription, réplication de l'ADN, cycle de vie, *etc.*) (van Etten *et al.*, 2000). Les chlorovirus sont ubiquistes et ont été isolés dans une grande variété de milieux d'eau douce dans le monde. Les cinq autres genres connus parmi les phycoDNAviridae² – Coccolithovirus, Phaeovirus, Prymnesiovirus, Prasinovirus, Raphydovirus – proviennent d'études en milieux marins.

Il ne fait aucun doute que les écosystèmes aquatiques constituent un fantastique réservoir de diversité de ces virus, ce que la métagénomique a d'ailleurs commencé à laisser entrevoir (Breitbart *et al.*, 2002). Chaque cellule infectée peut libérer jusqu'à plusieurs centaines de virus à chaque événement de lyse, quelques heures seulement après que cellules et parasites se soient rencontrés. Cependant, on ne sait quasiment rien de la lysogénie, processus par lequel le virus est intégré en tout ou en partie dans le génome de l'hôte dans l'attente de conditions favorables pour un développement lytique, chez les virus de microalgues.

À Thonon-les-Bains, un projet de recherche débute pour caractériser la diversité virale phytoplanctonique au moyen de cytométrie en flux, PFGE, PCR-DGGE, séquençage, *etc.*, et pour déterminer le rôle fonctionnel de ces virus, ce qui place le projet au cœur des débats scientifiques actuels sur les services rendus par la biodiversité et l'impact des changements locaux et globaux sur l'évolution des écosystèmes. Notre objectif est d'élucider l'écologie fonctionnelle de la diversité des virus phytoplanctoniques et d'éclairer leur rôle en tant que facteurs de régulation de leurs hôtes algaux en milieu lacustre, plus particulièrement dans les grands lacs péri-alpins français.

2. Virus à ADN double brin infectant le phytoplancton.

Les associations entre bactéries et phytoplancton : la phycosphère

De nouvelles interactions microbiennes étroites et des relations trophiques ont été mises en évidence entre phytoplancton et bactéries hétérotrophes³. La succession saisonnière de divers groupes bactériens semble être liée à l'évolution de la biomasse phytoplanctonique et inversement : Lindström (2001) avait ainsi observé un lien entre les bactéries hétérotrophes et des chrysophycées et cryptophycées. Jardillier *et al.* (2004) ont révélé une relation entre la croissance et la production des groupes des alpha-protéobactéries et des Bacteroidetes avec la biomasse et la production des principaux groupes phytoplanctoniques. Ces relations spécifiques entre bactéries et phytoplancton ont tout d'abord été observées et analysées *in vitro*, comme entre *Alexandrium* et *Roseobacter* avec des cellules maintenues en culture et provenant de différentes régions géographiques (Jasti *et al.*, 2005).

Par la suite, des bactéries viables ont été observées à l'intérieur même de cellules eucaryotes phytoplanctoniques *in situ* (Biegala *et al.*, 2005), ce qui suggère un couplage étroit entre bactéries et microalgues au niveau de la phycosphère (c'est-à-dire l'environnement immédiat des cellules phytoplanctoniques) où les bactéries peuvent être à l'état libre, attachées à la surface des cellules algales, ou être intracellulaires. Du fait de la complexité des communautés phytoplanctoniques, il n'a pas encore été possible de déterminer si les liens entre leur dynamique, leur diversité et leur fonctionnement respectifs résultent de ces interactions spécifiques entre les bactéries et le phytoplancton et, si tel est le cas, quelles bactéries sont associées avec quel phytoplancton.

Or, il est fondamental de mieux comprendre ces interactions. Les relations très particulières qui peuvent exister entre bactéries hétérotrophes et cyanobactéries en sont un exemple, puisque les cyanobactéries peuvent requérir la présence des bactéries hétérotrophes pour croître et former des efflorescences (en profitant de la minéralisation de la matière et du recyclage des nutriments assurés par les bactéries typiquement au profit des autotrophes), ce qui suggère une association de type mutualiste (Paerl, 1996). Mais l'inverse est aussi vrai (Manage *et al.*, 2000) !

Parmi toutes les interactions possibles entre bactéries et phytoplancton, le caractère pathogène ou pouvoir algicide des bactéries vis-à-vis des microalgues a été mis en évidence, notamment dans des études portant sur les efflorescences phytoplanctoniques (Mayali et Azam, 2004). Déterminer si une ou plusieurs bactéries au sein de la communauté bactérioplanctonique sont potentiellement ou strictement algicides nécessite de les cultiver et de réaliser des expériences en laboratoire, ce qui est impossible dans la plupart des cas – plus de 99% des bactéries aquatiques ne sont pas cultivables. Toutefois, il a été possible d'isoler des bactéries à caractère algicide dans les eaux côtières japonaises et américaines où ont lieu de nombreuses et régulières efflorescences algales. Nombre de ces pathogènes ont ainsi révélé en laboratoire leur capacité à réduire le développement, voire à faire disparaître des espèces comme les dinoflagellés *Karenia brevis*, *Gymnodinium nagasakiense* et *Heterosigma akashiwo*, la raphidophycée *Chattonella antiqua*, ou encore la diatomée *Skeletonema costatum* dès lors que ces algues atteignent une certaine concentration dans le milieu (Ishida et Sugahara, 1984 ; Fukami *et al.*, 1992 ; Sakata, 2000). Ces bactéries parasites du phytoplancton peuvent, à certaines occasions, influencer la dynamique des populations et contribuer au déclin des efflorescences (Kim *et al.*, 1998 ; Imai *et al.*, 2001 ; Mayali et Azam, 2004 ; Liu *et al.*, 2008). Elles appartiennent aux genres *Alteromonas*, *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Saprospira*, *Cytophaga* ou *Cellulophaga*, *Pseudo-alteromonas*, *Vibrio*, *etc.* Leur mode d'action peut être soit direct par contact (parasitisme vrai), soit indirect par libération de molécules toxiques algicides. Elles seraient susceptibles de s'attaquer à une grande variété de microalgues, telles que les chlorophycées, les rhodophycées, les bacillariophycées, les dinophycées, les haptophycées et les raphidophycées. Chaque genre bactérien semblerait avoir une large gamme d'hôtes potentiels. Cependant, ces effets algicides sem-

3. Dans cet article, il n'est fait mention que du rôle du bactérioplancton en tant que parasite, mais les bactéries et archées constituent aussi un élément majeur de la zone pélagique des écosystèmes aquatiques, par leur biomasse et par leur action comme principal agent de recyclage des nutriments et de décomposition de la matière organique. Elles représentent une importante source de nourriture pour le zooplancton unicellulaire et multicellulaire, et sont la cible d'une intense activité lytique virale.

blent être spécifiques puisque par exemple une souche de *Flavobacterium* a un effet algicide sur *Gymnodinium nagasakiense* mais aucun sur *Chattonella antiqua* (Jasti *et al.*, 2005).

Cela pourrait s'expliquer en partie par une stratégie de défense qui met ces microalgues à l'abri d'une infection bactérienne. Ainsi, certains dinoflagellés peuvent réagir face aux bactéries algicides par la production de kystes temporaires, une forme de résistance bien connue dans ce groupe d'algues en cas de stress de l'environnement, qu'il soit de nature chimique ou biologique. C'est par exemple le cas des dinoflagellés *Lingulodinium polyedrum* (Mayali *et al.*, 2007) et *Heterocapsa circularisquama* (Nagasaki *et al.*, 2000) qui sont capables de faire des efflorescences. Cependant, l'interaction entre les genres bactériens et divers genres phytoplanctoniques reste mystérieuse. Ces bactéries apparemment pathogènes ont-elles des propriétés métaboliques qui leur sont propres ? Est-ce commun à toutes les bactéries qui, dans certaines situations, deviennent pathogènes ? Leur mode de vie est-il donc obligatoire ou facultatif ? Certaines microalgues sont-elles plus susceptibles de développer ces infections bactériennes ? Les algues picoplanctoniques (<3 µm) peuvent-elles être parasitées ? Le rôle de ces bactéries pathogènes est-il significativement important dans les écosystèmes aquatiques, comparativement à l'action des autres parasites (virus et eucaryotes) et à la prédation exercée par le zooplancton ?

Les relations entre bactéries et phytoplancton au niveau de la phycosphère semblent donc multiples et complexes. Elles sont cependant très peu étudiées contrairement aux relations existant entre plantes et bactéries au niveau de la rhizosphère.

Conclusions et perspectives

Il apparaît très clairement que les efflorescences phytoplanctoniques mais également la structure des peuplements et la succession des différentes populations, sont régulées par les ressources nutritives et par différents facteurs biotiques dont la prédation et le parasitisme. Les espèces les plus compétitives pour la ou les ressources et les plus résistantes à la prédation et au parasitisme devraient être les plus abondantes. Aujourd'hui, la question se pose de savoir quelles sont ces espèces, et comment, pourquoi et dans quelles circonstances elles dominent. Nous pouvons poser différentes hypothèses, sur la base de ce que l'on sait des virus, des parasites eucaryotes, et des connaissances acquises, le plus souvent en milieu marin.

Le contrôle parasitaire doit être particulièrement efficace sur les espèces capables d'atteindre de fortes concentrations. De manière analogue au broutage sélectif, il doit être important dans le maintien de la diversité et des patrons de succession des différentes espèces. Cette hypothèse répond à la théorie « que le meilleur perde » (traduction de l'anglais « *killing the winner* ») selon laquelle les espèces les plus compétitives et dominantes finissent toujours par être contrôlées par une attaque virale qui *in fine* régule leur biomasse et permet aussi le maintien de la biodiversité, en favorisant les espèces les moins compétitives pour les ressources disponibles (Thingstad et Lignell, 1997). Le maintien de la biodiversité spécifique et infraspécifique par les parasites spécialistes est donc expliqué par des considérations de densité des espèces hôtes. Cela peut avoir un intérêt pratique pour des organismes phytoplanctoniques comme les cyanobactéries et certains dinoflagellés susceptibles d'efflorescences qui peuvent provoquer de graves nuisances écologiques et sanitaires.

Si certaines espèces ne prolifèrent pas, c'est qu'elles sont fortement contrôlées et la question de la part relative du parasitisme dans ce contrôle reste entière.

Si les espèces prolifèrent, c'est que la prédation, au même titre que le parasitisme, est inefficace. Certains modèles semblent déjà valider cette hypothèse (Montagnes *et al.*, 2008), ce qui implique une spécificité des facteurs de bio-contrôle des efflorescences. Cette déconnexion temporaire entre parasites et hôtes permettrait d'expliquer par exemple la recrudescence des marées colorées, sans occulter le déplacement de souches par le relâchement d'eaux de ballast des navires ou le déplacement de coquillages ni les effets du changement climatique, *etc.*

Les interactions biotiques du type parasitisme sont encore mal décryptées. Afin de mieux comprendre le fonctionnement des réseaux trophiques, il apparaît important de pouvoir apprécier la diversité des parasites et de quantifier leur impact sur la dynamique et la diversité des microalgues qui constituent la base des réseaux alimentaires aquatiques.

Des programmes de recherche ont démarré sur ces sujets (encadré 1). Les parasites eucaryotes et les virus n'ont *a priori* pas le même impact au niveau du cycle du carbone : les parasites peuvent être directement consommés par les prédateurs, tandis que la lyse virale détourne la matière organique de sa phase particulière. Par contre les deux processus peuvent avoir un impact de même importance sur la dynamique et la diversité des espèces et permettraient d'expliquer en grande partie le paradoxe du plancton : comment est-il possible qu'un grand nombre d'espèces puissent co-exister dans un environnement relativement homogène dans lequel elles entrent en compétition pour les mêmes ressources nutritives en concentrations limitées ? ■

Références bibliographiques

- ARIAS GONZALEZ J.E., MORAND S., 2006. Trophic functioning with parasites: a new insight for ecosystem analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 320, 43-53.
- BIEGALA I., CUTTLE M., MARY I., ZUBKOV M., 2005. Hybridisation of picoeukaryotes by eubacterial probes is widespread in the marine environment. *Aquatic Microbial Ecology*, 41(3), 293-297.
- BRATBAK G., EGGE J.K., HELDAL M., 1993. Viral mortality of the marine alga *Emiliana huxleyi* (Haptophyceae) and termination of algal blooms. *Marine Ecology Progress Series*, 93(1-2), 39-48.
- BREITBART M., SALAMON P., ANDRESEN B., MAHAFFY J.M., SEGALL A.M., MEAD D., AZAM F., ROHWER F., 2002. Genomic analysis of uncultured marine viral communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(22), 14250-14255.
- BRUGEROLLE G., 2002. *Cryptophagus subtilis*: a new parasite of cryptophytes affiliated with the *Perkinsozoa* lineage. *European Journal of Protistology*, 37(4), 379-390.
- BRUSSAARD C.P.D., 2004. Viral control of phytoplankton populations – A review. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 51(2), 125-138.
- BRUSSAARD C.P.D., KEMPER R.S., KOP A.J., RIEGMAN R., HELDAL M., 1996. Virus-like particles in a summer bloom of *Emiliana huxleyi* in the North Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, 10(2), 105-113.
- CADORET J.P., BERNARD O., 2008. La production de biocarburant lipidique avec des microalgues: promesses et défis. *Journal de la Société de Biologie*, 202(3), 201-211.
- CASTBERG T., LARSEN A., SANDAA R.A., BRUSSAARD C.P.D., EGGE J.K., HELDAL M., THYRRAUG R., VAN HANSEN E.J., BRATBAK G., 2001. Microbial population dynamics and diversity during a bloom of the marine coccolithophorid *Emiliana huxleyi* (Haptophyta). *Marine Ecology Progress Series*, 221, 39-46.
- CAVALIER-SMITH T., CHAO E.E., 2004. Protalveolate phylogeny and systematics and the origins of Sporozoa and dinoflagellates (phylum Myzozoa nom. nov.). *European Journal of Protistology*, 40(3): 185-212.
- CHAMBOUVET A., MORIN P., MARIE D., GUILLOU L., 2008. Control of toxic marine dinoflagellate blooms by serial parasitic killers. *Science*, 322(5905), 1254-1257.
- CROFTON H.D., 1971. A model of host-parasite relationships. *Parasitology*, 63(3), 343-364.
- DUNGAN C.F., REECE K.S., 2006. *In vitro* propagation of two *Perkinsus* spp. parasites from Japanese manila clams *Venerupis philippinarum* and description of *Perkinsus honshuensis* n. sp. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 53(5), 316-326.
- ERARD-LE DENN E., CHRÉTIENNOT-DINET M.J., PROBERT I., 2000. First report of parasitism on the toxic Dinoflagellate *Alexandrium minutum* Halim. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50(1), 109-113.
- FALKOWSKI P.G., 1994. The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. *Photosynthesis Research*, 39(3), 235-258.
- FIELD C.B., BEHRENFELD M.J., RANDERSON J.T., FALKOWSKI P.G., 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281(5374), 237-240.
- FIGUEROA R.I., GARCÉS E., MASSANA R., CAMP J., 2008. Description, host-specificity, and strain selectivity of the dinoflagellate parasite *Parvilucifera sinerae* sp. nov. (*Perkinsozoa*). *Archiv für Protistenkunde*, 159(4), 563-578.
- FRADA M., PROBERT I., ALLEN M.J., WILSON W.H., DE VARGAS C., 2008. The "Cheshire cat" escape strategy of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* in response to viral infection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, (41), 15944-15949.
- FUHRMAN J.A., 1999. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, 399(6736), 541-548.
- FUKAMI K., YUZAWA A., NISHIJIMA T., HATA Y., 1992. Isolation and properties of a bacterium inhibiting the growth of *Gymnodinium nagasakiense*. *Nippon Suisan Gakkai*, 58(6), 1073-1077.
- GLEASON F.H., KAGAMI M., LEFÈVRE E., SIME-NGANDO T., 2008. The ecology of chytrids in aquatic ecosystems: roles in food web dynamics. *Fungal Biology Reviews*, 22(1), 17-25.
- GUILLOU L., VIPREY M., CHAMBOUVET A., WELSH R.M., KIRKHAM A.R., MASSANA R., SCANLAN D.J., WORDEN A.Z., 2008. Widespread occurrence and genetic diversity of marine parasitoids belonging to Syndiniales (Alveolata). *Environmental Microbiology*, 10(12), 3349-3365.
- GUILLOU L., ALVES DE SOUZA C., SIANO R., GONZÁLEZ H., 2010. The ecological significance of small eukaryotic parasites in marine ecosystems. *Microbiology Today*, 37(2), 93-95.
- HUDSON P.J., DOBSON A.P., LAFFERTY K.D., 2006. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites ? *Trends in Ecology and Evolution*, 21(7), 381-385.

- IBELINGS B.W., DE BRUIJN A., KAGAMI M., RIJKEBOER M., BREHM M., VAN DONK E., 2004. Host parasite interactions between freshwater phytoplankton and chytrid fungi (*Chytridiomycota*). *Journal of Phycology*, 40(3), 437-453.
- IMAI I., SUNAHARA T., NISHIKAWA T., HORI Y., KONDO R., HIROISHI S., 2001. Fluctuations of the red tide flagellates *Chattonella* spp. (Raphidophyceae) and the algicidal bacterium *Cytophaga* sp. in the Seto Inland Sea, Japan. *Marine Biology*, 138(5), 1043-1049.
- ISHIDA Y., SUGAHARA I., 1984. *Prevention and control of red tide microalgae by microorganisms (in Japanese)*. Koseisha-Koseikaku, Tokyo.
- JACQUET S., BRIAND J.F., LEBOULANGER C., AVOIS-JACQUET C., OBERHAUS L., TASSIN B., VINÇON-LEITE B., PAOLINI G., DRUART J.C., ANNEVILLE O., HUMBERT J.F., 2005. The proliferation of the toxic cyanobacterium *Planktothrix rubescens* following restoration of the largest natural French lake (Lac du Bourget). *Harmful Algae* 4(4), 651-672.
- JACQUET S., HELDAL M., IGLESIAS-RODRIGUEZ D., LARSEN A., WILSON W., BRATBAK G., 2002. Flow-cytometric analysis of an *Emiliana huxleyi* bloom terminated by viral infection. *Aquatic Microbial Ecology*, 27(2), 111-124.
- JARDILLIER L., BASSET M., DOMAIZON I., BELAN A., AMBLARD C., RICHARDOT M., DEBROAS D., 2004. Bottom-up and top-down control of the bacterial community composition in the euphotic zone of a reservoir. *Aquatic Microbial Ecology*, 35(3), 259-273.
- JASTI S., SIERACKI M.E., POULTON N.J., GIEWAT M.W., ROONEY-VARGA J.N., 2005. Phylogenetic diversity and specificity of bacteria closely associated with *Alexandrium* spp. and other phytoplankton. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(7), 3483-3494.
- JOHANSON M., COATS D. W., 2002. Ciliate grazing on the parasite *Amoebophrya* sp. Decreases infection of the red-tide dinoflagellate *Akashiwo sanguinea*. *Aquatic Microbial Ecology*, 28(1), 69-78.
- KAGAMI M., DE BRUIJN A., IBELINGS B.W., VAN DONK E., 2007. Parasitic chytrids: their effects on phytoplankton community and food-web dynamics. *Hydrobiologia*, 578, 113-129.
- KAGAMI M., VAN DONK E., DE BRUIJN A., RIJKEBOER M., IBELINGS B.W., 2004. Daphnia can protect diatoms from fungal parasitism. *Limnology and Oceanography*, 49(3), 680-685.
- KIM M.C., YOSHINAGA I., IMAI I., NAGASAKI K., ITAKURA S., UCHIDA A., ISHIDA Y., 1998. A close relationship between algicidal bacteria and termination of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) blooms in Hiroshima Bay, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 170, 25-32.
- LEANDER B.S., KEELING P.J., 2003. Morphostasis in alveolate evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(8), 395-402.
- LEFÈVRE E., 2007. *Taxonomic and functional diversity of heterotrophic flagellates in lakes: molecular approaches*. Thèse de l'université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 131 p.
- LEFÈVRE E., BARDOT C., NOEL C., CARRIAS J.F., VISCOGLIOSI E., AMBLARD C., SIME-NGANDO T., 2007. Unveiling fungal zooflagellates as members of freshwater picoeukaryotes: evidence from a molecular diversity study in a deep meromictic lake. *Environmental Microbiology*, 9(1), 61-71.
- LEFRANC M., THÉNOT A., LEPÈRE C., DEBROAS D., 2005. Genetic diversity of small eukaryotes in lakes differing by their trophic status. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(10), 5935-5942.
- LEPÈRE C., BOUCHER D., JARDILLIER L., DOMAIZON I., DEBROAS D., 2006. Succession and regulation factors of small eukaryote community composition in a lacustrine ecosystem (Lake Pavin). *Applied and Environmental Microbiology*, 72(4), 2971-2981.
- LEPÈRE C., DOMAIZON I., DEBROAS D., 2007. Community composition of lacustrine small eukaryotes in hyper-eutrophic conditions in relation to top-down and bottom-up factors. *Federation of European Microbiological Societies (FEMS) Microbiology Ecology*, 61(3), 483-495.
- LEPÈRE C., DOMAIZON I., DEBROAS D., 2008. Unexpected importance of potential parasites in the composition of freshwater small-eukaryote community. *Applied and Environmental Microbiology*, 74(10), 2940-2949.
- LINDSTRÖM E.S., 2001. Investigating influential factors on bacterioplankton community composition: results from a field study of five mesotrophic lakes. *Microbial Ecology*, 42(4), 598-605.
- LIU J.Q., LEWITUS A.J., KEMPTON J.W., WILDE S.B., 2008. The association of algicidal bacteria and raphidophyte blooms in South Carolina brackish detention ponds. *Harmful Algae*, 7(2), 184-193.
- MANAGE P.M., KAWABATA Z., NAKANO S.I., 2000. Algicidal effect of the bacterium *Alcaligenes denitrificans* on *Microcystis* spp. *Aquatic Microbial Ecology*, 22(2), 111-117.
- MANGOT J.F., DEBROAS D., DOMAIZON I., 2011. *Perkinsozoa*, a well-known marine protozoan flagellate parasite group newly identified in lacustrine systems: a review. *Hydrobiologia*, 659(1), 37-48.
- MANGOT J.F., LEPÈRE C., BOUVIER C., DEBROAS D., DOMAIZON I., 2009. Community structure and dynamics of small eukaryotes targeted by new oligonucleotide probes: new insight into the lacustrine microbial food web. *Applied and Environmental Microbiology*, 75 (19), 6373-6381.
- MAYALI X., AZAM F., 2004. Algicidal bacteria in the sea and their impact on algal blooms. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 51(2), 139-144.
- MAYALI X., FRANKS P.J.S., AZAM F., 2007. Bacterial induction of temporary cyst formation by the dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum*. *Aquatic Microbial Ecology*, 50(1), 51-62.
- MONIER A., LARSEN J.B., SANDAA R.A., BRATBAK G., CLAVERIE J.M., OGATA H., 2008. Marine mimivirus relatives are probably large algal viruses. *Virology Journal*, 5, 12.
- MONTAGNES D.J.S., CHAMBOUVET A., GUILLLOU L., FENTON A., 2008. Responsibility of microzooplankton and parasite pressure for the demise of toxic dinoflagellate blooms? *Aquatic Microbial Ecology*, 53(2), 201-210.
- NAGASAKI K., ANDO M., ITAKURA S., IMAI I., ISHIDA Y., 1994. Viral mortality in the final stage of *Heterosigma akashiwo* (Radinophyceae) red tide. *Journal of Plankton Research*, 16(11), 1595-1599.
- NAGASAKI K., YAMAGUCHI M., IMAI I., 2000. Algicidal activity of a killer bacterium against the red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* isolated from Ago Bay, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 66(4), 666-673.
- NORÉN F., MOESTRUP Ø., REHNSTAM-HOLM A.S., 1999. *Parvilucifera infectans* Norén et Moestrup gen. et sp. nov. (*Perkinsozoa* phylum nov.): a parasitic flagellate capable of killing toxic microalgae. *European Journal of Protistology*, 35(3), 233-254.
- OBERHAUS L., BRIAND J.F., LEBOULANGER C., JACQUET S., HUMBERT J.F., 2007a. Comparative effects of the quality and quantity of light and temperature on the growth of *Planktothrix agardhii* and *P. rubescens*. *Journal of Phycology*, 43(6), 1191-1199.

- OBERHAUS L., GÉLINAS M., PINEL-ALLOUL B., GHADOUANI A., HUMBERT J.-F., 2007b. Grazing of two toxic *Planktothrix* species by *Daphnia pulex*: potential for bloom control and transfer of microcystins. *Journal of Plankton Research*, 29(10), 827-838.
- PAERL H.W., 1996. Microscale physiological and ecological studies of aquatic cyanobacteria: macroscale implications. *Microscopy Research and Technique*, 33(1), 47-72.
- PARK M.G., COONEY S.K., YIH W., COATS D.W., 2002. Effects of two strains of the parasitic dinoflagellate *Amoebophrya* on growth, photosynthesis, light absorption, and quantum yield of bloom-forming dinoflagellates. *Marine Ecology-Progress Series*, 227, 281-292.
- PARK M.G., YIH W., COATS D.W., 2004. Parasites and phytoplankton, with special emphasis on dinoflagellate infections. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 51(2), 145-155.
- PINEL-ALLOUL B., MAZUMBER A., LACROIX G., LAZZARO X., 1998. Les réseaux trophiques lacustres : structure, fonctionnement, interactions et variations spatio-temporelles. *Revue des sciences de l'eau - Journal of Water Science*, vol. 11, numéro hors série, 163-197.
- RASCONI S., JOBARD M., JOUVE L., SIME-NGANDO T., 2009. Use of calcofluor white for detection, identification and quantification of phytoplanktonic fungal parasites. *Applied and Environmental Microbiology*, 75, 2545-2553.
- RUSCH D.B., HALPERN A.L., SUTTON G., HEIDELBERG K.B., WILLIAMSON S., YOOSEPH S., WU D., EISEN J.A., HOFFMAN J.M., REMINGTON K., BEESON K., TRAN B., 2007. The Sorcerer II global ocean sampling expedition: Northwest Atlantic through Eastern Tropical Pacific. *Public Library of Science Biology* 5(3): e77. doi:10.1371.
- SAKATA T., 2000. Control of harmful microalgae by microorganisms. In: Ishida Y., Honjo T. et al. (Eds.), *Mechanisms, prediction and mitigation of harmful algal blooms in Japan*. The Japan Fisheries Resource Conservation Association, Tokyo, p. 215-235.
- SCHNEPF E., KUHN S.F., BULMAN S., 2000. *Phagomyxa belle-rocheae* sp. nov. and *Phagomyxa odontellae* sp. nov., Plasmodiophoromycetes feeding on marine diatoms. *Helgoland Marine Research*, 54(4), 237-241.
- SHERR E.B., SHERR B.F., 2002. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Antonie van Leeuwenhoek International Journal Of General And Molecular Microbiology*, 81, 293-308.
- SIME-NGANDO T., BETTAREL Y., CHARTOGNE C., SEAN K., 2003. The imprint of wild viruses on freshwater microbial ecology. *Recent Research Development in Microbiology*, 7, 481-497.
- SLEEP N.H., 2001. Biogeochemistry: Oxygenating the atmosphere. *Nature*, 410, 317-319.
- SUTTLE C.A., 2000. Ecological, evolutionary, and geochemical consequences of viral infection of cyanobacteria and eukaryotic algae. In: C.J. Hurst (Ed.), *Viral Ecology*. Academic Press, San Diego, 247-296.
- SUTTLE C.A., CHAN A.M., COTTRELL M.T., 1990. Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity. *Nature*, 347(6292), 467-469.
- THINGSTAD T.F., LIGNELL R., 1997. Theoretical models for the control of bacterial growth rate, abundance, diversity and carbon demand. *Aquatic Microbial Ecology*, 13(1), 19-27.
- TJIDENS M., VAN DE WAAL D.B., SLOVACKOVA H., HOOGVELD H.L., GONS H.J., 2008. Estimates of bacterial and phytoplankton mortality caused by viral lysis and microzooplankton grazing in a shallow eutrophic lake. *Freshwater Biology*, 53(6), 1126-1141.
- TOFT C.A., 1986. *Community ecology*. Chapter Communities of parasites with parasitic life-styles. Harper and Row, 445-463.
- TOMARU Y., SHIRAI Y., NAGASAKI K., 2008. Ecology, physiology and genetics of a phycodnavirus infecting the noxious bloom-forming raphidophyte *Heterosigma akashiwo*. *Fisheries Science*, 74(4), 701-711.
- VAN ETTEN J.L., 2000. Phycodnaviridae. In: Regenmortel M.H.V., Fauquet C.M. et al. (Eds.), *Virus Taxonomy*. Academic Press, San Diego, CA., 183-193.
- WILHELM S. W., SUTTLE C.A., 1999. Viruses and nutrient cycles in the sea. Viruses play critical roles in the structure and function of aquatic food webs. *Bioscience*, 49(10), 781-788.
- WILSON W.H., SCHROEDER D.C., ALLEN M.J., HOLDEN M.T.G., PARKHILL J., BARRELL B.G., CHURCHER C., HAMLIN N., MUNGALL K., NORBERTZAK H., QUAIL M.A., PRICE C., 2005. Complete genome sequence and lytic phase transcription profile of a coccolithovirus. *Science*, 309(5737), 1090-1092.
- WINDSOR D.A., 1998. Most of the species on earth are parasites. *International Journal of Parasitology*, 28(12), 1939-1941.
- WOMMACK K.E., COLWELL R.R., 2000. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 64(1), 69-114.