

Article

« Des réseaux trophiques au fonctionnement des écosystèmes lacustres : vers une intégration de l'hétérogénéité et de la complexité »

Gérard Lacroix et Michaël Danger

Revue des sciences de l'eau / Journal of Water Science, vol. 21, n° 2, 2008, p. 155-172.

Pour citer cet article, utiliser l'information suivante :

URI: <http://id.erudit.org/iderudit/018464ar>

DOI: 10.7202/018464ar

Note : les règles d'écriture des références bibliographiques peuvent varier selon les différents domaines du savoir.

Ce document est protégé par la loi sur le droit d'auteur. L'utilisation des services d'Érudit (y compris la reproduction) est assujettie à sa politique d'utilisation que vous pouvez consulter à l'URI <https://apropos.erudit.org/fr/usagers/politique-dutilisation/>

Érudit est un consortium interuniversitaire sans but lucratif composé de l'Université de Montréal, l'Université Laval et l'Université du Québec à Montréal. Il a pour mission la promotion et la valorisation de la recherche. Érudit offre des services d'édition numérique de documents scientifiques depuis 1998.

Pour communiquer avec les responsables d'Érudit : info@erudit.org

DES RÉSEAUX TROPHIQUES AU FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES LACUSTRES : VERS UNE INTÉGRATION DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ ET DE LA COMPLEXITÉ

From food webs to functioning of lake ecosystems: toward an integration of heterogeneity and complexity

GÉRARD LACROIX^{1*}, MICHAËL DANGER²

¹UMR 7618 - Bioemco (CNRS, ENS, INRA, Université Paris 6). « Biogéochimie et écologie des milieux continentaux ». École Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05, France

²UMR CNRS 8079 - ESE, Laboratoire de Systématique, Écologie et Évolution, Université Paris Sud XI, Bât. 362, 91405 Orsay, France

Reçu le 1^{er} avril 2008, accepté le 10 avril 2008

Issu du colloque « 20^e anniversaire de la *Revue des Sciences de l'Eau* »

RÉSUMÉ

Les milieux aquatiques constituent des modèles essentiels pour comprendre le rôle de la biodiversité et des interactions biotiques et abiotiques sur la structure des communautés et sur le fonctionnement des écosystèmes. La dernière décennie a été marquée par d'importantes avancées :

- 1) On cerne mieux le rôle de l'hétérogénéité des organismes au sein des réseaux, et on s'éloigne des approches linéaires où les organismes sont agrégés au sein de niveaux trophiques distincts. L'étude des réseaux trophiques sur la base de groupes fonctionnels a permis d'intégrer le rôle de la taille et de l'omnivorie au sein des communautés. La prise en compte des organismes de la boucle microbienne au sein des réseaux a également permis de mieux comprendre les mécanismes de recyclage et de transfert de matière vers les niveaux trophiques supérieurs;
- 2) L'analyse topologique des réseaux permet de considérer les réseaux trophiques dans leur complexité et de dégager leurs caractéristiques architecturales. Des tentatives sont

faites pour pondérer les liens trophiques entre les espèces par une probabilité d'occurrence ou une force d'interaction, notamment à travers la prise en compte des traits fonctionnels des espèces, de la taille relative proie / prédateur et de règles d'allométrie.

- 3) L'étude de réseaux trophiques de biotopes homogènes, comme les zones pélagiques des lacs, a permis de réelles avancées sur les facteurs de contrôles ascendants et descendants des communautés. Cependant, l'intégration de l'hétérogénéité verticale, horizontale et temporelle des écosystèmes a ajouté non seulement un réalisme important à la structure des réseaux trophiques, mais a permis de considérer la dynamique temporelle des couplages entre systèmes (zone pélagique - zone littorale, eau - sédiment, bassin versant - écosystème aquatique, amont - aval, etc.);
- 4) L'intégration du couplage entre les cycles biogéochimiques et les interactions trophiques progresse, aidée en cela par le développement de la stœchiométrie écologique, qui étudie les liens entre la composition des organismes en éléments chimiques (tels le carbone, l'azote ou le phosphore) et les

*Auteur pour correspondance :
Téléphone: 33 1 44 32 38 82
Télécopie : 33 1 44 32 38 85
Courriel : lacroix@biologie.ens.fr

- interactions biotiques (production primaire, herbivorie, décomposition, etc.);
- 5) Les approches comparatives, les échanges conceptuels et les couplages effectifs entre écologie des milieux terrestres et écologie des milieux aquatiques se multiplient;
- 6) De nouveaux concepts et outils permettent une prise en compte de plus en plus fine de l'hétérogénéité et de la complexité. Le poids des interactions non trophiques, par exemple des mécanismes d'information chimique (allélopathie, etc.), est de plus en plus étudié. Le suivi ou l'addition de traceurs, comme les isotopes stables, a permis de déceler de nouveaux patrons et d'intégrer de nombreux processus, depuis le niveau moléculaire jusqu'à l'échelle de l'écosystème (analyse des positions trophiques, analyse de l'importance des apports allochtones, etc.). L'objectif est maintenant d'intégrer cette complexité multidimensionnelle pour parvenir à une meilleure capacité de prédiction de la limnologie en tant que discipline pour les sociétés humaines.

Mots clés : *réseau trophique, diversité fonctionnelle, hétérogénéité, topologie des réseaux, stœchiométrie écologique.*

ABSTRACT

Aquatic ecosystems constitute essential models to understand the role of biodiversity and that of biotic and abiotic interactions on both community structure and ecosystem functioning. The last decade was marked by important breakthroughs:

- 1) The role of organism heterogeneity within food webs is better defined and the linear approaches in which the organisms are aggregated within distinct trophic levels are progressively left aside. Food-web study on the basis of functional groups made it possible to integrate the role of body size and omnivory within communities. Including the organisms of the microbial loop in food webs has increased our understanding of organic matter recycling and nutrient transfer to higher trophic levels;
- 2) The topological analysis of the food webs allows to consider trophic networks in their complexity and to establish their architectural characteristics. Attempts are made to counterbalance interspecific trophic links by an occurrence probability or by an interaction strength, in particular by taking into account the functional features of species, prey/predator relative sizes and allometric rules;
- 3) Food-web studies in homogeneous biotopes, such as the pelagic zones of lakes, allowed a significant progress in the understanding of the top-down *vs.* bottom-up control of

- communities. However, taking into account the vertical, horizontal or temporal heterogeneity of the ecosystems not only increased the realism of food-web structures, but made it possible to consider the temporal dynamics of the couplings between various systems (pelagic zone/littoral zone, water/sediment, catchment area/aquatic ecosystem, upstream/downstream, etc.);
- 4) The coupling between biogeochemical cycles and trophic interactions is progressively integrated. This is favoured by the development of ecological stoichiometry, which studies the links between the chemical composition of organisms (in carbon, nitrogen or phosphorus) and biotic interactions (primary production, herbivory, decomposition, etc.);
 - 5) There is a significant increase in the comparative approaches, the conceptual exchanges and the effective couplings between the ecology of terrestrial and aquatic systems;
 - 6) New concepts and tools allow an increasingly sharp consideration of heterogeneity and complexity from the molecular level up to the ecosystem. The importance of non-trophic interactions, for example the role of chemical-information mechanisms (allelopathy, etc.), is more and more studied. The monitoring or the addition of tracers, such as stable isotopes, made it possible to detect new patterns and to integrate many processes, from the molecular level to the ecosystem scale (analysis of the trophic positions of species, analysis of the allochthonous contributions, etc.).

The objective is now to integrate this multidimensional complexity in order to reach a better prediction capacity of limnology as a discipline for human societies.

Key words: *Aquatic food web, functional diversity, heterogeneity, food-web topology, ecological stoichiometry*

1. INTRODUCTION

Ressource naturelle parmi les plus rares et les moins équitablement réparties, l'eau douce est indispensable à la vie, non seulement des populations humaines, mais aussi de l'immense majorité des espèces vivantes. Les écosystèmes aquatiques continentaux présentent de multiples intérêts, que ce soit en tant que ressources utilisables par les populations humaines (apports alimentaires, loisirs, production d'eau potable, irrigation, usages industriels, etc.), comme éléments patrimoniaux ou bien encore comme habitats, exclusifs ou temporaires, de très nombreuses espèces, parmi lesquelles plusieurs sont menacées. Or, la dégradation des ressources en eau est un phénomène universel et des problèmes majeurs sont attendus au cours du XXI^e siècle. La préservation des ressources

en eau et la conservation des écosystèmes aquatiques constituent de ce fait une priorité pour les décennies à venir. Dans cette perspective, la mise en oeuvre d'opérations de manipulation des écosystèmes ou de leur environnement extérieur pour le maintien ou la restauration de leur qualité, au travers notamment de techniques d'ingénierie écologique, constitue une voie intéressante (JEPPESEN *et al.*, 2007a; 2007b; PINEL-ALLOUL *et al.*, 1998). Pour valider ces démarches et tenter de les optimiser, il est indispensable d'acquérir au préalable des connaissances précises sur la réponse des écosystèmes aquatiques aux perturbations, notamment à celles d'origine anthropique.

De manière générale, les perturbations anthropiques affectent significativement la structure des communautés et des réseaux trophiques. Elles concernent en particulier la modification des « ressources » (par exemple des intrants en éléments nutritifs), l'accumulation d'éléments toxiques le long des chaînes alimentaires, l'altération des réponses comportementales et écophysologiques des composantes des réseaux trophiques, la modification quantitative de ces composantes, avec la réduction, voire l'élimination de certaines populations, mais aussi le développement d'espèces initialement peu fréquentes ou l'introduction d'espèces exotiques. Des méthodes de gestion intégrée et durable seront indispensables pour assurer la qualité de la ressource. Or, la construction d'outils de prévision et de gestion fiables dépendra de notre capacité à comprendre comment les perturbations anthropiques altèrent la structure des communautés aquatiques et comment, en retour, cette structure des communautés va affecter la réponse des systèmes aquatiques aux perturbations.

Les lacs ont constitué des systèmes privilégiés pour l'analyse des processus fonctionnels et pour l'élaboration d'une théorie des écosystèmes. Au cours des décennies 1980 et 1990, ils ont souvent servi de modèles pour l'analyse des liens entre diversité biologique, organisation des réseaux trophiques et processus fonctionnels (voir par exemple les synthèses de LACROIX *et al.*, 1996 ; PINEL-ALLOUL *et al.*, 1998). Au cours de la dernière décennie, les recherches ont été poursuivies pour mieux cerner le rôle de l'hétérogénéité des organismes au sein des réseaux (PERSSON, 1999). Les chercheurs se sont progressivement éloignés des approches linéaires au profit d'approches alternatives intégrant la diversité fonctionnelle des organismes (HULOT *et al.*, 2000) ou d'analyses topologiques permettant de considérer les réseaux trophiques dans leur complexité et d'en dégager leurs caractéristiques architecturales (PROULX *et al.*, 2005). Des tentatives ont été faites pour pondérer les liens trophiques entre les espèces (BERLOW *et al.*, 2004; WOOTTON et EMMERSON, 2005). Progressivement, les bactéries et les champignons, qui utilisent de manière intensive la matière organique dissoute, les protistes phagotrophes qui consomment ces bactéries, et les virus, responsables d'une mortalité non négligeable des micro-organismes, ont été intégrés au sein des réseaux trophiques classiques pour former des

réseaux d'interactions de plus en plus complexes (AMBLARD *et al.*, 1998; LEFEVRE *et al.*, 2007; SIME-NGANDO *et al.*, 2003). Le développement de nouveaux outils et l'utilisation de traceurs comme les isotopes stables (POST, 2002a) ont permis de déceler de nouveaux patrons et d'intégrer de nombreux processus, depuis le niveau moléculaire jusqu'à l'échelle de l'écosystème (analyse des positions trophiques, analyse de l'importance des apports allochtones, etc.). Le développement de la stœchiométrie écologique a permis d'aborder de manière totalement inédite le couplage entre la dynamique des communautés et les cycles biogéochimiques (STERNER et ELSER, 2002). De nouvelles études ont plus que jamais révélé la nécessité de prendre en compte la diversité des habitats au sein des écosystèmes aquatiques (VADEBONCOEUR *et al.*, 2002, 2003), et les liens étroits entre ces écosystèmes et leur environnement extérieur (COLE, 1999; KNIGHT *et al.*, 2005). L'intégration de l'hétérogénéité verticale, horizontale et temporelle des écosystèmes a ajouté non seulement un réalisme important à la structure des réseaux trophiques, mais a permis de considérer la dynamique des couplages entre systèmes (zone pélagique - zone littorale, eau - sédiment, bassin versant - écosystème aquatique, etc.).

Dans cette synthèse, nous abordons quelques aspects qui nous paraissent avoir marqué l'évolution récente de la recherche sur les réseaux trophiques et leurs conséquences sur les processus fonctionnels. Il nous est apparu que les échanges conceptuels (CHASE, 2000; GRIMM *et al.*, 2003) et les couplages effectifs entre écologie des milieux terrestres et écologie des milieux aquatiques (KNIGHT *et al.*, 2005) se sont multipliés, au bénéfice d'une meilleure compréhension globale des processus étudiés et nous soulignons certains de ces aspects. Les progrès apparus nous permettent d'avoir une vision de plus en plus intégrée et sophistiquée du fonctionnement des milieux lacustres. Bien entendu, la route est encore longue pour intégrer cette complexité multidimensionnelle et parvenir à une forte capacité de prédiction de l'impact des modifications de l'environnement sur les écosystèmes. Il nous semble cependant que, contrairement à l'opinion pessimiste sur l'état de l'art qui a parfois marqué la fin des années 1990, nous n'assistons pas à la fin de la limnologie mais plutôt à son intégration forte comme une discipline indispensable au développement d'autres disciplines.

2. COMPLEXITÉ FONCTIONNELLE DES RÉSEAUX TROPHIQUES

Comme d'autres branches de l'écologie, la limnologie a évolué dans un contexte de débats passionnés sur les rôles respectifs des facteurs biotiques et abiotiques, des prédateurs et des ressources dans le contrôle du fonctionnement des écosystèmes. Au cours

des deux dernières décennies, des progrès très importants ont été réalisés du fait de l'intégration de ces effets ascendants et descendants dans une seule vision holistique (voir BRETT et GOLDMAN, 1997; CARPENTER et KITCHELL, 1993; GLIWICZ, 2003; LACROIX *et al.*, 1996; PINEL-ALLOUL *et al.*, 1998; SCHEFFER, 1998). Les modèles simplifiés qui ont été développés ont permis de mieux comprendre la réponse globale des niveaux trophiques, notamment du phytoplancton et du zooplancton, aux variations de ressources et de structure des réseaux. Les expériences en enceintes expérimentales ou les biomanipulations de milieux lacustres ont permis de préciser les processus fonctionnels en jeu et le degré de généralité des modèles proposés. Les résultats contradictoires parfois obtenus, déjà soulignés par PINEL-ALLOUL *et al.* (1998), tendent à démontrer l'existence d'une large gamme de situations. À une extrémité du gradient, il existe des systèmes lacustres dont les réseaux trophiques pélagiques sont caractérisés par d'importantes cascades trophiques poissons - zooplancton - phytoplancton. À l'autre extrémité du gradient, on trouve des systèmes aquatiques aux réseaux trophiques complexes, comprenant des espèces clés fortement omnivores. Les modèles construits sur l'hypothèse de niveaux trophiques clairement distincts et caractérisés par l'alternance d'un contrôle par les ressources ou par les prédateurs en fonction du nombre de niveaux trophiques principaux ne s'appliquent pas à de tels écosystèmes.

Les recherches réalisées ont permis de mieux comprendre certains éléments clés dans la réponse des écosystèmes. Par exemple, il est maintenant bien établi que les cascades trophiques des poissons au phytoplancton reposent sur la modification de taxons ou de guildes spécifiques au sein d'un même niveau trophique, et non sur un simple changement de biomasse de ce niveau. En comparant des mésocosmes avec et sans gardons planctonophages (*Rutilus rutilus*), BERTOLO *et al.* (1999b) ont par exemple observé que la présence des Cyprinidés diminuait d'un facteur 2 la capacité de filtration du phytoplancton par le zooplancton herbivore sans modification significative de la biomasse de ce compartiment zooplanctonique. En accord avec les données de la littérature (voir LACROIX *et al.*, 1996; PINEL-ALLOUL *et al.*, 1998), l'élément essentiel intervenant dans l'effet des prédateurs sur les producteurs primaires s'est avéré être l'importance des cladocères herbivores de taille modérée à grande, en particulier des Daphniidae. La réponse globale du compartiment zooplanctonique est bien entendu dépendante du comportement de prédation des poissons zooplanctonophages. Ainsi, dans un même contexte expérimental, la présence d'alevins de perche commune (*Perca fluviatilis*) a entraîné une forte diminution de la biomasse du zooplancton (BERTOLO *et al.*, 2000), alors que la présence de gardons planctonophages n'avait pas provoqué une telle décroissance (BERTOLO *et al.*, 1999b). Ces résultats sont par ailleurs en accord avec ceux obtenus *in situ* par PERSSON *et al.* (2004) et suggérant que les alevins de perches peuvent avoir un impact supérieur à celui des gardons sur le zooplancton. De

même, la réponse algale aux nutriments et aux consommateurs dépend fortement de la taille et du caractère facilement consommable ou non des producteurs primaires (BELL, 2002; STEINER, 2001). En accord avec ces résultats, RONDEL *et al.* (2008) ont observé l'absence d'effets en cascade de différentes guildes de poissons sur les producteurs primaires planctoniques lorsque ceux-ci étaient dominés par des organismes peu consommables. L'ensemble de ces résultats conforte l'hypothèse selon laquelle la proportion de phytoplancton peu consommable détermine fortement le degré de contrôle des communautés par les ressources ou par les prédateurs (STEINER, 2001). De même, ces résultats confirment la nécessité de considérer l'hétérogénéité des organismes au sein d'un même niveau trophique, tant en matière de capacités compétitives qu'en matière de vulnérabilité aux prédateurs, pour comprendre les réponses structurelles et fonctionnelles des écosystèmes aquatiques aux variations de l'environnement (HANSSON *et al.*, 1998; LEIBOLD *et al.*, 1997; PERSSON, 1999). Il est ainsi probablement illusoire de rechercher un modèle général global décrivant les effets des prédateurs et des ressources sur la dynamique des organismes et sur le fonctionnement des écosystèmes. Ainsi que cela a été souligné par BELL (2002), cette question ne pourra être résolue qu'en prenant en compte la structure particulière du réseau trophique au sein duquel les organismes d'intérêt sont insérés.

L'absence de modèle global commun à l'ensemble des réseaux trophiques ne doit pas amener à une vision pessimiste sur notre capacité générale à prédire le fonctionnement des écosystèmes, mais plutôt à une réflexion sur le niveau minimal de complexité à introduire pour simuler avec suffisamment de précision le monde réel. Un facteur important d'hétérogénéité mais aussi un atout majeur pour comprendre et prédire le fonctionnement des écosystèmes est lié à l'importance des interactions dépendantes de la taille au sein des réseaux trophiques aquatiques (LACROIX *et al.*, 1996). Ainsi, HULOT *et al.* (2000) ont considéré des groupes fonctionnels au sein des producteurs primaires (petites algues facilement consommables, algues consommables par le gros zooplancton, et producteurs primaires peu consommables), du zooplancton herbivore (petits et grands herbivores) et des carnivores (zooplancton carnivore et poissons planctonophages) pour prédire l'issue d'un enrichissement en nutriment limitant sur la réponse de ces compartiments en présence ou en absence de poissons zooplanctonophages généralistes. Les liens entre ces compartiments ont été construits sur la base des grands schémas de prédation dépendant des grands groupes d'organismes et de leurs tailles, proposés depuis longtemps dans la littérature (BROOKS et DODSON, 1965; BURNS, 1968; CARPENTER et KITCHELL, 1993; DODSON, 1974). La réponse de ces compartiments a été analysée par la méthode des boucles (LEVINS, 1974; PUCCIA et LEVINS, 1985) et comparée à la réponse observée pour ces mêmes compartiments biologiques dans le cadre d'une expérience en

mésocosmes de deux mois, croisant la présence ou l'absence d'alevins de gardons avec deux niveaux différents de nutriments apportés trois fois par semaine. Les réponses expérimentales observées se sont avérées en contradiction avec les prédictions des deux principaux types de modèles linéaires (nutriment - phytoplancton - zooplancton - poissons) : le modèle proie-dépendant (OKSANEN *et al.*, 1981) et le modèle ratio-dépendant (ARDITI et GINZBURG, 1989). En revanche, une très bonne adéquation a été notée entre les prédictions obtenues et le modèle théorique prenant en compte l'existence de groupes fonctionnels (HULOT *et al.*, 2000). Il semble ainsi possible de prédire correctement la réponse de réseaux trophiques complexes en prenant en compte la structure et la diversité fonctionnelle des communautés. Une telle procédure prend en compte une information considérable (refuges par la taille des proies, caractère consommable des proies, régime omnivore des prédateurs, etc.), tout en évitant que la complexité naturelle des réseaux trophiques devienne un frein à la capacité prédictive du modèle (PETCHEY et GASTON, 2002). De la même manière, BODINI (2000) a utilisé l'analyse des boucles pour comprendre les conséquences des actions humaines sur le réseau trophique d'un lac modérément eutrophe (lac Mosvatn, Norvège). Les prédictions du modèle s'accordent aux patrons d'abondance observés, ce qui permet de penser qu'il constitue une description plausible des principales interactions trophiques dans le lac. La méthode des boucles de LEVINS (1974), qualitative, présente l'avantage de ne pas nécessiter les jeux de données considérables généralement nécessaires pour paramétrer et tester correctement un modèle quantitatif. N'étant pas basée sur la résolution des relations mathématiques spécifiques établies entre les variables, elle fournit des prédictions assez générales dans la limite où la structure minimale du système décrit est respectée. Elle présente aussi certaines limites fortes. En particulier, elle est soumise à des conditions assez restrictives d'utilisation. Elle ne s'applique qu'à des modèles ayant un équilibre, et ne permet pas de déterminer des propriétés particulières comme la stabilité locale des systèmes (JUSTUS, 2006). D'autre part, elle devient rapidement inopérante avec l'augmentation de la complexité des systèmes. Ainsi, le modèle de réseau choisi par HULOT *et al.* (2000) était un compromis entre la capacité du réseau à décrire correctement la complexité des réseaux trophiques réels et sa capacité prédictive, qui aurait rapidement diminué avec l'augmentation du nombre de compartiments. Des prédictions plus précises nécessiteront le passage à des modèles quantitatifs et devront probablement s'éloigner de l'analyse des systèmes à proximité de l'équilibre. Ceci est particulièrement vrai pour comprendre la dynamique de compartiments tels que les poissons, dont la longue durée de vie et la plasticité ontogénique des traits de vie sont à l'origine d'une dynamique très éloignée d'un état stable durant de nombreuses années (CARPENTER, 1988). Par ailleurs, nous ne pouvons que réitérer les remarques déjà largement répétées (GILLER *et al.*, 2004; SCHINDLER, 1998) sur la nécessité de pouvoir réaliser des approches expérimentales à grandes échelles spatiales et temporelles en

parallèle de ces études théoriques. Les approches expérimentales réalisées à l'échelle lacustre tendent à se développer (voir par exemple les synthèses de DRENNER et HAMBRIGHT, 1999; JEPPESEN *et al.*, 2007a, b; MEIJER *et al.*, 1999). Cependant, leur durée est le plus souvent de quelques années, alors que les périodes de dynamiques des poissons sont susceptibles de s'éloigner de l'équilibre sur des décennies (PERSSON *et al.*, 2004) et qu'un nouvel état d'équilibre après une réduction des apports en nutriments en milieux peu profonds tempérés est typiquement atteint au bout de 10 à 15 ans pour le phosphore et 5 à 10 ans pour l'azote (JEPPESEN *et al.*, 2007b).

3. BOUCLE MICROBIENNE ET RÉSEAU CLASSIQUE

Du fait de leur abondance (10^6 à 10^7 ind. mL⁻¹) et de leur rôle majeur dans les transferts de matière et les flux d'énergie, les micro-organismes constituent des acteurs essentiels au sein des écosystèmes aquatiques (AMBLARD *et al.*, 1998). Le domaine de recherche portant sur l'écologie microbienne en milieux aquatiques est très vaste et en plein essor. Les nombreuses améliorations techniques qui ont marqué les dernières décennies ont permis de mieux préciser la composition et le rôle général de la boucle microbienne (AMBLARD *et al.*, 1998), ainsi que l'importance d'acteurs auparavant négligés, comme les virus (DANOVARO *et al.*, 2008; DUHAMEL et JACQUET, 2006; SIME-NGANDO *et al.*, 2003) ou les champignons (LEFEVRE *et al.*, 2007).

Au cours de la dernière décennie, des travaux en nombre croissant ont permis de préciser les facteurs de contrôle et le fonctionnement de la boucle microbienne. La lyse virale et la consommation par les flagellés semblent constituer deux facteurs essentiels de contrôle descendant des communautés bactériennes en milieux pélagiques, chacun de ces mécanismes pouvant être responsable de l'élimination journalière de quelque % à la quasi-totalité de la production des procaryotes (JACQUET *et al.*, 2005). En outre, JACQUET *et al.* (2007) ont obtenu des résultats suggérant que la présence de prédateurs flagellés stimule la mortalité bactérienne induite par les virus. Les raisons de cette possible synergie sont encore discutées. Enfin, à la fois les ressources et les nutriments concourent à déterminer la composition des communautés de procaryotes. JARDILLIER *et al.* (2005) ont observé une prédominance du contrôle ascendant sur le contrôle exercé par les prédateurs (notamment celui exercé par les microcrustacés) en milieu oligo-mésotrophe, et des effets interactifs complexes entre les ressources, les prédateurs (en particulier les nanoflagellés) et les virus en milieu eutrophe. Les résultats de JARDILLIER *et al.* (2005) suggèrent également que les nanoflagellés hétérotrophes ne constituent pas toujours le compartiment de contrôle essentiel du bactérioplancton.

Les travaux expérimentaux déjà réalisés suggèrent que, dans les systèmes d'eau douce où les grands cladocères sont abondants, ces derniers contrôlent fortement le phytoplancton, mais aussi le bactérioplancton et les flagellés hétérotrophes, voire les ciliés (CHRISTOFFERSEN *et al.*, 1993; ZÖLLNER *et al.*, 2003). Ceci indique d'ailleurs que les cladocères, classiquement considérés comme essentiellement herbivores, peuvent être très largement omnivores. Certains ciliés présentent des défenses particulières, notamment comportementales, qui les rendent moins sensibles à certains prédateurs (GILBERT, 1994) et les plus grands ciliés sont peu sensibles à la prédation exercée par les daphnies (THOUVENOT *et al.*, 1999). De manière générale, les grands cladocères, et en particulier les daphnies, du fait de leur capacité à consommer une large gamme de proies, assurent un transfert efficace du carbone organique depuis les producteurs jusqu'aux niveaux trophiques supérieurs (KARLSSON *et al.*, 2007). En revanche, le transfert vers les horizons trophiques supérieurs semble moindre en l'absence de ces grands cladocères (KARLSSON *et al.*, 2007; LYCHE *et al.*, 1996), les bactéries étant contrôlées par une boucle microbienne plus longue passant par les flagellés, les ciliés, les rotifères et les copépodes. ZÖLLNER *et al.* (2003) ont également montré que la modification des communautés de microcrustacés vers une dominance de copépodes se traduit par un effet en cascade marqué, avec la réduction sélective des ciliés de taille moyenne (20-40 μm), l'augmentation en conséquence des flagellés autotrophes et hétérotrophes consommés par ces ciliés, et une altération potentielle de la communauté picoplanctonique et de la taille moyenne du bactérioplancton (voir également SOMMER *et al.*, 2003). Des expériences récentes ont permis de confirmer en milieux marins l'importance de la structure des réseaux sur l'efficacité des transferts trophiques. BERGLUND *et al.* (2007) ont ainsi montré, grâce à des expériences en mésocosmes, que l'efficacité de production du mésozooplancton marin (copépodes) était de 22 % dans des réseaux essentiellement basés sur les producteurs primaires (lumière et apports de N et P élevés). En revanche, cette efficacité atteignait seulement 2 % dans des réseaux essentiellement basés sur les bactéries (lumière et apports de C, N et P faibles), du fait de l'addition de 1 à 2 niveaux trophiques supplémentaires (flagellés et ciliés) entre les niveaux trophiques de base et le mésozooplancton. Ces résultats ont été confirmés par l'analyse des isotopes stables au sein du mésozooplancton. Enfin, soulignons que plusieurs travaux récents (KATECHAKIS et STIBOR, 2006; MEDINA-SANCHEZ *et al.*, 2004; SCHMIDTKE *et al.*, 2006) ont démontré le rôle important et singulier des organismes mixotrophes au sein des réseaux trophiques.

Au-delà de leur rôle largement reconnu dans le recyclage des nutriments, les composantes de la boucle microbienne interviennent également comme des acteurs classiques du réseau trophique général lacustre. Des avancées importantes ont été faites sur la qualité nutritionnelle de certains compartiments.

Ainsi, les nanoflagellés bactériovores ont souvent été considérés comme constituant une nourriture de qualité variable ou incertaine pour leurs consommateurs au sein du zooplancton (SANDERS *et al.*, 1996). Certains résultats suggèrent en revanche que plusieurs flagellés algivores pourraient avoir une capacité importante à produire des stérols (BRETELER *et al.*, 1999) ou à convertir les acides gras poly-insaturés du picoplancton (picocyanobactéries et picrochlorophycées, qui constituent leur ressource essentielle) en longues chaînes (BEC *et al.*, 2003; BRETELER *et al.*, 1999), composantes de haute qualité nutritive, essentielles pour le zooplancton. Cette voie trophique améliorerait ainsi la qualité de la nourriture pour les niveaux trophiques supérieurs (phénomène de « trophic upgrading »). D'autres résultats obtenus en milieux marins suggèrent que les ciliés ne possèdent pas cette capacité à synthétiser des stérols et des acides gras poly-insaturés (BRETELLER *et al.*, 2004). Des études complémentaires semblent donc nécessaires, tant en milieux marins qu'en milieux dulçaquicoles, pour préciser l'importance de ce mécanisme.

En conclusion, le bactérioplancton, les flagellés et les ciliés interagissent à travers des réseaux d'interaction complexes mais sont aussi dans la gamme de taille des proies consommées par les différents groupes constituant le méso- et le métazooplancton (ZÖLLNER *et al.*, 2003). Il existe ainsi autant de liens potentiels importants entre les différents compartiments de la boucle microbienne et du réseau trophique classique qu'entre les compartiments de chaque sous-réseau. Pour atteindre une meilleure capacité de prédiction, il sera nécessaire de regrouper ces deux sous-réseaux en un seul réseau aquatique fonctionnel.

4. LES MODÈLES TOPOLOGIQUES DE RÉSEAUX TROPHIQUES

L'étude des réseaux trophiques sur la base de groupes fonctionnels a permis d'avancer considérablement dans la compréhension du fonctionnement des milieux aquatiques par rapport à des modèles linéaires. Ces approches fonctionnelles ont notamment permis d'intégrer le rôle de la taille et de l'omnivorie au sein des communautés d'invertébrés et de poissons. Cependant, ces études, réalisées sur des réseaux fonctionnels très simplifiés, sont limitées par la complexité des interactions trophiques en jeu, la richesse en espèces et la fréquence élevée d'espèces omnivores dans les écosystèmes naturels. Dans ce cas, la séparation des espèces trophiques présentes en un faible nombre de groupes fonctionnels est susceptible de ne restituer que très imparfaitement la complexité des interactions au sein des peuplements. Une démarche alternative est d'analyser les caractéristiques structurales du réseau trophique réel à l'aide de la théorie mathématique des graphes. Le réseau trophique devient alors un objet mathématique (graphe), composé de

sommets (les espèces) et d'arrêtes (les interactions trophiques) reliant ces sommets. Contrairement à de nombreux autres graphes, les réseaux trophiques sont des graphes orientés pour lesquels les arrêtes (on parle alors d'arcs) ont un sens défini par le sens de la relation trophique proie - prédateur. Cette approche, appelée analyse topologique des réseaux, permet de dégager des caractéristiques structurales comme la connectance, le degré d'omnivorie, la longueur des chaînes trophiques, ou la compartimentalisation (pour plus d'informations, voir la synthèse de PROULX *et al.*, 2005). Un grand nombre des caractéristiques globales analysées sont considérées comme ayant une influence sur la stabilité et le fonctionnement des écosystèmes.

La construction de graphes pertinents est une étape particulièrement ardue car le nombre d'espèces au sein d'un écosystème peut atteindre quelques centaines, et le nombre d'interactions de prédation, quelques centaines à quelques milliers. La première génération d'approches topologiques réalisée dans les années 1970 et 1980 a été très fortement critiquée (voir par exemple PAINE, 1988). De manière générale, ces études se sont révélées décevantes du fait de la mauvaise qualité des réseaux trophiques analysés :

- 1) Les réseaux trophiques décrits étaient souvent des simplifications caricaturales de la réalité;
- 2) De nombreuses espèces étaient agrégées en catégories assez vagues;
- 3) Les réseaux étudiés avaient souvent été construits à partir des données récoltées sur des périodes différentes et ne correspondaient pas à des réseaux instantanés;
- 4) Les réseaux comparés étaient souvent dissemblables par leur nature et leur degré de précision.

Depuis le milieu des années 1990, un effort très important a été engagé sur quelques écosystèmes, notamment aquatiques, pour élaborer des réseaux topologiques plus réalistes (voir COHEN *et al.*, 1993). Pour approcher les caractéristiques topologiques de quelques réseaux trophiques terrestres et aquatiques bien connus de manière empirique, des modèles théoriques ont été construits, comme le modèle des cascades (« cascade model », COHEN *et al.*, 1985) et le modèle de niche (« nich model », WILLIAMS et MARTINEZ, 2000). La dimension de niche proposée pour caractériser le régime alimentaire des espèces consommatrices simule une hiérarchie compétitive des espèces en fonction de la taille. Des améliorations ont été progressivement apportées, comme l'incorporation de contraintes phylétiques dans les règles d'assemblage des réseaux trophiques (CATTIN *et al.*, 2004). La validation des modèles théoriques se fait sur la base de la comparaison entre leurs caractéristiques topologiques et celles des réseaux empiriques.

D'ores et déjà, malgré le manque de standardisation dans l'acquisition et le traitement des jeux de données, des résultats assez robustes semblent se dégager de l'analyse des réseaux trophiques les mieux décrits. Ainsi, COHEN *et al.* (2003), dans le cadre de l'étude du réseau trophique de Tuesday Lake, et WOODWARD *et al.* (2005b), dans le cadre de l'étude du réseau trophique de Broadstone Stream, ont observé des relations similaires entre la taille des organismes, l'abondance et certains paramètres topologiques comme la hauteur trophique. Ceci suggère que la structure des réseaux est déterminée par des règles liées à des contraintes énergétiques. D'autre part, WOODWARD *et al.* (2005b) ont également observé des relations claires entre les traits de vie et les caractéristiques fonctionnelles des espèces, les forces d'interactions et la topologie des réseaux. La comparaison avec d'autres systèmes devrait permettre de juger assez rapidement de la généralité des résultats observés.

D'autres approches semblent possibles et n'ont, à notre connaissance, pas encore été explorées. Ainsi, une grande partie des critiques effectuées sur les approches topologiques réalisées au cours des années 1970 à 1990 étaient liées à la disparité considérable, notamment en matière de qualité et de précision, des réseaux trophiques étudiés et comparés les uns aux autres ou à des graphes théoriques. Les descripteurs de la structure des réseaux étant fortement dépendants de la manière de les définir (voir par exemple JORDAN, 2003), le respect de règles identiques s'avère déterminant pour comparer différents jeux de données. L'utilisation de données expérimentales permettrait d'éviter la plupart des faiblesses citées précédemment, apportant entre autres choses : (1) des données provenant d'une même communauté initiale manipulée, donc directement comparables; (2) des taxons décrits avec un même niveau de précision pour les différents traitements d'une expérience; et (3) des données instantanées plutôt que cumulées. Un très grand nombre d'expériences ont été réalisées sur des réseaux trophiques aquatiques, à des échelles spatiales allant du microcosme au lac et à des échelles temporelles allant de quelques heures à plusieurs années. Pour certaines de ces expériences, des quantités considérables de données ont été accumulées sur la dynamique des organismes constituant les réseaux trophiques. Ces expériences constitueront sans doute un apport considérable pour analyser le rôle d'une très grande diversité de facteurs de l'environnement (effet des traits de vie des espèces de sommets de chaînes, charge en nutriments, équilibre N/P, hétérogénéité spatiale, etc.) sur l'architecture des réseaux trophiques.

Une limite claire de l'approche topologique classique est liée à son caractère dichotomique. Lorsqu'ils existent, tous les liens trophiques sont considérés comme équivalents. Or, les réseaux trophiques réels sont caractérisés par un grand nombre d'interactions faibles et un faible nombre d'interactions fortes (EMMERSON et RAFFAELLI, 2004; MCCANN

et al., 1998). Ces interactions faibles sont souvent plus fréquentes chez les espèces omnivores et pourraient jouer un rôle important dans la stabilité des réseaux (EMMERSON et YEARSLEY, 2004; MCCANN *et al.*, 1998). L'analyse des caractéristiques structurales de graphes pondérés est en plein essor (voir par exemple BARRAT *et al.*, 2004; BERSIER *et al.*, 2002; VAZQUEZ *et al.*, 2005). Bien entendu, la gageure reste la quantification des interactions trophiques à l'échelle de réseaux réels. Différentes approches ont été proposées pour quantifier ces interactions trophiques, notamment en fonction de la fréquence d'interaction, de la mesure des flux d'énergie, ou de l'estimation de l'effet *per capita* du prédateur (pour des synthèses récentes, voir BERLOW *et al.*, 2004; WOOTTON et EMMERSON, 2005). Compte tenu de la lourdeur des échantillonnages ou des expériences nécessaires, les réseaux trophiques quantifiés de manière détaillée sont assez rares (voir par exemple WOODWARD *et al.*, 2005b). Cependant, malgré l'ampleur de la tâche à accomplir, ce domaine de recherche est en plein développement et il est probable que les approches de ce type se multiplieront au cours des prochaines années.

5. CONTRAINTES STœCHIO- MÉTRIQUES ET INTERACTIONS TROPHIQUES

Un des exemples les plus frappants d'intégration de disciplines scientifiques pour la limnologie est probablement celui de la théorie de la stœchiométrie écologique, qui introduit de façon explicite l'équilibre des éléments constitutifs de la biomasse (azote, carbone, phosphore, fer, silice, etc.) dans l'étude des interactions écologiques entre les êtres vivants (prédation, compétition, etc.) (ELSER et URABE, 1999; ELSER *et al.*, 1996, 2000c; STERNER et ELSER, 2002). La différence principale entre les approches stœchiométriques et celles plus classiques de l'écologie des populations et de l'écologie des écosystèmes tient dans la prise en compte de la composition élémentaire (souvent exprimée sous forme de ratios, par exemple C/N ou N/P) des êtres vivants impliqués dans les interactions écologiques, permettant ainsi de considérer explicitement les couplages entre les cycles biogéochimiques et les organismes via les éléments chimiques. La théorie de la stœchiométrie écologique repose principalement sur les différences de composition chimique entre les organismes en interactions, ce qui peut à la fois influencer sur l'efficacité et les conséquences écosystémiques de leurs relations trophiques, mais également jouer un rôle dans les interactions indirectes de type compétition ou mutualisme. À travers ces mécanismes, la modification de la structure des réseaux trophiques, par exemple à travers une biomanipulation des peuplements piscicoles, est susceptible de modifier fortement le cycle des nutriments.

Depuis les premiers travaux expérimentaux de ELSER *et al.* (1988) suggérant que la modification de la structure des communautés zooplanctoniques pouvait modifier la nature du nutriment limitant le phytoplancton, de très nombreuses études expérimentales ont été réalisées en microcosmes, en mésocosmes et à l'échelle des écosystèmes, et de nombreuses approches comparatives et théoriques ont été accomplies. Ces études ont permis de renouveler profondément notre vision du fonctionnement des écosystèmes aquatiques. Il est impossible de citer dans cette synthèse l'ensemble des résultats acquis dans le cadre de la théorie de la stœchiométrie écologique et nous invitons le lecteur intéressé à consulter les nombreux articles publiés sur la question et l'ouvrage de STERNER et ELSER (2002). Seuls quelques résultats récents seront donc évoqués. Les décomposeurs, comme cela avait été prédit pour les herbivores par STERNER (1990), puis généralisé par DAUFRESNE et LOREAU (2001a, 2001b), se sont avérés capables de modifier la nature de l'élément limitant la croissance des producteurs primaires et leur composition (DANGER *et al.*, 2007a). Les contraintes stœchiométriques sont susceptibles de modifier la nature des interactions entre compartiments biologiques, comme l'a démontré le passage d'une compétition nette à un mutualisme net entre les producteurs primaires et les bactéries, le long d'un gradient d'apport en phosphore modifiant l'équilibre des éléments nutritifs disponibles (DANGER *et al.*, 2007b). L'intégration de la théorie stœchiométrique à l'échelle de systèmes plus complexes intégrant par exemple des producteurs primaires, des décomposeurs et des consommateurs est en cours sur le plan théorique (CHERIF et LOREAU, 2007), alors que des travaux expérimentaux ont déjà été réalisés à l'échelle de systèmes écologiques complexes (DANGER *et al.*, 2008; ELSER *et al.*, 2000b). Les travaux relatifs à la théorie stœchiométrique réalisés à ce jour ont démontré l'intérêt de ces approches dans la compréhension de nombreux processus écologiques. Des synthèses récentes ont notamment pu montrer les apports de cette théorie dans les études concernant la croissance des organismes (ELSER *et al.*, 2003), la dynamique des populations et des communautés (MOE *et al.*, 2005), dans les études ayant trait aux processus évolutifs (ELSER, 2006; KAY *et al.*, 2005), ou encore dans les approches écosystémiques à grande échelle (SCHADE *et al.*, 2005).

Les perspectives sont multiples. À l'échelle des écosystèmes aquatiques, les approches stœchiométriques pourraient permettre par exemple de mieux comprendre les couplages en matière de cycles des nutriments entre les compartiments benthiques, littoraux et pélagiques. Ces approches devraient également permettre de mieux cerner la nature des couplages existant entre les systèmes aquatiques et terrestres. Par exemple, la considération des équilibres stœchiométriques qui se mettent en place entre la matière organique détritique d'origine aquatique, riche en nutriments, et celle provenant de l'apport terrigène, éventuellement pauvre en nutriments, mais à l'inverse riche en carbone, pourrait amener à une

compréhension plus précise des mécanismes de dégradation et de stockage de la matière organique dans les systèmes aquatiques, comme récemment suggéré par HESSEN (2005). La théorie stœchiométrique a bien entendu des limites claires. Ainsi, la qualité des ressources ou le caractère plus ou moins dégradé de la matière organique ne se résument pas à des ratios stœchiométriques. Divers travaux suggèrent par exemple des cas de limitation des herbivores aquatiques par des acides gras particuliers plutôt qu'une limitation directe par les nutriments (MÜLLER-NAVARRA *et al.*, 2004). Cependant, la théorie de la stœchiométrie écologique semble constituer un outil intégrateur particulièrement intéressant pour la compréhension de nombreux processus écologiques, et dont le champ d'application reste encore grandement à explorer.

6. COUPLAGES ENTRE COMPARTIMENTS ÉCOSYSTÉMIQUES

La taille et la morphométrie des lacs influencent fortement leur régime thermique, les caractéristiques de mélange des eaux, la dynamique des nutriments, la structure des réseaux trophiques et l'importance relative des différents habitats au sein des écosystèmes (HAKANSON, 2005; LACROIX *et al.*, 1999; PINEL-ALLOUL *et al.*, 1998; REYNOLDS, 1997; VADEBONCOEUR *et al.*, 2002). Elles constituent donc des critères essentiels de différenciation des plans d'eau. De manière étonnante, ces critères ne semblent pas avoir été déterminants dans les stratégies de recherches sur les réseaux trophiques et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques. Ainsi que l'ont souligné VADEBONCOEUR *et al.* (2002), la recherche en limnologie s'est globalement beaucoup plus focalisée sur les systèmes pélagiques que sur les autres compartiments, quelles que soient les caractéristiques morphométriques des milieux. De plus, les études sur les différents compartiments ont bien souvent été réalisées de manière indépendante. Ceci est d'autant plus surprenant que, ainsi que le rappellent VADEBONCOEUR *et al.* (2002), la majorité des lacs de la planète sont petits, peu profonds et caractérisés par un rapport surface/volume élevé. Ce faible intérêt pour les compartiments non pélagiques n'est absolument pas lié à une moindre importance écologique. VADEBONCOEUR *et al.* (2003) ont ainsi observé que la production primaire passait d'une très forte dominante benthique (80 à 98 % de la production provenant du périphyton) dans des milieux oligotrophes à une production essentiellement pélagique (presque 100 % de la production réalisée par le phytoplancton) dans des milieux eutrophes. Dans les lacs mésotrophes étudiés, la part du phytobenthos variait entre 5 % et 80 % de la production totale en fonction de la morphométrie des milieux et de la composition des habitats littoraux. L'analyse de la signature isotopique du carbone chez

les invertébrés benthiques a permis de montrer que les habitats pélagiques et les habitats benthiques sont fortement associés par les réseaux trophiques lorsque les teneurs en phosphore sont modérées. En revanche, l'eutrophisation des eaux diminue considérablement ce couplage et l'importance des voies trophiques en provenance des producteurs benthiques à l'échelle des écosystèmes (VADEBONCOEUR *et al.*, 2003).

De manière générale, les recherches réalisées au cours des deux dernières décennies ont confirmé la dichotomie entre les lacs profonds et peu profonds à l'échelle des réseaux trophiques et des processus fonctionnels. Le recyclage interne des nutriments est favorisé dans les lacs peu profonds, tant par l'action du vent (REYNOLDS, 1997), que par l'action de bioturbation des poissons benthophages (SHORMANN et COTNER, 1997). De manière plus étonnante, STIEF et HÖLKER (2006) ont démontré que la présence du gardon (*Rutilus rutilus*) induit, via la production de kairomones, une modification du comportement des chironomes qui passent moins de temps à se nourrir à la surface du sédiment et plus de temps enfouis. Il en résulte une diminution de l'activité d'enfouissement de la matière organique fraîche et une augmentation significative de sa minéralisation. Enfin, l'action des poissons favorise directement, et de manière probablement importante, la remise en suspension des algues dans ces milieux (ROOZEN *et al.*, 2007). Au contraire, dans les lacs profonds, une importante partie des nutriments rejoint le sédiment sous forme particulière. Le sédiment est peu perturbé et ces nutriments, notamment le phosphore, ne retournent pas facilement dans le domaine pélagique, même lorsque l'hypolimnion est anoxique (REYNOLDS, 1997). Du fait d'un recyclage interne *a priori* plus important, il est généralement admis que les lacs peu profonds sont moins sensibles à une réduction des apports en nutriments que les lacs profonds lorsque les producteurs primaires sont dominés par le phytoplancton. À l'inverse, la présence de macrophytes est plus à même de maintenir une phase d'eau claire dans les écosystèmes peu profonds. Ainsi, des états stables alternatifs d'eau claire ou d'eau turbide seraient plus facilement attendus dans ces milieux que dans les lacs profonds (SCHEFFER, 1998; SCHEFFER et CARPENTER, 2003; SCHEFFER *et al.*, 2001). Néanmoins, la réalité est probablement plus complexe que ne le prédit le modèle théorique des états alternatifs, comme le suggère la synthèse récente de JEPPESEN *et al.* (2007b) sur les effets de réductions d'apports en nutriments dans des lacs peu profonds. Celle-ci ne montre pas l'existence d'un effet d'hystérésis (résistance au changement) face à la réduction des intrants. Les états alternatifs se sont également avérés moins stables qu'attendu, contrairement à ce qui a été observé dans d'autres milieux (SCHEFFER et JEPPESEN, 2007). Ceci soulève de nouvelles questions sur les conditions qui favorisent ou non de tels équilibres alternatifs dans la dynamique des écosystèmes.

Si les différents habitats aquatiques ont été souvent étudiés de manière séparée, l'ensemble des résultats cités ci-dessus indique clairement la nécessité de développer rapidement l'analyse des processus assurant le couplage entre ces compartiments à l'échelle des écosystèmes. Ainsi que l'ont souligné VADEBONCOEUR *et al.* (2005), les poissons jouent un rôle essentiel et complexe dans le couplage entre ces différents compartiments. Les poissons piscivores sont par exemple caractérisés par une succession ontogénique marquée de leur régime alimentaire, consommant des proies occupant des habitats différents selon les stades de développement. D'autre part, les piscivores adultes exploitent généralement aussi bien les chaînes trophiques pélagiques que benthiques. Les conséquences de ces connexions trophiques ont été peu étudiées. Sur la base de modèles prédateurs-proies couplant les chaînes pélagiques et benthiques, VADEBONCOEUR *et al.* (2005) ont montré que ce couplage a un effet stabilisant et permet un contrôle descendant efficace de la chaîne pélagique par les piscivores en milieux mésotrophes. Ce couplage se dégrade en milieux oligotrophes et eutrophes, la réticulation du réseau se réduisant au profit de chaînes trophiques respectivement benthiques et pélagiques. De manière plus surprenante encore, des cascades trophiques initiées en milieux aquatiques peuvent se répercuter sur les milieux terrestres environnants par le biais d'organismes ayant des stades ontogéniques dans des écosystèmes distincts. KNIGHT *et al.* (2005) ont ainsi démontré que la flore terrestre à proximité d'étangs recevait plus de visites de pollinisateurs lorsque ces plans d'eau étaient caractérisés par la présence de communautés de poissons que lorsqu'ils n'en comportaient pas. La présence de poissons induit une réduction de l'abondance et de la taille des larves d'odonates dans les plans d'eau et, par conséquent, de l'abondance de leurs stades adultes en périphérie. La réduction de ces derniers, consommateurs voraces d'insectes pollinisateurs, provoque en cascade une augmentation de la fréquentation des plantes à fleurs périphériques. De manière générale, l'importance de ces cascades trophiques entre écosystèmes n'a pas été évaluée.

Un autre couplage essentiel est réalisé entre le bassin versant et le milieu aquatique. COLE (1999) a montré que la plupart des lacs oligotrophes sont également des lacs hétérotrophes en matière de bilan net, consommant plus de carbone organique par la respiration des organismes qu'ils n'en produisent à travers la photosynthèse, cette dernière étant fortement limitée par les nutriments (notamment par le phosphore). Ainsi, le fonctionnement des chaînes alimentaires dans ces milieux se réalise essentiellement sur la base du carbone organique en provenance du bassin versant. Là encore, la réalité des mesures est bien éloignée des schémas classiques de réseaux trophiques essentiellement construits sur la base de producteurs primaires planctoniques. En revanche, la teneur en CO₂ dissous est souvent très inférieure à la teneur à saturation à l'équilibre dans les milieux très productifs (COLE *et al.*, 1994; SCHINDLER *et al.*, 1997), ce qui suggère que la photosynthèse peut alors

être limitée par le CO₂ disponible, les nutriments étant amenés en grande quantité par le sédiment.

7. RÉSEAUX AQUATIQUES VS. RÉSEAUX TERRESTRES

Au cours de la dernière décennie, plusieurs études ont apporté de nouveaux éléments de réflexion sur la comparaison de la structure et du fonctionnement des écosystèmes aquatiques et des écosystèmes terrestres, ainsi que sur le couplage entre ces écosystèmes. Pour ce qui concerne les liens entre l'organisation des réseaux et les processus fonctionnels, l'amélioration des jeux de données permettra probablement de mieux tester certaines hypothèses globalement admises. Ainsi, dans une synthèse très largement citée, STRONG (1992) a suggéré que : (1) le fonctionnement des écosystèmes est fortement contrôlé par la diversité verticale des réseaux (p. ex. : existence de cascades trophiques essentiellement en milieux aquatiques); (2) le phytoplancton est globalement plus consommable que ne le sont les plantes terrestres; (3) les réseaux trophiques aquatiques sont plus facilement assimilables à des chaînes alimentaires linéaires que les réseaux terrestres. Sur la base des travaux récents, ces différences ne sont pas bien établies (CHASE, 2000; LEIBOLD, 2005; SCHMITZ *et al.*, 2000). Des méta - analyses (HALAJ et WISE, 2001; SHURIN *et al.*, 2002) tendent à démontrer que les effets descendants des prédateurs sont supérieurs en milieux aquatiques qu'en milieu terrestres. Cependant, ces conclusions sont fortement liées au fait que les données sur les systèmes terrestres portaient essentiellement sur des communautés d'insectes et non sur les mammifères herbivores, pour lesquels peu de données sont disponibles (HALAJ et WISE, 2001; SCHMITZ, 2000). Or, des effets en cascade des mammifères ont été observés en forêts (MCLAREN et PETERSON, 1994), dans les toundras (OKSANEN et OKSANEN, 2000) et en savanes (SINCLAIR *et al.*, 2003). D'autre part, la complexité des réseaux aquatiques, notamment le degré d'omnivorie des espèces, mais aussi l'importance des liens trophiques entre les compartiments pélagiques, littoraux et benthiques, ont été pendant longtemps sous-estimées, comme cela a été souligné précédemment (VADEBONCOEUR *et al.*, 2002, 2005). L'hypothèse de STRONG (1992) doit ainsi être testée sur des jeux de données plus complets et plus pertinents. Il est probable que les efforts actuels importants pour améliorer la qualité des jeux de données permettront, dans un avenir proche, de cerner de manière beaucoup plus fine les réelles différences entre les réseaux trophiques terrestres et aquatiques.

De même, les contraintes spécifiques des écosystèmes aquatiques et terrestres ont abouti à des appréhensions différentes des cycles des nutriments et des facteurs de contrôle de ces cycles dans les deux types d'écosystèmes. Dans une synthèse

sur les caractéristiques générales des cycles biogéochimiques, GRIMM *et al.* (2002) se sont interrogés sur les contrastes et convergences en matière de paradigmes et de concepts dans les écosystèmes aquatiques et terrestres : Quel est le facteur limitant le plus fréquent des producteurs primaires? Quel est le rôle des consommateurs dans le cycle des nutriments et leur caractère limitant pour les producteurs primaires? La capacité de rétention et de transformation des nutriments diffère-t-elle entre milieux terrestres et aquatiques? Quels sont les facteurs de contrôle de la transformation de la matière organique et de l'activité microbienne? Si des différences réelles ont été constatées pour certains aspects, les théories ou les contraintes sous-jacentes se sont avérées communes pour beaucoup d'autres, malgré les contrastes parfois soulignés entre les systèmes. Par exemple, les milieux lacustres tempérés sont souvent considérés comme limités par le phosphore, alors que les écosystèmes terrestres seraient le plus souvent limités par l'azote. Cette hypothèse largement admise perd de sa pertinence lorsqu'on s'interroge sur la nature des sources en nutriments, comme par exemple les substrats géologiques des milieux. De plus, ELSER *et al.* (2007) ont réalisé une méta-analyse à grande échelle sur les rôles limitants de l'azote et du phosphore dans les écosystèmes marins, les eaux douces et les milieux terrestres. Ils ont conclu que le niveau de limitation par le phosphore est similaire dans les trois types d'habitats, et que la limitation par l'azote est équivalente au sein des écosystèmes terrestres et des écosystèmes aquatiques continentaux. De plus, des enrichissements simultanés en N et P ont des effets positifs clairement synergiques dans les trois types d'environnement. Ainsi, contrairement aux paradigmes dominants dans les différentes communautés scientifiques, les écosystèmes marins, les eaux douces et les milieux terrestres sont très similaires en matière de limitation par l'azote ou par le phosphore.

La théorie de la stœchiométrie écologique pourrait constituer une base intéressante pour expliquer cette convergence surprenante. Des résultats récents non publiés tendent à montrer que les contraintes stœchiométriques et les processus de compétition associés ont une influence déterminante sur la composition spécifique des communautés bactériennes lacustres. Ce déterminisme stœchiométrique des espèces présentes au sein de communautés d'hétérotrophes va dans le même sens que celui décrit dans les communautés de producteurs primaires, notamment en milieux pélagiques (voir MILLER *et al.*, 2005). Les tests sur le rôle des contraintes stœchiométriques en milieux terrestres sont encore trop rares pour élargir nos conclusions. La théorie stœchiométrique a été initialement établie par des limnologues. Les écosystèmes pélagiques, de par leurs caractéristiques physico-chimiques, mais également grâce aux traits de vie des organismes qui s'y développent, ont représenté des systèmes particulièrement favorables pour la compréhension des mécanismes stœchiométriques. La plupart des travaux ayant eu trait à des tests d'hypothèses dans ce domaine ont donc été conduits dans

des environnements aquatiques pélagiques (DANGER *et al.*, 2007a, 2007b; ELSER *et al.*, 1988; STERNER, 1990). Ces études tendent désormais à se généraliser à d'autres milieux, tels que les systèmes littoraux et benthiques (CROSS *et al.*, 2005; DANGER *et al.*, 2008; FROST et ELSER, 2002), et progressivement les écosystèmes terrestres (ELSER *et al.*, 2000a). Il est probable que la stœchiométrie écologique jouera un rôle déterminant dans les prochaines années pour mieux comprendre les convergences et les contrastes entre les systèmes terrestres et les systèmes aquatiques.

8. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

À l'issue de cette synthèse, il est possible de dégager quelques grandes conclusions et perspectives majeures. Jusqu'aux années 1980, des progrès spectaculaires ont été accomplis dans la compréhension des liens entre la structure des réseaux trophiques aquatiques et les processus fonctionnels en simplifiant très fortement les systèmes écologiques étudiés. Ces approches ont permis de comprendre des mécanismes clés et de dégager de grandes théories synthétiques comme celle des cascades trophiques. À partir de cette époque, et en particulier durant la dernière décennie, les chercheurs se sont attachés à mieux comprendre le rôle de l'hétérogénéité des organismes au sein des réseaux, et à intégrer la complexité dans leurs modèles conceptuels. Ils se sont ainsi fortement éloignés des approches linéaires où les organismes sont agrégés au sein de niveaux trophiques distincts.

L'étude des réseaux trophiques sur la base de groupes fonctionnels a permis d'intégrer les effets hiérarchiques marqués de la taille au sein des réseaux, mais aussi de prendre en compte la diversité des organismes au sein de grandes catégories trophiques, de redonner toute son importance à l'omnivorie au sein des communautés et d'inclure la boucle microbienne. L'analyse topologique des réseaux, qui permet de considérer les réseaux trophiques dans leur complexité et de dégager leurs caractéristiques architecturales, constitue une autre voie de recherche extrêmement prometteuse (POST, 2002b; PROULX *et al.*, 2005). Des tentatives sont faites pour pondérer les liens trophiques entre les espèces par une probabilité d'occurrence ou par une force d'interaction. Cette pondération pourra probablement se faire en partie en fonction des appartenances phylétiques, mais aussi sur la base des traits fonctionnels des espèces, de la taille relative proie/prédateur (EMMERSON et RAFFAELLI, 2004) et de règles d'allométrie (BROWN *et al.*, 2004).

L'étude de réseaux trophiques de biotopes homogènes, comme les zones pélagiques des lacs, a permis de réelles avancées sur les facteurs de contrôles ascendants et descendants des communautés. Cependant, l'intégration de l'hétérogénéité

verticale, horizontale et temporelle des écosystèmes a ajouté non seulement un réalisme important à la structure des réseaux trophiques, mais a permis de considérer la dynamique temporelle des couplages entre systèmes (zone pélagique - zone littorale, eau - sédiment, bassin versant - écosystème aquatique, amont - aval, etc.).

De nouveaux concepts et outils permettent une prise en compte de plus en plus fine de l'hétérogénéité et de la complexité. Le poids des interactions non trophiques, par exemple des mécanismes d'information chimique (allélopathie, etc.), est de plus en plus étudié (HULOT et HUISSMAN, 2004; LEFLAIVE et TEN-HAGE, 2007; LEFLAIVE *et al.*, 2008). Le suivi ou l'addition de traceurs, comme les isotopes stables, a permis de déceler de nouveaux patrons et d'intégrer de nombreux processus, depuis le niveau moléculaire jusqu'à l'échelle de l'écosystème, comme l'analyse des positions trophiques, l'analyse des ressources alimentaires, ou l'étude de l'importance des apports allochtones, etc. (ANDREWS *et al.*, 2004; BONTES *et al.*, 2006; POST, 2002a). Le couplage entre ces nouveaux outils et de nouvelles approches d'analyse de l'architecture des réseaux permet de renouveler d'anciennes questions, telles que celle du déterminisme de la longueur des chaînes trophiques (POST, 2002b).

En parallèle, l'analyse à grande échelle des patrons écologiques s'est fortement développée, avec par exemple une augmentation considérable des approches comparatives et des méta-analyses. La conceptualisation de la discipline s'est intensifiée, avec en parallèle des couplages de plus en plus intenses avec d'autres disciplines. Les échanges conceptuels et les couplages effectifs entre écologie des milieux terrestres et écologie des milieux aquatiques sont notamment de plus en plus fréquents. L'intégration du couplage entre les cycles biogéochimiques et les interactions trophiques progresse rapidement, aidée en cela par le développement de la stœchiométrie écologique, qui permet de révéler des liens subtils et complexes entre la composition des organismes en éléments chimiques et les interactions biotiques. Globalement, de nouveaux concepts et de nouveaux outils permettent une prise en compte de plus en plus fine de l'hétérogénéité et de la complexité, depuis le niveau moléculaire jusqu'à l'échelle de l'écosystème ou du paysage. L'objectif est maintenant d'intégrer cette complexité multidimensionnelle pour parvenir à une meilleure capacité de prédiction de la limnologie en tant que discipline pour les sociétés humaines.

REMERCIEMENTS

Ce texte a été rédigé suite à une invitation à participer au colloque organisé pour célébrer le 20^e anniversaire de la *Revue des Sciences de l'Eau*, dans le cadre du congrès de l'ACFAS

2008. Nous remercions les organisateurs pour leur invitation et leur patience. Un certain nombre des réflexions de ce texte sont nées dans le cadre du projet BIOFUN, financé par l'Agence Nationale de la Recherche en France.

9. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMBLARD C., J.C. BOISSON, G. BOURDIER, D. FONTVIEILLE, X. GAYTE et T. SIME-NGANDO (1998). Microbial ecology in aquatic systems: A review from viruses to protozoa. *Rev. Sci. Eau*, 11, 145-162.
- ANDREWS J.E., J.M. GREENAWAY et P.F. DENNIS (2004). Combined carbon isotope and C/N ratios as indicators of source and fate of organic matter in a poorly flushed, tropical estuary: Hunts Bay, Kingston Harbour, Jamaica. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 46, 743-756.
- BARRAT A., M. BARTHÉLEMY, R. PASTOR-SATORRAS et A. VESPIGNANI (2004). The architecture of complex weighted networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101, 3747-3752.
- BEC A., C. DESVILETTES, A. VÉRA, C. LEMARCHAND, D. FONTVIEILLE et G. BOURDIER (2003). Nutritional quality of a freshwater heterotrophic flagellate: trophic upgrading of its microalgal diet for *Daphnia hyalina*. *Aquat. Microb. Ecol.*, 32, 203-207.
- BELL T. (2002). The ecological consequences of unpalatable prey: phytoplankton response to nutrient and predator additions. *Oikos*, 99, 59-68.
- BERGLUND J., U. MÜREN, U. BÄMSTEDT et A. ANDERSSON (2007). Efficiency of a phytoplankton-based and a bacteria-based food web in a pelagic marine system. *Limnol. Oceanogr.*, 52, 121-131.
- BERLOW E.L., A.M. NEUTEL, J.E. COHEN, P. DE RUITER, B. EBENMAN, M. EMMERSON, J.W. FOX, V.A.A. JANSEN, J.I. JONES, G.D. KOKKORIS, D.O. LOGOFET, A.J. MCKANE, J.M. MONTOYA et O. PETCHEY (2004). Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *J. Anim. Ecol.*, 73, 585-598.
- BERSIER L.-F., C. BANASEK-RICHTER et M.-F. CATTIN (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83, 2394-2407.
- BERTOLO A., G. LACROIX et F. LESCHER-MOUTOUÉ (1999a). Scaling food chains in aquatic mesocosms: do

- the effects of depth override the effects of planktivory? *Oecologia*, 121, 55-65.
- BERTOLO A., G. LACROIX, F. LESCHER-MOUTOUÉ et C. CARDINAL-LEGRAND (2000). Plankton dynamics in planktivore- and piscivore-dominated mesocosms. *Arch. Hydrobiol.*, 147, 327-349.
- BERTOLO A., G. LACROIX, F. LESCHER-MOUTOUÉ et S. SALA (1999b). Effects of physical refuges on fish-plankton interactions. *Freshwater Biol.*, 41, 795-808.
- BODINI A. (2000). Reconstructing trophic interactions as a tool for understanding and managing ecosystems: application to a shallow eutrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57, 1999-2009.
- BONTESB.M., R. PEL, B. W. IBELINGS, H. T. S. BOSCHKER, J. J. MIDDELBURG et E. VAN DONK (2006). The effects of biomanipulation on the biogeochemistry, carbon isotopic composition and pelagic food web relations of a shallow lake. *Biogeosci.*, 3, 69-83.
- BRETT M.T. et C.R. GOLDMAN (1996). A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93, 7723-7726.
- BRETT M.T. et C.R. MORGAN (1997). Consumer versus resource control in freshwater pelagic food webs. *Science*, 275, 384-386.
- BROOKS J.L. et S.I. DODSON (1965). Predation, body size, and composition of the plankton. *Science*, 150, 28-35.
- BROWN J.H., J.F. GILLOOLY, A.P. ALLEN, V.M. SAVAGE et G.B. WEST (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771-1789.
- BURNS, C.W. (1968). Relationship between body size of filter-feeding Cladocera and maximum size of particle ingested. *Limnol. Oceanogr.*, 13, 675-678.
- CARPENTER S.R. (1988). Transmission of variance through lake food webs. Dans : *Complex interactions in lake communities*, CARPENTER S.R. (Éditeur). Springer Verlag, 119-135.
- CARPENTER S.R. et J.F. KITCHELL (Éditeurs), 1993. *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press, 385 p.
- CATTIN M.-F., L.-F. BERSIER, C. BANASEK-RICHTER, R. BALTENSPERGER et J.-P. GABRIEL (2004). Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, 427, 835-839.
- CHASE J.M. (2000). Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs? *TREE*, 15, 408-412.
- CHERIF M. et M. LOREAU (2007). Stoichiometric constraints on resource use, competitive interactions, and elemental cycling in microbial decomposers. *Am. Nat.*, 169, 709-724.
- CHRISTOFFERSEN K., B. RIEMANN, A. KLYSNER et M. SONDERGAARD (1993). Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water. *Limnol. Oceanogr.*, 38, 561-573.
- COHEN J.E., R.A. BEAVER, S.H. COUSINS, D.L. DE ANGELIS, L. GOLDWASSER, K.L. HEONG, R.D. HOLT, A.J. KOHN, J.H. LAWTON, N. MARTINEZ, R. O'MALLEY, L.M. PAGE, B.C. PATTEN, S.L. PIMM, G.A. POLIS, M. REJMANEK, T.W. SCHOENER, K. SCHOENLY, W.G. SPRULES, J.M. TEAL, R.E. ULANOWICZ, P.H. WARREN, H.M. WILBUR et P. YODZIS (1993). Improving food webs. *Ecology*, 74, 252-258.
- COHEN J.E., T. JONSSON et S.R. CARPENTER (2003). Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 100, 1781-1786.
- COHEN J.E., C.N. NEWMAN et F. BRIAND (1985). A stochastic theory of community food webs. I. Models and aggregated data. *Proc. R. Soc. London B*, 224, 421-448.
- COLE J.J. (1999). Aquatic microbiology for ecosystem scientists: New and recycled paradigms in ecological microbiology. *Ecosystems*, 2, 215-225.
- COLE J.J., N.F. CARACO, G.W. KLING et T.W. KRATZ (1994). Carbon dioxide supersaturation in the surface waters of lakes. *Science*, 265, 1568-1570.
- CROSS W.F., J.P. BENSTEAD, P.C. FROST et S.A. THOMAS (2005). Ecological stoichiometry in freshwater benthic systems: recent progress and perspectives. *Freshwater Biol.*, 50, 1895-1912.
- DANGER M., G. LACROIX, C. OUMAROU, D. BENEST et J. MERIGUET (2008). Effects of food-web structure on periphyton stoichiometry in eutrophic lakes: A long-term mesocosm study. *Freshwater Biol.* (sous presse).

- DANGER M., J. LEFLAIVE, C. OUMAROU, L. TEN-HAGE et G. LACROIX (2007b). Control of phytoplankton-bacteria interactions by stoichiometric constraints. *Oikos*, 116, 1079-1086.
- DANGER M., C. OUMAROU, D. BENEST et G. LACROIX (2007a). Bacteria can control stoichiometry and nutrient limitation of phytoplankton. *Funct. Ecol.*, 21, 202-210.
- DANOVARO R., C. CORINALDESI, M. FILIPPINI, U.R. FISCHER, M.O. GESSNER, S. JACQUET, M. MAGAGNINI et M. VELIMIROV (2008). Viriobenthos in fresh water and marine sediments: a review. *Freshwater Biol.* (sous presse) (doi:10.1111/j.1365-2427.2008.01961.x).
- DAUFRESNE T. et M. LOREAU (2001a). Plant-herbivore interactions and ecological stoichiometry: when do herbivores determine plant nutrient limitation? *Ecol. Lett.*, 4, 196-206.
- DAUFRESNE T. et M. LOREAU (2001b). Ecological stoichiometry, Primary producer-decomposer interactions, and ecosystem persistence. *Ecology*, 82, 3069-3082.
- DODSON S.I. (1974). Zooplankton competition and predation - experimental test of size-efficiency hypothesis. *Ecology*, 55, 605-613.
- DRENNER, R.W. et K.D. HAMBRIGHT (1999). Review: biomanipulation of fish assemblages as a lake restoration technique. *Arch. Hydrobiol.*, 146, 129-165.
- DUHAMEL S. et S. JACQUET (2006). Flow cytometric analysis of bacteria- and virus-like particles in lake sediments. *J. Microbiol. Meth.*, 64, 316-332.
- ELSER J.J. (2006). Biological stoichiometry: A chemical bridge between ecosystem ecology and evolutionary biology. *Am. Nat.*, 168, 25-35.
- ELSER J.J., K. ACHARYA, M. KYLE, J. COTNER, W. MAKINO, T. MARKOW, T. WATTS, S. HOBBIE, W. FAGAN, J. SCHADE, J. HOOD et R.W. STERNER (2003). Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecol. Lett.*, 6, 936-943.
- ELSER J.J., M.E.S. BRACKEN, E.E. CLELAND, D.S. GRUNER, W.S. HARPOLE, H. HILLEBRAND, J.T. NGAI, E.W. SEABLOOM, J.B. SHURIN et J.E. SMITH (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.*, 10, 1135-1142.
- ELSER J.J., D. DOBBERFUHL, N.A. MACKAY et J.H. SCHAMPEL (1996). Organism size, life history, and N:P stoichiometry: towards a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioSci.*, 46, 674-684.
- ELSER J.J., M.M. ELSE, N.A. MACKAY et S.R. CARPENTER (1988). Zooplankton-mediated transitions between N and P limited algal growth. *Limnol. Oceanogr.*, 33, 1-14.
- ELSER J.J., W.F. FAGAN, R.F. DENNO, D.R. DOBBERFUHL, A. FOLARIN, A. HUBERTY, S. INTERLANDI, S.S. KILHAM, E. MCCAULEY, K.L. SCHULZ, E.H. SIEMANN et R.W. STERNER (2000a). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408, 578-580.
- ELSER J.J., R.W. STERNER, A.E. GALFORD, T.H. CHRZANOWSKI, D.L. FINDLAY, K.H. MILLS, M.J. PATERSON, M.P. STANTON et D.W., SCHINDLER (2000b). Pelagic C:N:P stoichiometry in a eutrophied lake: responses to a whole-lake food-web manipulation. *Ecosystems*, 3, 293-307.
- ELSER, J.J., R.W. STERNER, E. GOROKHOVA, W.F. FAGAN, T.A. MARKOW, J.B. COTNER, J.F. HARRISON, S.E. HOBBIE, G.M. ODELL et L.J. WEIDER (2000c). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecol. Lett.*, 3, 540-550.
- ELSER J.J. et J. URABE (1999). The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: theory, observations, and consequences. *Ecology*, 80, 735-751.
- EMMERSON M.C. et D. RAFFAELLI (2004). Predator-prey body size, interaction strength and the stability of food webs. *J. Anim. Ecol.*, 73, 399-409.
- EMMERSON M. et J.M. YEARSLEY (2004). Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271, 397-405.
- FROST P.C. et J.J. ELSE (2002). Effects of light and nutrients on the net accumulation and elemental composition of epilithon in boreal lakes. *Freshwater Biol.*, 47, 173-183.
- GILBERT J.J. (1994). Jumping behavior in the oligotrich ciliates *Strobilidium velox* and *Halteria grandinella*, and its significance as a defense against rotifer predators. *Microb. Ecol.*, 27, 189-200.
- GILLER P.S., H. HILLEBRAND, U.G. BERNINGER, M.O. GESSNER, S. HAWKINS, P. INCHAUSTI, C. INGLIS, H. LESLIE, B. MALMQVIST, M.T. MONAGHAN, P.J.

- MORIN et G. O'MULLAN (2004). Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos*, 104, 423-436.
- GLIWICZ Z.M. (2003). Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals. Dans : Excellence in Ecology. Book 11, KINNE O. (Éditeur), International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- GRIMM N.B., S.E. GERGEL, W.H. MCDOWELL, E.W. BOYER, CL. DENT, P. GROFFMAN, S.C. HART, J. HARVEY, C. JOHNSTON, E. MAYORGA, M.E. MCCLAIN et G. PINAY (2003). Merging aquatic and terrestrial perspectives of nutrient biogeochemistry. *Oecologia*, 137, 485-501.
- HÅKANSON L. (2005). The importance of lake morphometry for the structure and function of lakes. *Int. Rev. Hydrobiol.*, 90, 433-461.
- HALAJ J. et D.H. WISE (2001). Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle? *Am Nat.*, 157, 262-281.
- HANSSON L.A., C. BRÖNMARK, P. NYSTÖM, L. GREENBERG, P. LUNDBERG, A. NILSSON, A. PERSSON, L.B. PETTERSSON, P. ROMARE et L.J. TRANVIK (1998). Consumption patterns, complexity and enrichment in aquatic food chains. *Proc. R. Soc. London B*, 265, 901-906.
- HESSEN D.O. (2005). Aquatic food webs: stoichiometric regulation of flux and fate of carbon. *Int. Assoc. Theoret. Appl. Limnol.*, - Proceedings 29, 39-49.
- HULOT, F.D. et J. HUISMAN (2004). Allelopathic interactions between phytoplankton species: The roles of heterotrophic bacteria and mixing intensity. *Limnol. Oceanogr.*, 49, 1424-1434.
- HULOT F.D., G. LACROIX, F. LESCHER-MOUTOUÉ et M. LOREAU (2000). Functional diversity governs response to nutrient enrichment. *Nature*, 405, 340-344.
- JACQUET S., I. DOMAIZON, S. PERSONNIC, A.S. PRADEEP RAM, M. HEDAL, S. DUHAMEL et T. SIME-NGANDO (2005). Estimates of protozoan- and viral-mediated mortality of bacterioplankton in Lake Bourget (France). *Freshwater Biol.*, 50, 627-645.
- JACQUET S., I. DOMAIZON, S. PERSONNIC et T. SIME-NGANDO (2007). Do small grazers influence virus-induced mortality of bacteria in Lake Bourget (France)? *Fund. Appl. Limnol. Arch. Hydrobiol.*, 170, 125-132.
- JARDILLIER L., D. BOUCHER, S. PERSONNIC, S. JACQUET, A. THENOT, D. SARGOS, C. AMBLARD et D. DEBROAS (2005). Relative importance of nutrients and mortality factors on prokaryotic community composition in two lakes of different trophic status: Microcosm experiments. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 53, 429-443.
- JEPPESEN E., M. MEERHOFF, B.A. JACOBSEN, R.S. HANSEN, M. SØNDERGAARD, J.P. JENSEN, T.L. LAURIDSEN, N. MAZZEO et C.W.C. BRANCO (2007a). Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation - The successful strategy varies with lake size and climate. *Hydrobiologia*, 581, 269-285.
- JEPPESEN E., M. SØNDERGAARD, M. MEERHOFF, T.L. LAURIDSEN et J.P. JENSEN (2007b). Shallow lake restoration by nutrient loading reduction - Some recent findings and challenges ahead. *Hydrobiologia*, 584, 239-252.
- JUSTUS J. (2006). Loop analysis and qualitative modeling: limitations and merits. *Biol. Philos.*, 21, 647-666.
- KARLSSON J., D. LYMER, K. VREDE et M. JANSSON (2007). Differences in efficiency of carbon transfer from dissolved organic carbon to two zooplankton groups: an enclosure experiment in an oligotrophic lake. *Aquat. Sci.*, 69, 108-114.
- KATECHAKIS A. et H. STIBOR (2006). The mixotroph *Ochromonas tuberculata* may invade and suppress specialist phago- and phototroph plankton communities depending on nutrient conditions. *Oecologia*, 148, 692-701.
- KAY A.D., I.W. ASHTON, E. GOROKHOVA, A.J. KERKHOFF, A. LIESS et E. LITCHMAN (2005). Toward a stoichiometric framework for evolutionary biology. *Oikos*, 109, 6-17.
- KLEIN BRETELER W.C.M., M. KOSKI et S. RAMPEN (2004). Role of essential lipids in copepod nutrition: no evidence for trophic upgrading of food quality by a marine ciliate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 274, 199-208.
- KLEIN BRETELER W.C.M., N. SCHOGT, M. BAAS, S. SCHOUTEN et G.W. KRAAY (1999). Trophic upgrading of food quality by protozoans enhancing copepod growth: role of essential lipids. *Mar. Biol.*, 135, 191-198.
- KNIGHT T.M., M.W. MCCOY, J.M. CHASE, K.A. MCCOY et R.D. HOLT (2005). Trophic cascades across ecosystems. *Nature*, 437, 880-883.

- LACROIX G., F. LESCHER-MOUTOUÉ et A. BERTOLO (1999). Biomass and production of plankton in shallow and deep lakes: are there general patterns? *Ann. Limnol. - Int. J. Limnol.*, 35, 111-122.
- LACROIX G., F. LESCHER-MOUTOUÉ et R. POURRIOT (1996). Trophic interactions, nutrient supply, and structure of freshwater pelagic food webs. Dans : *Aspects in the genesis and maintenance of biological diversity*. HOCHBERG M., J. CLOBERT et R. BARBAULT (Éditeurs), Oxford University Press, 162-179.
- LEFÈVRE E., C. BARDOT, C. NOËL, J.-F. CARRIAS, E. VISCOGLIOSI, C. AMBLARD et T. SIME-NGANDO (2007). Unveiling fungal zooflagellates as members of freshwater picoeukaryotes: evidence from a molecular diversity study in a deep meromictic lake. *Environ. Microbiol.*, 9, 61-71.
- LEFLAIVE J., G. LACROIX, Y. NICAISE et L. TEN-HAGE (2008). Colony induction and growth inhibition in *Desmodesmus quadricolor* (Chlorococcales) by allelochemicals released from the filamentous alga *Uronema confervicolum* (Ulotrichales). *Environ. Microbiol.* (sous presse) (doi:10.1111/j.1462-2920.2008.01569.x).
- LEFLAIVE J. et L. TEN-HAGE (2007). Algal and cyanobacterial secondary metabolites in freshwaters: a comparison of allelopathic compounds and toxins. *Freshwater Biol.*, 52, 199-214.
- LEIBOLD M.A. (2005). A prospectus for future aquatic food web studies. Dans : *Aquatic food webs: An ecosystem approach*. BELGRANO A., U.M. SCHARLER, J. DUNNE et R.E. ULANOWICZ R.E. (Éditeurs). Oxford Univ. Press, 208-210.
- LEIBOLD M.A., J.M. CHASE, J.B. SHURIN et A.L. DOWNING (1997). Species turnover and the regulation of trophic structure. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 28, 467-494.
- LEVINS R. (1974). The qualitative analysis of partially specified systems. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 231, 123-138.
- LYCHE A., T. ANDERSEN, K. CHRISTOFFERSEN, D.O. HESSEN, A. HANSEN et A. KLYSNER (1996). Mesocosm tracer studies. 2. The fate of primary production and the role of consumers in the pelagic carbon cycle of a mesotrophic lake. *Limnol. Oceanogr.*, 41, 475-487.
- MCCANN K., A. HASTINGS et G.R. HUXEL (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395, 794-798.
- MCLAREN B.E. et R.O. PETERSON (1994). Wolves, moose, and tree-rings on Isle Royale. *Science*, 266, 1555-1558.
- MEDINA-SANCHEZ J.-M., M. VILLAR-ARGAIZ et P. CARRILLO (2004). Neither with nor without you: A complex algal control on bacterioplankton in a high mountain lake. *Limnol. Oceanogr.*, 49, 1722-1733.
- MEIJER M.L., I. DE BOOIS, M. SCHEFFER, R. PORTIELJE et H. HOSPER (1999). Biomanipulation in shallow lakes in The Netherlands: an evaluation of 18 case studies. Dans : *Shallow Lakes '98: Trophic Interactions in Shallow Freshwater and Brackish Waterbodies*. N. WALZ et B. NIXDORF B. (Éditeurs), *Hydrobiologia*, 408/409, 13-30.
- MILLER T.E., J.H. BURNS, P. MUNGUIA, E.L. WALTERS, J.M. KNEITEL, P.M. RICHARDS, N. MOUQUET et H.L. BUCKLEY (2005). A critical review of twenty years' use of the resource-ratio theory. *Am. Nat.*, 165, 439-448.
- MOES J., R.S. STELZER, M.R. FORMAN, W.S. HARPOLE, T. DAUFRESNE et T. YOSHIDA (2005). Recent advances in ecological stoichiometry: insights for population and community ecology. *Oikos*, 109, 29-39.
- MÜLLER-NAVARRA D.C., M.T. BRETT, S. PARK, S. CHANDRA, A.P. BALLANTYNE, E. ZORITA et C.R. GOLDMAN (2004). Unsaturated fatty acid content in seston and tropho-dynamic coupling in lakes. *Nature*, 427, 69-72.
- OKSANEN L. et T. OKSANEN (2000). The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *Am. Nat.*, 155, 703-723.
- PAINE R.T. (1988). Food webs: Road maps of interactions or grist for theoretical development? *Ecology*, 69, 1648-1654.
- PERSSON L. (1999). Trophic cascades: abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. *Oikos*, 85, 385-397.
- PERSSON L., P. BYSTRÖM, E. WAHLSTRÖM et E. WESTMAN (2004). Trophic dynamics in a whole lake experiment: size-structured interactions and recruitment variation. *Oikos*, 106, 263-274.
- PETCHEY O.L. et K.J. GASTON (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol. Lett.*, 5, 402-411.
- PINEL-ALLOUL B., A. MAZUMDER, G. LACROIX et X. LAZZARO (1998). Les réseaux trophiques lacustres:

- structure, fonctionnement, interactions et variations spatio-temporelles. *Rev. Sci. Eau*, 11, 163-197.
- POST D.M. (2002a). Using stable isotopes to estimate trophic position. *Ecology*, 83, 703-718.
- POST D.M. (2002b). The long and short of food-chain length. *TREE*, 17, 269-277.
- PROULX S.R., D.E.L. PROMISLOW et P.C. PHILLIPS (2005). Network thinking in ecology and evolution. *TREE*, 20, 345-353.
- PUCCIA C.J. et R. LEVINS (1985). *Qualitative modeling of complex system. An introduction to loop analysis and time averaging*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- REYNOLDS C.S. (1997). Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory. Dans : *Excellence in Ecology, Book 9*. International Ecology Institute, KINNE O. (Éditeur.), Oldendorf/Luhe, 371 p.
- RONDEL C., R. ARFI, D. CORBIN, F. LE BIHAN, E.H. NDOUR et X. LAZZARO (2008). A cyanobacterial bloom prevents fish trophic cascades. *Freshwater Biol.*, 53, 637-651.
- ROOZEN F.C.J.M., M. LÜRLING, H. VLEK, EA.J. VAN DER POUW KRAAN, B.W. IBELINGS et M. SCHEFFER (2007). Resuspension of algal cells by benthivorous fish boosts phytoplankton biomass and alters community structure in shallow lakes. *Freshwater Biol.*, 52, 977-987.
- SANDERS R.W., C.E. WILLIAMSON, P.L. STUTZMAN, R.E. MOELLER, C.E. GOULDEN et R. AOKI-GOLDSMITH (1996). Reproductive success of "herbivorous" zooplankton fed algal and nonalgal food resources. *Limnol. Oceanogr.*, 41, 1295-1305.
- SCHADE J.D., J.F. ESPELETA, C.A. KLAUSMEIER, M.E. MCGRODDY, S.A. THOMAS et L. ZHANG (2005). A conceptual framework for ecosystem stoichiometry: balancing resource supply and demand. *Oikos*, 109, 40-51.
- SCHEFFER M. (1998). Ecology of shallow lakes. Population and community biology Series 22. USHER M.B., D.L. DE ANGELIS et B.F.J. MANLY (Éditeurs), Kluwer Academic Publishers, Pays-Bas, 357 p.
- SCHEFFER M. et S.R. CARPENTER (2003). Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *TREE*, 18, 648-656.
- SCHEFFER M., S. CARPENTER, J.A. FOLEY, C. FOLKE et B. WALKERK (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591-596.
- SCHEFFER M. et E. JEPPESEN (2007). Regime shifts in shallow lakes. *Ecosystems*, 10, 1-3.
- SCHINDLER D.W. (1998). Replication versus realism: the need for ecosystem-scale experiments. *Ecosystems*, 1, 323-334.
- SCHINDLER D.E., S.R. CARPENTER, J.J. COLE, J.F. KITCHELL et M.L. PACE (1997). Influence of food-web structure on carbon exchange between lakes and the atmosphere. *Science*, 277, 248-251.
- SCHMIDTKE A., E.M. BELL et G. WEITHOFF (2006). Potential grazing impact of the mixotrophic flagellate *Ochromonas sp.* (Chrysophyceae) on bacteria in an extremely acidic lake. *J. Plankton Res.*, 28, 991-1001.
- SCHMITZ O.J., P.A. HAMBÄCK et A.P. BECKERMAN (2000). Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *Am. Nat.*, 155, 141-153.
- SHORMANN D.E. et J.B. COTNER (1997). The effects of benthivorous smallmouth buffalo (*Ictiobus bubalus*) on water quality and nutrient cycling in a shallow floodplain lake. *Lake Reserv. Manage.*, 13, 270-278.
- SHURIN J.B., E.T. BORER, E.W. SEABLOOM, K. ANDERSON, C.A. BLANCHETTE, B. BROITMAN, S.D. COOPER et B.S. HALPERN (2002). A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecol. Lett.*, 5, 785-791.
- SIME-NGANDO T., Y. BETTAREL, C. CHARTOGNE et K. SEAN (2003). The imprint of wild viruses on freshwater microbial ecology. *Recent Res. Dev. Microbiol.*, 7, 481-497.
- SINCLAIR A.R.E., S. MDUMA et J.S. BRASHARES (2003). Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature*, 425, 288-290.
- SOMMER U., F. SOMMER, B. SANTER, E. ZÖLLNER, K. JÜRGENS, C. JAMIESON, M. BOERSMA et K. GOCKE (2003). *Daphnia* versus copepod impact on summer phytoplankton: functional compensation at both trophic levels. *Oecologia*, 135, 639-647.
- STEINER C.F. (2001). The effects of prey heterogeneity and consumer identity on the limitation of trophic-level biomass. *Ecology*, 82, 2495-2506.

- STERNER R.W. (1990). The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores: zooplankton and the algal competitive arena. *Am. Nat.*, 136, 209-229.
- STERNER R.W. et J.J. ELSER (2002). *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press, Princeton, NJ, États-Unis.
- STIEF P. et F. HÖLKER (2006). Trait-mediated indirect effects of predatory fish on microbial mineralization in aquatic sediments. *Ecology*, 87, 3152-3159.
- STRONG D.R. (1992). Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology*, 73, 747-754.
- THOUVENOT A., D. DEBROAS, M. RICHARDOT et J. DEVAUX (1999). Impact of natural metazooplankton assemblage on planktonic microbial communities in a newly flooded reservoir. *J. Plankton Res.*, 21, 179-199.
- VADEBONCOEUR Y., E. JEPPESEN, M.J. VANDER ZANDEN, H.-H. SCHIERUP, K. CHRISTOFFERSEN et D.M. LODGE (2003). From greenland to green lakes: cultural eutrophication and the loss of benthic energy pathways in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 48, 1408-1418.
- VADEBONCOEUR Y., K.S. MCCANN, M.J. VANDER ZANDEN et J.B. RASMUSSEN (2005). Effects of multi-chain omnivory on the strength of trophic control in lakes. *Ecosystems*, 8, 682-693.
- VADEBONCOEUR Y., M.J. VANDER ZANDEN et D.M. LODGE (2002). Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models. *Bioscience*, 52, 44-55.
- VAZQUEZ D.P., W.F. MORRIS et P. JORDANO (2005). Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecol. Lett.*, 8, 1088-1094.
- WILLIAMS R.J. et N.D. MARTINEZ (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404, 180-183.
- WOODWARD G., B. EBENMAN, M. EMMERSON, J.M. MONTOYA, J.M. OLESEN, A. VALIDO et P.H. WARREN (2005a). Body size in ecological networks. *TREE*, 20, 402-409.
- WOODWARD G., D.C. SPEIRS et A.G. HILDREW (2005b). Quantification and resolution of a complex, size-structured food web. *Adv. Ecol. Res.*, 36, 85-135.
- WOOTTON J.T. et M. EMMERSON (2005). Measurement of interaction strength in nature. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 419-444.
- ZÖLLNER E., B. SANTER, M. BOERSMA, H.-G. HOPPE et K. JÜRGENS (2003). Cascading predation effects of *Daphnia* and copepods on microbial food web components. *Freshwater Biol.*, 48, 2174-2193.