



ELSEVIER

Available online at [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Biologies 326 (2003) 761–770



Écologie

# Composition biochimique du zooplancton crustacé et broutage du phytoplancton et des protistes ciliés dans un réservoir récemment mis en eau (Sahela, Maroc)

Khalid Derraz<sup>a,\*</sup>, Rachid Elalami<sup>b</sup>, Ilham Atiki<sup>b</sup>, Mohamed Alaoui Mhamdi<sup>b</sup>

<sup>a</sup> *Faculté des sciences et techniques Guéliz, université Cadi-Ayyad, BP 618, Marrakech, Maroc*

<sup>b</sup> *Faculté des sciences D.E.M., université Sidi-Mohamed-Ben-Abdellah, BP 1796, Fès, Maroc*

Reçu le 12 septembre 2001 ; accepté le 24 juin 2003

Présenté par Lucien Laubier

## Résumé

La mesure de l'impact du broutage du zooplancton crustacé sur le phytoplancton et les protistes ciliés a été réalisée durant la période de juillet à décembre 1999 dans le réservoir Sahela, sous climat méditerranéen semi-aride. Les expériences ont été réalisées à l'aide de chambres de diffusion immergées in situ pendant 7 h en l'absence (chambres témoins) et en présence (chambres expérimentales) de zooplancton. Les analyses ont porté sur le phytoplancton et les ciliés, pour déterminer leur taux de croissance et leur mortalité due au zooplancton dans chaque chambre de diffusion à  $t = 0$  et  $t = 7$  h d'incubation. Cette étude a montré que le taux de croissance dans les chambres de diffusion témoins fluctue entre 0,02 et 0,05 h<sup>-1</sup> pour le phytoplancton et entre 0,01 et 0,07 h<sup>-1</sup> pour les protistes ciliés. Le taux de mortalité dû au broutage par le zooplancton varie entre 0,07 et 0,2 h<sup>-1</sup> pour le phytoplancton et entre 0,01 et 0,2 h<sup>-1</sup> pour les protistes ciliés. Ces taux de mortalité sont significativement et positivement corrélés aux taux de croissance ( $r = 0,8$ ;  $p < 0,02$ ;  $n = 9$ ). Par ailleurs, une forte prédation est exercée par le zooplancton sur le phytoplancton et les ciliés de petite taille, démontrant le rôle de ces organismes dans le transfert de la matière et de l'énergie dans les systèmes aquatiques. Toutefois, les zooplanctontes présents dans les chambres de diffusion montrent des teneurs en composants biochimiques relativement plus faibles que celles contenues dans le lac. **Pour citer cet article : K. Derraz et al., C. R. Biologies 326 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

## Abstract

**Biochemical composition of crustacean zooplankton and grazing impact on phytoplankton and ciliates in a newly flooded reservoir (Sahela, Maroc).** In order to assess the impact of crustacean zooplankton on phytoplankton and protozoan ciliates in the Sahela reservoir under semi-arid climate, we conducted experiments during the period from July to December 1999 at the deepest point in the lake (15 m). Samplings and measurements were carried out in diffusion chambers submerged in situ over a period of 7 h without (control chambers) and with (experimental chambers) crustacean zooplankton. During these experiments, counts were conducted on phytoplankton and ciliates to determine the abundance and the mortality of these organisms due to zooplankton in each diffusion chambers at  $t = 0$  and  $t = 7$  h of incubation. The study showed that the growth

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [kderraz2001@yahoo.fr](mailto:kderraz2001@yahoo.fr) (K. Derraz).

rates of phytoplankton and ciliates populations varied between 0.02 and 0.05 h<sup>-1</sup> and from 0.01 to 0.07 h<sup>-1</sup>, respectively. The mortality caused by zooplankton grazing fluctuated from 0.07 to 0.2 h<sup>-1</sup> of phytoplankton and from 0.01 to 0.2 h<sup>-1</sup> of ciliates. These mortalities were significantly and positively correlated with the growth rates ( $r = 0.8$ ;  $p < 0.02$ ;  $n = 9$ ). Moreover, the heavy predation by the crustacean zooplankton was exerted on small-sized phytoplankton and ciliates and we demonstrated the relationships between protozoans and zooplankton for the transfer of matter and energy in aquatic food webs. Furthermore, the crustacean zooplankton metabolism was different, whether zooplankton was present in diffusion chambers or in the lake. **To cite this article:** K. Derraz et al., C. R. Biologies 326 (2003).

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

**Mots-clés :** broutage ; composition biochimique ; réservoir ; zooplankton crustacé ; phytoplankton ; ciliés

**Keywords:** grazing; biochemical composition; reservoir; crustacean zooplankton; phytoplankton; ciliates

### Abridged English version

The Sahela reservoir, located in Taounate at 90 km from Fès, lying at an altitude of 325 m, was built to provide the population of Taounate with drinking water and to contribute to the irrigation of neighbouring farming perimeters.

In order to assess the impact of crustacean zooplankton on phytoplankton and protozoan ciliates in the Sahela reservoir under semi-arid climate, we conducted experiments during the period from July to December 1999 at the deepest point in the lake (15 m).

Samplings and measurements were carried out in diffusion chambers submerged in situ over a period of 7 h without (control chambers) and with (experimental chambers) crustacean zooplankton. During these experiments, counts were conducted on phytoplankton and ciliates to determine the abundance and the mortality of these organisms due to zooplankton in each diffusion chambers at  $t = 0$  and  $t = 7$  h of incubation. The zooplankton was counted and dry weight of each taxon was calculated.

The study showed that the growth rates of phytoplankton and ciliates populations varied between 0.02 and 0.05 h<sup>-1</sup> and from 0.01 to 0.07 h<sup>-1</sup>, respectively. The mortality caused by zooplankton grazing fluctuated from 0.07 to 0.2 h<sup>-1</sup> of phytoplankton and from 0.01 to 0.2 h<sup>-1</sup> of ciliates. These mortalities were significantly and positively correlated with the growth rates ( $r = 0.8$ ;  $p < 0.02$ ;  $n = 9$ ).

In summer, the highest zooplankton biomass (150 µg l<sup>-1</sup>) mainly composed of cyclopoid *Tropocyclops prasinus*, caused mortality of the small-sized ciliates, such as *Halteria grandinella* (0.10 h<sup>-1</sup>). In autumn, the zooplankton biomass (75 µg l<sup>-1</sup>), dominated

by *Daphnia longispina*, induced a higher mortality for phytoplankton (0.10 h<sup>-1</sup>) than ciliates (0.05 h<sup>-1</sup>). In winter, the zooplankton biomass (100 µg l<sup>-1</sup>), also represented by *D. longispina*, had a low impact on ciliate mortality (<0.02 h<sup>-1</sup>).

This study confirmed the hypothesis of Patersson et al. [22] that in newly flooded reservoir the zooplankton could depend on other energy sources than the phytoplankton, and thereby exert a strong predation on ciliates. The heavy predation by the crustacean zooplankton was exerted on small-sized phytoplankton and ciliates and we demonstrated the relationships between protozoans and zooplankton for the transfer of matter and energy in aquatic food webs. Furthermore, the crustacean zooplankton metabolism was different whether zooplankton was present in diffusion chambers or in the lake.

### 1. Introduction

Les progrès méthodologiques réalisés en écologie aquatique ont mis en évidence l'existence d'une étroite interaction entre la chaîne trophique traditionnelle et les organismes planctoniques de petite taille, notamment les protistes ciliés [30,38]. De nombreux travaux ont montré que la dynamique du phytoplankton est contrôlée par les éléments nutritifs (*bottom-up*), mais également par le broutage, notamment celui du zooplankton crustacé (*top-down*) [12,24,31]. En effet, des travaux expérimentaux effectués en milieux côtiers ou marins montrent que le zooplankton crustacé servirait de lien dans les processus de transfert de matière et d'énergie transitant par la base des réseaux trophiques planctoniques [26]. Si ce rôle du zooplankton en tant

que lien trophique est relativement bien connu dans les écosystèmes côtiers, marins ou océaniques [10], ainsi que son importance dans les écosystèmes d'eau douce [5], son impact sur la dynamique des communautés phytoplanctoniques et des protistes ciliés n'a été que très rarement analysé [21,32,33]. Par ailleurs, dans les réservoirs nouvellement mis en eau, la quantité importante de la matière organique provenant de l'immersion des terres inondées pourrait également stimuler la production bactérienne et conduire à une forte quantité d'organismes hétérotrophes et mixotrophes, qui pourrait être une source de nourriture pour le zooplancton crustacé [22]. Les études effectuées dans les réservoirs récemment mis en eau se sont plus attachées à un descriptif des communautés planctoniques et à une comparaison de ces dernières à des niveaux de pré-inondation. La prédation de l'ensemble des organismes de la boucle microbienne par le zooplancton crustacé a été étudié par Thouvenot et al. [34] dans un réservoir récemment mis en eau (La Sep, France). À notre connaissance, cette étude n'a jamais été effectuée dans un réservoir récemment mis en eau sous climat semi-aride. L'ensemble de ces raisons nous a incités à étudier les interrelations du compartiment « zooplancton crustacé » avec les autres organismes planctoniques dans ce réservoir. Compte tenu de l'importance de la gestion de l'eau au Maroc, l'objectif de notre travail a donc été d'étudier les variations temporelles de la composition biochimique du zooplancton crustacé et du broutage des communautés phytoplanctoniques et des protistes ciliés durant les périodes de stratification et celle de l'homogénéisation thermique dans un réservoir récemment mis en eau (Sahela, Maroc) sous climat méditerranéen semi-aride.

## 2. Matériel et méthodes

### 2.1. Site d'étude

Le réservoir Sahela est situé dans le Rif marocain ( $34^{\circ}30' N$ ,  $4^{\circ}45' W$ ), à 90 km de la ville de Fès, a été mis en eau en 1995 et a atteint son taux maximum de remplissage 10 mois plus tard [19]. Il occupe une gorge entaillée par l'oued Sahela. La surface du plan d'eau est de 430 ha, pour une profondeur maximale de 25 m et un volume de  $64 \times 10^6 m^3$ . Il est alimenté par l'oued Sahela. Le réservoir est destiné à renforcer

l'alimentation en eau potable de la ville de Taounate et à développer l'irrigation des périmètres agricoles avoisinants [19].

Cette retenue est un lac monomictique chaud. La concentration moyenne en chlorophylle a ( $6,5 \mu g l^{-1}$ ) et celle en phosphore total ( $48 \mu g l^{-1}$ ), permettent de classer ce réservoir comme un lac oligo-mésotrophe, avec une probabilité de 60% [16,18,23,25,27].

### 2.2. Principe de la méthode des chambres de diffusion

La technique utilisée consiste en la mesure des densités du phytoplancton et des protistes ciliés incubés dans des chambres de diffusion immergées in situ, pendant 7 h (entre 10 et 18 h) [33], en présence (chambres expérimentales) et en l'absence (chambres témoins) de zooplancton. Les chambres de diffusion utilisées sont en plexiglas, de 4 mm d'épaisseur, de forme cubique, de dimensions  $18 \times 18 \times 18$  cm, et d'une capacité de 5,8 l. Sur chacune de leurs faces, sont placées, dans un orifice de 15 cm de diamètre, des membranes filtrantes en nylon de  $5 \mu m$  de porosité, permettant le renouvellement de l'eau. Sur l'une des quatre faces, sont placés les dispositifs de fixation de la chambre sur le câble de soutien ainsi que le système de remplissage et de vidange. Les chambres sont placées dans une bassine de capacité 40 l, préalablement remplie par un mélange d'eau des profondeurs 2 et 4 m [33]. Pour chaque profondeur, deux chambres sont remplies par l'eau de la profondeur retenue (chambres expérimentales), et deux autres par la même eau, préalablement filtrée sur membrane en nylon de  $40 \mu m$  de porosité, afin d'éliminer le zooplancton (chambres témoins). Neuf campagnes ont été réalisées entre fin juillet et fin décembre 1999 (deux années après la fin du remplissage du réservoir), avec une périodicité très irrégulière, notamment en période de déstratification du lac (octobre), au point le plus profond du réservoir (15 m).

### 2.3. Dénombrement du phytoplancton, des ciliés et du zooplancton

Deux aliquots de 100 ml d'eau de chaque chambre sont prélevés à  $t = 0$  et  $t = 7$  h, et fixés au lugol (phytoplancton) ou au chlorure de mercure, de concentration finale 2,5% (ciliés), et conservés à  $4^{\circ}C$ . L'iden-

tification des espèces d'algues a été effectuée au laboratoire [8]. Les protistes ciliés ont été identifiés soit sur le vivant, après examen au microscope à contraste de phase, soit après application de différentes techniques cytologiques, permettant notamment l'observation de l'infraciliature [7]. Les espèces ont été déterminées suivant des critères morphologiques ou morphométriques [28]. Les dénombrements des algues et des protistes ciliés sont réalisés en microscopie inversée selon les méthodes d'Uthermöl [35] et de Sime- Ngando et Grolière [28,29].

Le zooplancton présent dans les chambres est récolté par filtration de la totalité du contenu de la chambre sur nylon de 40 µm de porosité, immédiatement fixé au sucrose/formaldéhyde (4%), conservé à 4 °C et dénombré en cuve de Dolfus après coloration au rose bengale. Les densités spécifiques sont converties en biomasses à partir des relations longueur-poids sec, établies par Bottrell et al. [2].

La méthode utilisée pour calculer les taux de mortalité du phytoplancton et des protistes ciliés a été décrite par Wiackowski et al. [39], comme suit :

$$a_{sz} - d_i = (\ln N_{szt} - \ln N_{sz0})/t = r_{sz} \quad (\text{I})$$

$$a_z - (d_i + d_z) = (\ln N_{zt} - \ln N_{z0}) = r_z \quad (\text{II})$$

$a$  est le taux de croissance avec et sans zooplancton (respectivement,  $a_z$  et  $a_{sz}$ ) – nous admettons que les organismes qui ont une taille inférieure à 5 µm et traversent la membrane sont les mêmes en présence et en absence du zooplancton, et que  $a_{sz}$  et  $a_z$  sont identiques – ;  $r$  est le taux de croissance exponentiel avec et sans zooplancton,  $d_i$  est le taux de mortalité accidentel (mortalité qui n'est pas due au zooplancton),  $d_z$  est la mortalité due au zooplancton et  $t$  est le temps expérimental ;  $N_t$  et  $N_0$  sont les abondances dans les chambres de diffusion avec zooplancton ( $N_{zt}$ ,  $N_{z0}$ ) et sans zooplancton ( $N_{szt}$ ,  $N_{sz0}$ ) au début et à la fin de l'expérimentation. Le taux de mortalité, différence entre les équations (I) et (II), se réduit à :

$$d_z = r_{sz} - r_z$$

Les expériences ont été réalisées en double, le taux de mortalité retenu est la moyenne des résultats obtenus dans les deux chambres de diffusion.

#### 2.4. Composition biochimique des espèces *Daphnia longispina* et *Tropocyclops prasinus*

Les échantillons prélevés sont immédiatement congelés dans l'azote liquide ; de retour au laboratoire, les tubes sont mis au congélateur et conservés à –25 °C. Avant dosage, le zooplancton est décongelé, lavé plusieurs fois à l'eau distillée, puis trié. L'analyse du contenu en protéines et glucides a été réalisée sur 100 individus, à divers stades de développement, des espèces principales, notamment *Daphnia longispina* O.F. Müller, 1785 (Cladocère) et *Tropocyclops prasinus* Fischer, 1860 (Cyclopoïde). Chaque lot, préalablement calciné à 550 °C pendant 6 h et broyé dans un homogénéisateur de type Pötter Elvehjem, est filtré sur membrane GF/C de porosité 0,45 µm.

Les protéines ont été extraites selon la méthode de Lowry et al. [13] (étalon : albumine BSA). Les glucides ont été estimés par la technique de Dubois et Gilles [4], modifiée par Moal et al. [15] (étalon : glucose).

### 3. Résultats

Les températures extrêmes enregistrées au niveau du réservoir sont de 14 et 26 °C. Une période de stratification thermique, marquée par l'installation d'une thermocline à 10 m de profondeur, est observée en été. Ensuite, une période d'homothermie débute en novembre.

Afin de déceler une éventuelle hétérogénéité verticale des communautés planctoniques, les expériences ont été conduites dans des chambres de diffusion immergées à 2 et 4 m de profondeur. Cependant, nous avons observé très peu de différences entre ces deux profondeurs. Nous ne rapportons ici que les résultats relatifs à 2 m. De plus, nous n'avons retenu que les espèces *D. longispina* et *T. prasinus*, qui dominaient le zooplancton (>80% en biomasse) durant toute la période d'étude.

#### 3.1. Biomasse du zooplancton et des ciliés

Les valeurs extrêmes de la biomasse totale du zooplancton sont 15 et 255 µg l<sup>-1</sup>, avec une moyenne de 120 µg l<sup>-1</sup> (Fig. 1). D'octobre jusqu'à la fin de l'étude, la biomasse du zooplancton est composée de

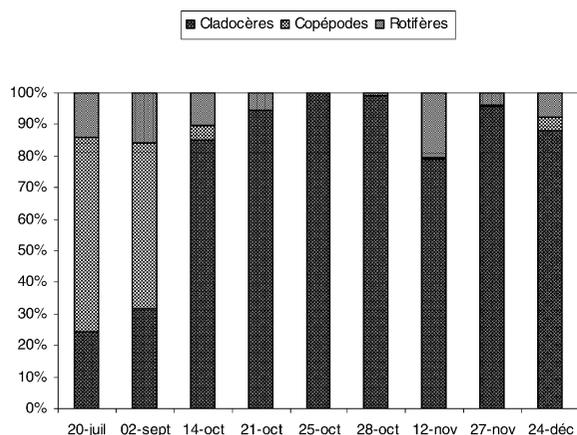


Fig. 1. Biomasse relative des Cladocères, Copépodes et Rotifères, mesurée dans les chambres de diffusion expérimentales, à 2 m de profondeur.

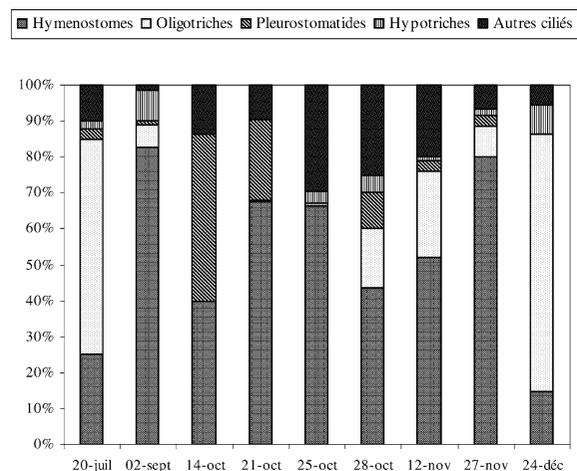


Fig. 2. Biomasse relative de différents groupes de Ciliés, mesurée dans les chambres de diffusion expérimentales, à 2 m de profondeur.

75% de Cladocères (*D. longispina*), alors qu'au début de l'étude, elle est représentée par 55% de Copépodes cyclopoïdes (*T. prasinus*), 25% de Cladocères (*D. longispina*) et 20% de Rotifères (*Polyarthra sp.*). Durant la période d'étude, la biomasse des protozoaires ciliés est dominée par le groupe des Hyménostomes, notamment *Lembadion lucens* et *Glaucoma scintillans*. Les Oligotriches (*Halteria grandinella*) ne sont dominants qu'à la fin de l'étude (Fig. 2).

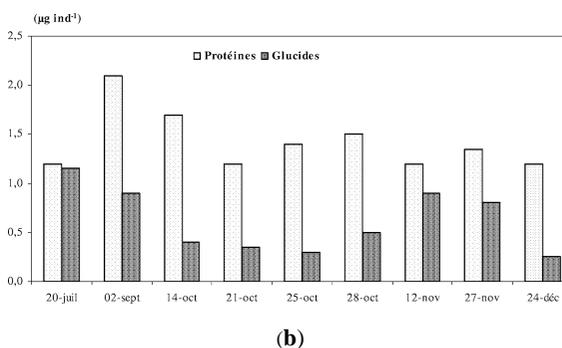
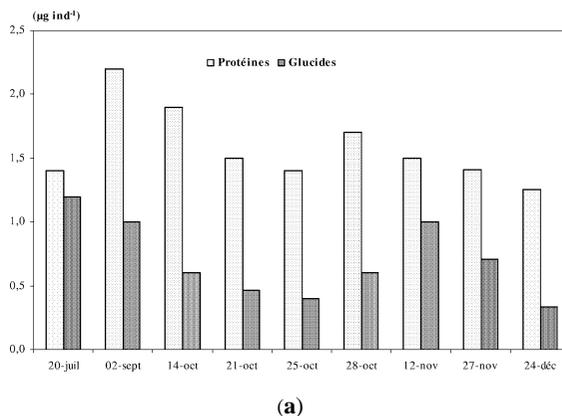


Fig. 3. Variations temporelles de la composition biochimique de l'espèce *Daphnia longispina* (a) dans le réservoir, (b) dans les chambres de diffusion.

### 3.2. Composition biochimique des espèces *D. longispina* et *T. prasinus*

Les teneurs en protéines et glucides de l'espèce *D. longispina* varient respectivement de 1,4 à 2,2  $\mu\text{g ind}^{-1}$  et de 0,4 à 1,2  $\mu\text{g ind}^{-1}$ , les valeurs moyennes étant de 1,7  $\mu\text{g ind}^{-1}$  (protéines) et de 0,9  $\mu\text{g ind}^{-1}$  (glucides) (Fig. 3a et b). *T. prasinus* présente des teneurs en protéines et glucides plus faibles que *D. longispina*, avec des valeurs en protéines de 1,1  $\mu\text{g ind}^{-1}$  et glucides de 0,17  $\mu\text{g ind}^{-1}$  et des extrêmes respectivement de 0,8–1,7  $\mu\text{g ind}^{-1}$  et 0,08–0,4  $\mu\text{g ind}^{-1}$  (Fig. 4a et b). Les zooplanctontes présents dans les chambres de diffusion montrent des teneurs en composants biochimiques relativement plus faibles que celles contenues dans le lac, mais leur profil de distribution temporelle est similaire.

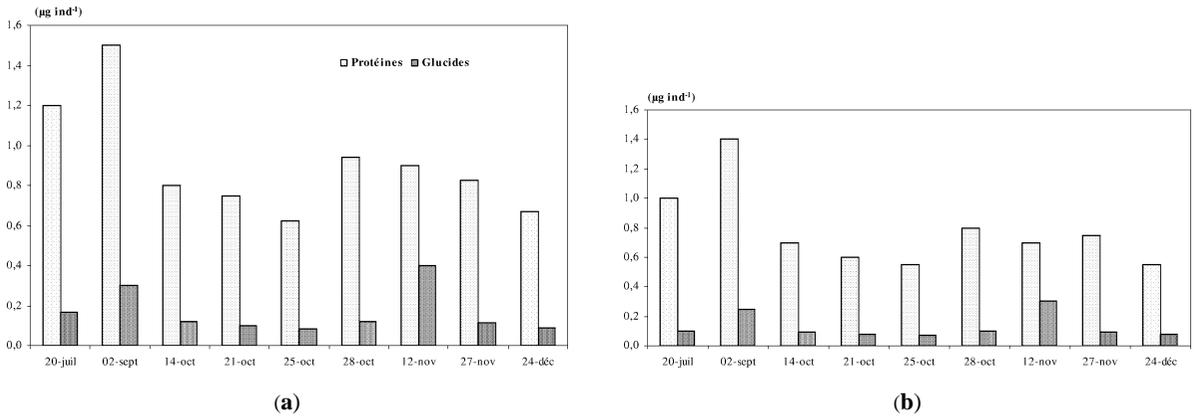


Fig. 4. Variations temporelles de la composition biochimique de l'espèce *Tropocyclops prasinus* (a) dans le réservoir, (b) dans les chambres de diffusion.

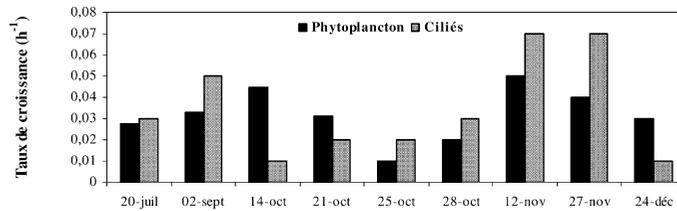


Fig. 5. Taux de croissance du phytoplancton et des protistes ciliés en l'absence de zooplancton.

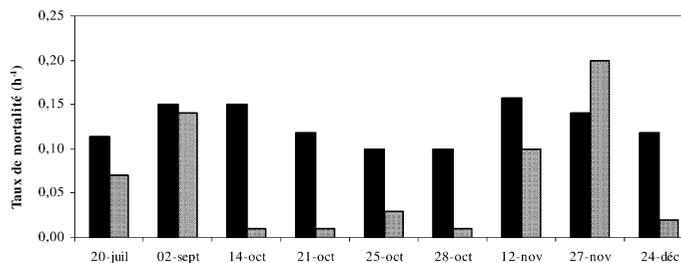


Fig. 6. Taux de mortalité du phytoplancton et des protistes ciliés en présence de zooplancton.

### 3.3. Taux de croissance et taux de mortalité du phytoplancton et des protistes ciliés

Le taux de croissance dans les chambres de diffusion fluctue entre 0,02 et 0,05 h<sup>-1</sup> pour le phytoplancton et entre 0,01 et 0,07 h<sup>-1</sup> pour les protistes ciliés ; la valeur moyenne est de 0,03 h<sup>-1</sup> pour les deux groupes. Ces taux augmentent du 20 juillet au 14 octobre et décroissent ensuite, pour augmenter à nouveau à la fin de l'étude (Fig. 5).

Le taux de mortalité dû au broutage par le zooplancton crustacé varie entre 0,07 et 0,2 h<sup>-1</sup> pour le

phytoplancton et entre 0,01 et 0,2 h<sup>-1</sup> pour les protistes ciliés (Fig. 6 et Tableau 1). La valeur moyenne est de 0,12 h<sup>-1</sup> (phytoplancton) et 0,07 h<sup>-1</sup> (ciliés). La plus forte mortalité (0,2 h<sup>-1</sup>) est enregistrée le 14 octobre pour le phytoplancton et les 12 et 27 novembre pour les protistes ciliés, alors que le plus faible taux de mortalité est mesuré à la fin du mois d'octobre. Ces taux de mortalité sont significativement et positivement corrélés aux taux de croissance (Fig. 7a et b,  $r = 0,8$ ;  $p < 0,02$ ;  $n = 9$ ).

Tableau 1

Mortalité, longueur et biovolumes moyens des espèces de phytoplancton et des protozoaires ciliés dans le réservoir Sahela

Taxon*	Longueur ( $\mu\text{m}$ )	Biovolume $10^3$ ( $\mu\text{m}^3$ )	Mortalité ( $\pm\text{sd}$ ) ( $\text{h}^{-1}$ )
Phytoplancton			
<i>Ceratium hirundinella</i>	203	65,4	$0,02 \pm 0,03$
<i>Cryptomonas</i> sp.	21	2,0	$0,31 \pm 0,14$
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	15	0,4	$0,11 \pm 0,06$
<i>Oocystis crassa</i>	18	1,4	$0,15 \pm 0,08$
<i>Elakatothrix gelatinosa</i>	25	0,2	$0,08 \pm 0,05$
<i>Cocconeis placentula</i>	18	3,7	$0,08 \pm 0,11$
<i>Cyclotella ocellata</i>	15	2,3	$0,11 \pm 0,09$
<i>Tetraedron minimum</i>	12	0,4	$0,07 \pm 0,05$
<i>Peridinium cinctum</i>	51	32,9	$0,01 \pm 0,01$
Ciliés			
<i>Lembadion lucens</i>	65	52,3	$0,04 \pm 0,03$
<i>Acinera uncinata</i>	35	16,4	$0,10 \pm 0,28$
<i>Glaucoma scintillans</i>	70	230	$0,02 \pm 0,02$
<i>Pseudocohnilembus pusillus</i>	28	7	$0,04 \pm 0,07$
<i>Halteria grandinella</i>	30	14,1	$0,11 \pm 0,04$
<i>Uronema nigricans</i>	21	4,2	$0,10 \pm 0,02$

\* Les espèces les plus abondantes et celles qui ont subi une mortalité.

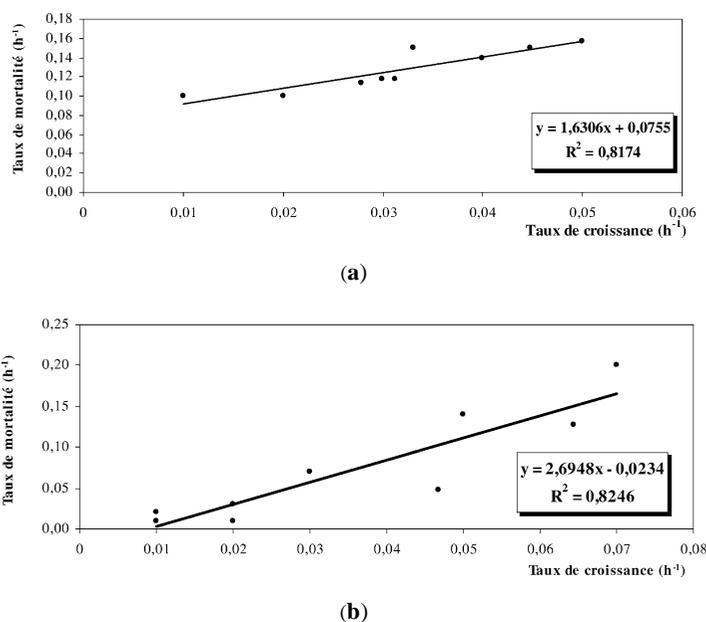


Fig. 7. Relation entre le taux de mortalité et le taux de croissance (a) du phytoplancton, (b) des protozoaires ciliés.

## 4. Discussion

### 4.1. Limites de la méthode

Depuis les travaux de Pace et Vaqué [20], la mesure de l'impact du broutage du zooplancton crustacé

sur le phytoplancton et les protistes ciliés par la méthode des chambres de diffusion a été appliquée par de nombreux auteurs [21,33]. Cette méthode présente l'avantage de permettre la mesure simultanée du taux de croissance du phytoplancton et des protistes ciliés et de leur mortalité due au broutage par le zooplanc-

ton crustacé [20], tout en minimisant les erreurs dues à la manipulation des échantillons. Wiackowski et al. [39] a montré que, même en présence d'une forte compétition, la mortalité des proies n'est pas surestimée. Dans le but de surmonter l'ensemble des biais liés à l'effet de bouteille (*bottle effects*), nous avons utilisé des chambres de diffusion avec des membranes filtrantes en nylon. Ces dernières, tout en permettant des échanges d'eau et de nutriment avec l'eau du lac, demeurent efficaces quant à leur résistance à la pression d'eau. Par ailleurs, des processus de *feedback* indirects, tels que les excréments et la nourriture abondante, peuvent stimuler la croissance du phytoplancton et des ciliés, et par conséquent limitent l'utilisation de la méthode.

De plus, lors du calcul de la mortalité réelle, il était impossible de distinguer la part de mortalité due au broutage du phytoplancton par les organismes autres que le zooplancton crustacé, notamment les protistes ciliés et les flagellés. Néanmoins, le fait que le taux de croissance était en général plus élevé dans les chambres de diffusion sans zooplancton suggère que ce dernier joue un rôle prépondérant dans la mortalité des taxons que nous avons mesurée. Cette méthode, bien qu'utilisée de façon assez courante, présente de nombreux problèmes : en particulier, la filtration à 40  $\mu\text{m}$  n'assure pas une séparation parfaite des proies et des prédateurs. De plus, certains ciliés sont sensibles à l'incubation et nombre d'études rapportent des taux de croissance négatifs de certains taxons en l'absence de prédateurs [14]. Par ailleurs, le zooplancton présent dans les chambres de diffusion peut s'avérer incapable d'avoir un comportement de broutage normal.

#### 4.2. Impact du zooplancton sur le phytoplancton et les protozoaires ciliés

En milieu oligo-mésotrophe, l'incubation des échantillons pendant 7 h modifie le comportement et, par conséquent, le métabolisme des zooplanctontes présents dans les chambres de diffusion [11]. Ceci est confirmé par des teneurs faibles en composants biochimiques des zooplanctontes, notamment en protéines (1,4  $\mu\text{g ind}^{-1}$ ) pour *D. longispina* et 0,9  $\mu\text{g ind}^{-1}$  pour *T. prasinus*, enregistrées à la fin de l'étude. Ce qui pourrait être dû, à la fois, à la faible qualité nutritionnelle des proies et à la compétition pour l'accès aux ressources alimentaires entre les différentes espèces

zooplanctoniques [1]. Cette compétition a engendré une grande pression de broutage exercée sur le phytoplancton [20,34], phénomène qui s'est traduit par de faibles concentrations en glucides des zooplanctontes présents dans les chambres de diffusion.

La rareté des données concernant l'impact du broutage de l'ensemble du zooplancton crustacé sur le phytoplancton et les protistes ciliés, mesuré dans les lacs par la méthode des chambres de diffusion, rend difficile la comparaison de nos résultats avec ceux obtenus dans des milieux similaires. Nos valeurs de taux de croissance sont généralement semblables aux taux rapportés dans la littérature, qui se situent entre 0,02 et 0,07  $\text{h}^{-1}$  pour le phytoplancton et entre 0,01 et 0,06  $\text{h}^{-1}$  pour les ciliés [33] alors qu'ils sont plus faibles que ceux enregistrés dans les lacs canadiens par Pace et Vaqué [20]. Bien que la valeur moyenne de la mortalité calculée pendant cette étude soit conforme à celle obtenue dans d'autres milieux lacustres [3,17,33,37], notre valeur maximale de mortalité (0,2  $\text{h}^{-1}$ ) est plus faible que celle rapportée par Pace et Vaqué [20] et Thouvenot et al. [33] (0,3  $\text{h}^{-1}$ ). Par ailleurs, à certains instants de l'étude, notamment en novembre, le taux de mortalité des protistes ciliés était plus élevé, ce qui pourrait être expliqué par une préférence du zooplancton pour les protistes ciliés, dont la qualité nutritionnelle est plus importante que celle du phytoplancton [37]. En effet, ce résultat est confirmé par des teneurs élevées en protéines des zooplanctontes, enregistrées pendant cette période. De plus, cette étude confirme les travaux de Paterson et al. [22], selon lesquels le zooplancton, dans un réservoir récemment mis en eau, peut dépendre d'autres ressources d'énergie que le phytoplancton et exerce alors une forte pression de prédation sur les protistes ciliés.

Il est vraisemblable que nos résultats permettent d'évaluer, en partie, l'impact direct du zooplancton sur le phytoplancton et les ciliés. Néanmoins, dans le cas du phytoplancton, il est difficile de préciser les conséquences indirectes de l'impact du zooplancton sur cette communauté. En effet, la présence des différentes populations zooplanctoniques avec les différentes tailles individuelles peut déterminer la structure de la communauté phytoplanctonique [36]. Cette structure ne résulte pas uniquement de l'impact du zooplancton, mais aussi des excréments rejetés par celui-ci dans le lac ; par ce moyen, il peut entraîner une compétition entre les algues [31].

## 5. Conclusion

Dans le réservoir Sahela, le zooplancton exerce un impact important sur le phytoplancton et les protistes ciliés. Celui-ci peut exploiter la production des différents composants de la chaîne trophique et joue un rôle clé dans les processus de régulation des écosystèmes lacustres sous climat semi-aride. De plus, il engendre probablement une importante régénération des éléments nutritifs dans ce réservoir récemment mis en eau, comme cela a été observé en milieu oligotrophe [6]. Cette hypothèse est confirmée, dans la mesure où des résultats convergents existent dans la littérature au sujet de la relation entre la structure des peuplements phytoplanctoniques et la forte pression de prédation du zooplancton [9]. Ce dernier joue un rôle très important dans l'amélioration de la qualité des eaux, retardant ainsi l'eutrophisation. Davantage d'études doivent être réalisées en milieu lacustre, afin qu'on puisse intégrer la composante « zooplancton crustacé » dans les modèles conceptuels qui décrivent l'effet des manipulations des chaînes trophiques sur la qualité des eaux. De plus, cette étude devrait être complétée en prenant en considération les autres composants de la boucle microbienne, en particulier les bactéries et les protozoaires flagellés nanoplanctoniques; il est aussi intéressant de voir si le rôle bénéfique du contrôle des populations phytoplanctoniques par le broutage est maintenu en présence de poissons planctonophages.

## Références

- [1] H. Arndt, Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates). A review, *Hydrobiologia* 255–256 (1993) 231–246.
- [2] H.H. Bottrell, A. Duncan, Z.M. Gliwicz, E. Grygiereck, A. Herzig, A. Hillbricht-Ilkowska, H. Kurasawa, P. Harsson, T. Weglenda, A review of some problems in zooplankton production studies, *Norw. J. Zool.* 5 (1976) 419–456.
- [3] D.R. Dobberfuhl, R. Miller, J.J. Elser, Effect of cyclopoid copepod (*Diacyclops thomasi*) on a phytoplankton and the microbial food web, *Aquat. Microbiol. Ecol.* 12 (1997) 29–37.
- [4] M. Dubois, K.A. Gilles, Colorimetric method for determination of sugars and related substances, 1956.
- [5] J.J. Elser, D.L. Frees, Microconsumer and source of limiting nutrient for phytoplankton growth: application and complications of nutrient-deletion/dilution gradient technique, *Limnol. Oceanogr.* 40 (1995) 1–16.
- [6] C. Ferrier, F. Rassoulzadegan, Density-dependent effects protozoans on specific growth rates in pico-nanoplankton assemblages, *Limnol. Oceanogr.* 36 (1991) 657–669.
- [7] W. Foissner, I. Olesiv, H. Müller, Morphologie und Infraciliatur einiger Ciliaten (Protozoa: Ciliophora) aus stagnierenden Gewässern, *Arch. Protistenk.* 138 (1990) 191–206.
- [8] H. Germain, Flore des diatomées, Diatomophycées, S.N. Ed Boubée, Paris, 1991.
- [9] J.J. Jack, J.J. Gilbert, Effect of metazoan predators on ciliates in freshwater plankton communities, *J. Euk. Microbiol.* 44 (1997) 194–199.
- [10] M. Landry, R.P. Hassett, Estimating the grazing impact of marine zooplankton, *Mar. Biol.* 67 (1982) 283–288.
- [11] M. Lataza, M.R. Lanry, L. Schlüter, R.R. Bigare, Pigment-specific growth and grazing rates of phytoplankton in the central equatorial pacific, *Limnol. Oceanogr.* 42 (1997) 289–298.
- [12] J.T. Lehman, Selective herbivory and its role in the evolution of phytoplankton growth strategies, in: Sangren (Ed.), *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1991, pp. 369–387.
- [13] O.H. Lowry, N.J. Rosebrough, A.L. Farr, R.J. Randall, Protein measurement with the Folin phenol reagent, *J. Biol. Chem.* 193 (1951) 265–275.
- [14] M. Macek, K. Simek, J. Pernthaler, V. Vynhnalek, R. Psenner, Growth rates of dominant planktonic ciliates in two freshwater bodies of different trophic degree, *J. Plankton Res.* 19 (1996) 1275–1288.
- [15] J. Moal, J.F. Samain, J.-F. Le Coz, J.-Y. Daniel, Protéines, glucides et lipides particuliers : aspects méthodologiques, *Oceanis* 11 (1985) 487–502.
- [16] J. Murphy, J.P. Riley, A modified single solution method for the determination of phosphate in natural water, *Ann. Chim. Acta* 27 (1962).
- [17] Y. Nakamura, J.T. Turner, Predation and respiration by the small cyclopoid copepod *Oithona similis*: how important is feeding on ciliates and heterotrophic flagellates, *J. Plankton Res.* 19 (1997) 1275–1288.
- [18] OECD (Organisation for Economic Cooperation and Development), *Eutrophication of waters*, Paris, 1982, 154 p.
- [19] ONEP (Office national de l'eau potable), communication écrite, 1994.
- [20] M.L. Pace, D. Vaque, Determination of *Daphnia* in determining mortality rates of protozoans and rotifers in lakes, *Limnol. Oceanogr.* 39 (1994) 795–808.
- [21] G.A. Paffenhöfer, Heterotrophic protozoa and small protozoa: feeding rates and prey-consumer interaction, *J. Plankton Res.* 20 (1998) 121–133.
- [22] M.J. Paterson, D. Findly, K. Beaty, W. Findly, E.U. Scindler, M. Stainton, G. McCullough, Changes in the planktonic food web of new experimental reservoir, *Can. J. Aquat. Sci.* 54 (1997) 1088–1102.
- [23] J. Rodier, *L'analyse de l'eau*, 8<sup>e</sup> édition, Dunod, Paris, 1996.
- [24] K.O. Rothhaupt, Grazing and nutrient influences of *Daphnia* and *Eudiaptomus* on phytoplankton in laboratory microcosm, *J. Plankton Res.* 19 (1997) 125–139.

- [25] S.-O. Ryding, W. Rast (Eds.), *Le contrôle de l'eutrophisation des lacs et des réservoirs*, Masson, Paris, 1994.
- [26] R.W. Sanders, S.A. Wickham, Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control, *Mar. Microbiol. Food Webs* 7 (1993) 197–223.
- [27] Scor-Unesco working group, Determination of photosynthetic pigments in the sea water, in: *Monographs on oceanographic methodology*, Unesco, Paris, 1966, pp. 9–18.
- [28] T. Sime-Ngando, C. Grolière, Effet quantitatif des fixateurs sur la conservation des ciliés planctoniques d'eau douce, *Arch. Protistenk.* 140 (1991) 109–120.
- [29] T. Sime-Ngando, Contribution à l'étude des protozoaires ciliés planctoniques de différents lacs : variabilité spatio-temporelles saisonnières et nyctémérales et relations avec les ressources microbiennes du milieu, thèse, université Blaise-Pascal, Clermont-2, 1991, 462 p.
- [30] Y.I. Sorokin, P.Y. Sorokin, T.I. Mamaeva, Density and distribution of bacterioplankton and planktonic ciliates in the Bering Sea and North Pacific, *J. Plankton. Res.* 18 (1996) 1–16.
- [31] R.W. Sterner, The role of grazers in phytoplankton succession, in: U. Sommer (Ed.), *Plankton ecology. Succession in plankton community*, 1989, pp. 107–170.
- [32] D.K. Stoecker, J. McDowell-Capuzzo, Predation on protozoa. Its importance to zooplankton, *J. Plankton Res.* 12 (1990) 891–908.
- [33] A. Thouvenot, D. Debroas, M. Richardot, J. Devaux, Impact of natural metazooplankton assemblage on planktonic microbial communities in a newly flooded reservoir, *J. Plankton Res.* 21 (1999) 179–199.
- [34] A. Thouvenot, D. Debroas, M. Richardot, B. Jugnia, J. Devaux, A study of changes between years in the structure of plankton community in a newly-flooded reservoir, *Arch. Hydrobiol.* 149 (1) (2000) 131–152.
- [35] H. Utermöhl, Zur vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik, *Mitt. Int. Verein. Limnol.* 9 (1958) 1–38.
- [36] N.A. Welschmeyer, R. Goericke, S. Storm, W. Peterson, Phytoplankton growth and herbivory in the subarctic Pacific: a chemotaxonomic analysis, *Limnol. Oceanogr.* 36 (1991) 1631–1649.
- [37] S.A. Whickham, J.J. Gilbert, The comparative importance of competition and predation by *Daphnia* on ciliated protist, *Arch. Hydrobiol.* 126 (1993) 289–313.
- [38] S.A. Whickham, Cyclops predation on ciliates: species specific differences and functional responses, *J. Plankton. Res.* 17 (1995) 1633–1646.
- [39] K. Wiackowski, M.T. Brett, C.R. Goldman, Differential effects of zooplankton species on ciliate community structure, *Limnol. Oceanogr.* 39 (1994) 486–492.