

Université de Montréal

Effets de la prédation et des nutriments sur les communautés planctoniques d'un lac
humique du bouclier canadien:
une étude expérimentale en enclos.

par

Jérôme Marty

Département de sciences biologiques

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Maître ès sciences (M. Sc.)

Aout 2001

© Jérôme Marty, 2001



QH
302
U54
2002
v.002

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé:

Effets de la prédation et des nutriments sur les communautés planctoniques d'un lac
humique du bouclier canadien : une étude expérimentale en enclos.

présenté par:
Jérôme Marty

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

Présidente-rapporteur : ANTONELLA CATTANEO

Directrice de recherche : BERNADETTE PINEL-ALLOUL

Membre du jury : RICARDO PINTO-COELHO

mémoire accepté le:

SOMMAIRE

Le zooplancton représente, parmi les organismes aquatiques d'eau douce, un maillon très important de la chaîne trophique où il occupe un rôle central en influençant l'ensemble des autres compartiments. Cette étude présente les effets de l'ajout de poissons planctivores (F), de nutriments (N) ainsi que de leur ajout combiné (NF) sur la communauté du zooplancton (cladocères, copépodes et rotifères) et ses implications sur deux autres maillons de la chaîne trophique: le phytoplancton et les ciliés. Ces ajouts ont été pratiqués expérimentalement dans un série d'enclos de grande taille, située sur le lac Croche. L'échantillonnage des organismes était en fonction de la stratification thermique de la colonne d'eau (épi-, méta et hypolimnion), durant une période de 6 semaines (juillet-août 1998).

La présence de poissons planctonophages (F) a affecté le zooplancton en diminuant l'abondance et la biomasse des organismes de grande taille (cladocères) et en favorisant le développement du microzooplancton (rotifères). L'ajout de nutriments (N) s'est traduit par une augmentation dans l'abondance et la biomasse de ces deux groupes pouvant s'expliquer par l'abondance des ressources nutritives. Finalement, l'ajout combiné de poissons et de nutriments (NF) a permis un développement important du microzooplancton s'expliquant par l'abondance des ressources et l'absence de compétition avec le zooplancton de grande taille.

Les changements dans la structure du zooplancton ont été mis en relation avec ceux du phytoplancton et des ciliés. Les résultats suggèrent que le zooplancton peut influencer par des relations trophiques de type descendantes, les organismes situés en bas de chaîne trophique. Plus précisément, la présence de cladocères était reliée à une diminution de l'abondance et de la biomasse des ciliés. La biomasse du phytoplancton n'était pas significativement influencée par la présence des cladocères lorsque l'ensemble de la colonne d'eau (épi-, méta et hypolimnion) était considéré (Chapitre 1). Par contre, une réduction de la biomasse du phytoplancton en présence des cladocères et de nutriments (NF) était observée pour le haut de la colonne d'eau (épi- et métalimnion) (Chapitre 2). Ceci montre l'importance d'un échantillonnage des trois strates thermiques pour tenir compte de la répartition verticale des organismes, assurant ainsi des estimés de

biomasse plus précis de chaque groupe planctonique, et en particulier pour cette étude, des cladocères.

Les résultats obtenus dans cette étude montrent que l'abondance de nutriments n'est pas le seul facteur influençant les organismes situés en bas de chaîne trophique. Ils subissent aussi les effets en cascade de la prédation par les poissons planctivores.

TABLE DES MATIÈRES

Sommaire.....	iv
Table des matières.....	vi
Liste des tableaux.....	ix
Listes des figures.....	x
Remerciements.....	xii
Introduction.....	1
Références.....	10
Chapitre 1: Zooplankton responses to experimental nutrients and planktivorous fish addition and their consequences on phytoplankton and ciliate communities.....	15
Introduction.....	16
Methods.....	18
Study site and experimental design	18
Sampling and water analysis	19
Zooplankton.....	19
Phytoplankton.....	20
Ciliates.....	21
Statistical analysis	21
Results.....	21
Nutrients.....	21
Zooplankton.....	22
Biomass and composition.....	22
Limnoplankton size distribution.....	32
Phytoplankton biomass.....	41
Ciliates.....	42
Discussion.....	53
Nutrients and Fish effects on zooplankton	53
Top-down effects from zooplankton to phytoplankton.....	54
Top-down effects from zooplankton to ciliates	56

Conclusions.....	57
Acknowledgements	58
Appendix.....	59-61
References.....	62
Chapitre 2: Effets de la prédation et des nutriments sur les réseaux microbiens planctoniques.....	69
Résumés.....	70
Introduction.....	72
Matériel et méthodes.....	73
Site d'étude.....	73
Biomaniipulation des enclos.....	73
Échantillonnage.....	74
Analyse statistique.....	75
Résultats et discussion.....	75
Nutriments.....	75
Effets des nutriments et des poissons sur le phytoplancton.....	76
Effets des nutriments et des poissons sur le zooplancton.....	80
Effets des nutriments et des poissons sur les Ciliés.....	81
Conclusion.....	86
Remerciements.....	87
Bibliographie.....	88
Conclusions générales.....	92
Annexe I. Tableaux de données de bases.....	94

LISTE DES TABLEAUX

Page

Chapitre 1. Zooplankton responses to experimental nutrients and planktivorous fish addition and their consequences on phytoplankton and ciliate communities.

Table 1: Probabilities for contrasts of the mains effects and interactions in nutrients addition in the enclosure set during the 6-week period. P values ≥ 0.05 are not shown.....23-24

Table 2: Results of three-factor RMANOVA on log (x+1) transformed zooplankton biomass for the 6-week experiments. Probabilities of $P < 0.05$ are presented.....29a-29b

Table 3: Results of three-factor RMANOVA on log (x+1) transformed AFDW for the 6-week experiments. Probabilities of $P < 0.05$ are presented.....37-38

Table 4: Results of three-factor RMANOVA on log (x+1) transformed ciliates (4 weeks) and phytoplankton (6 weeks) data. *: differences in chl. *a* were determined using a three-factors ANOVA on seasonal mean log(x+1) data, in order to correct for missing values and outliers.....43-44

Chapitre 2. Effet de la prédation et des nutriments sur les réseaux microbiens planctoniques.

Tableau I. Résultats de l'analyse de variance en mesure répétée (RM-ANOVA) montrant les effets des traitements Poisson (P) et Nutriment (N) ainsi que leur effet interactif (NxP) sur les variables transformées en log (x+1). Les chiffres en indice de la statistique F représentent les degrés de liberté.....78

LISTE DES FIGURES

Page

Introduction

Figure 1. Schéma simplifié des interactions trophiques dans la zone pélagique d'un lac. En vert est représentée la chaîne trophique classique. (modifié de Capblancq, 1991).2

Figure 2. Design expérimental des biomanipulations d'enclos et détail d'un enclos.....7

Chapitre 1. Zooplankton responses to experimental nutrients and planktivorous fish addition and their consequences on phytoplankton and ciliate communities.

Figure 1: Total phosphorus and nitrates concentrations for each treatment. Error bars represent the standard deviation of the mean of replicate enclosures on the 6-week period for the integrated water column (n=36).....25-26

Figure 2: Spatial distribution of total phosphorus and nitrate according to thermal strata (epi-, meta- and hypolimnion), for each treatment. Each bars represent the standard deviation of the mean of replicate, on the 6-week period (n=12).....27-28

Figure 3. Zooplankton biomass for the total community and each taxonomic group for each treatment. Error bars represent the standard deviation of the mean of replicate enclosures on the 6-week period for the integrated water column (n=36).....30-31

Figure 4: Diurnal spatial distribution of cladocerans, rotifers and phytoplankton biomass, according to thermal strata (epi-, meta- and hypolimnion), for each treatment. Each bars represent the standard deviation of the mean of replicate, on the 6-week period (n=12).....33-34

Figure 5. Relationship between rotifer biomass and cladoceran biomass in unfertilized enclosures (circles) and fertilized enclosures (triangles). Each point is a mean on the 6-weeks period for each strata. Polynomial quadratic regression lines and R values are presented for $\alpha < 0.05$35-36

Figure 6. Ash free dry weight (mg AFDW.l⁻¹) of seston for the different treatments according to size fractions. Error bars represent the standard deviation of the mean of the replicate enclosures, for the 6-week period and the integrated water column (n=36).....39-40

Figure 7. Phytoplankton biomass (A) and chl. *a* (B and C) concentrations for the different treatments. A and B: Error bars represent the standard deviation of the mean of replicate enclosures, for the 6-week period and the integrated water column (n=36). C: Error bars represent the standard deviation of the mean of replicate enclosures for the 6-week period, for the epilimnion. (n=12).....45-46

Figure 8. Total phytoplankton biomass vs. rotifers biomass observed for each enclosure and strata, averaged on time. Regression lines are presented for all enclosures (full line) and for fertilized enclosures (dotted line)..47-48

Figure 9: Ciliates abundance and biomass for the different treatments. Error bars represent the standard deviation of the mean of replicate enclosures, for the 4-week period and the integrated water column (n=24).....49-50

Figure 10. Total ciliate biomass vs. cladoceran biomass observed for each enclosure, on average for integrated water column, over a 4-week period.....51-52

Chapitre 2. Effet de la prédation et des nutriments sur les réseaux microbiens planctoniques.

Figure 1. Moyennes et écart-types des concentrations en phosphore total et en nitrates, en fonction des traitements.....76

Figure 2. Moyennes et écart-types des concentrations en Chl. *a* et de la biomasse épilimnétique du phytoplancton (transformées en $\log(x+1)$), en fonction des traitements.....77

Figure 3. Valeurs moyennes et écart-types des densités des groupes zooplanctoniques (épi- et métalimnion, transformées en $\log(x+1)$), en fonction des traitements.....82

Figure 4. Biomasses moyennes et écart-types des groupes zooplanctoniques (épi- et métalimnion, transformées en $\log(x+1)$), en fonction des traitements.....84

Figure 5. Moyennes et écart-types des densités et biomasses de Ciliés totaux (transformées en $\log(x+1)$), en fonction des traitements.....81

Je remercie les personnes suivantes :

- Ma directrice, Bernadette Pinel-Alloul pour son accueil et son support.
- Les membres du jury du comité conseil et d'évaluation du présent mémoire.
- Antonella Cattaneo pour m'avoir initié à la limnologie, il y a 5 ans.
- Ginette Méthot et Emma Mangas pour m'avoir appris les rudiments de la taxonomie du zooplancton.
- Claudette Blanchard pour les échanges d'idées et les coups de mains administratifs.
- Louise Pelletier pour ses conseils microscopiques et sa bonne humeur.
- Jean-Luc Verville pour ses conseils éclairés en photographie.
- Alain Patoine, Oliver Perceval et Édénise Garcia pour les nombreuses discussions.
- Le département de sciences biologiques pour la bourse du FBSB.
- La FES pour ses vœux de plus grands succès lors des refus de bourses pour étudiants en rédaction.

Enfin, je remercie de tout cœur (et cette fois-ci, pour de vrai), mes parents (Jacques, Mireille M. et Pauline H.), ma tendre épouse (Chantal V.) et ma fille (Gwen M.) pour tout ce qui est trop long à écrire ici.

INTRODUCTION

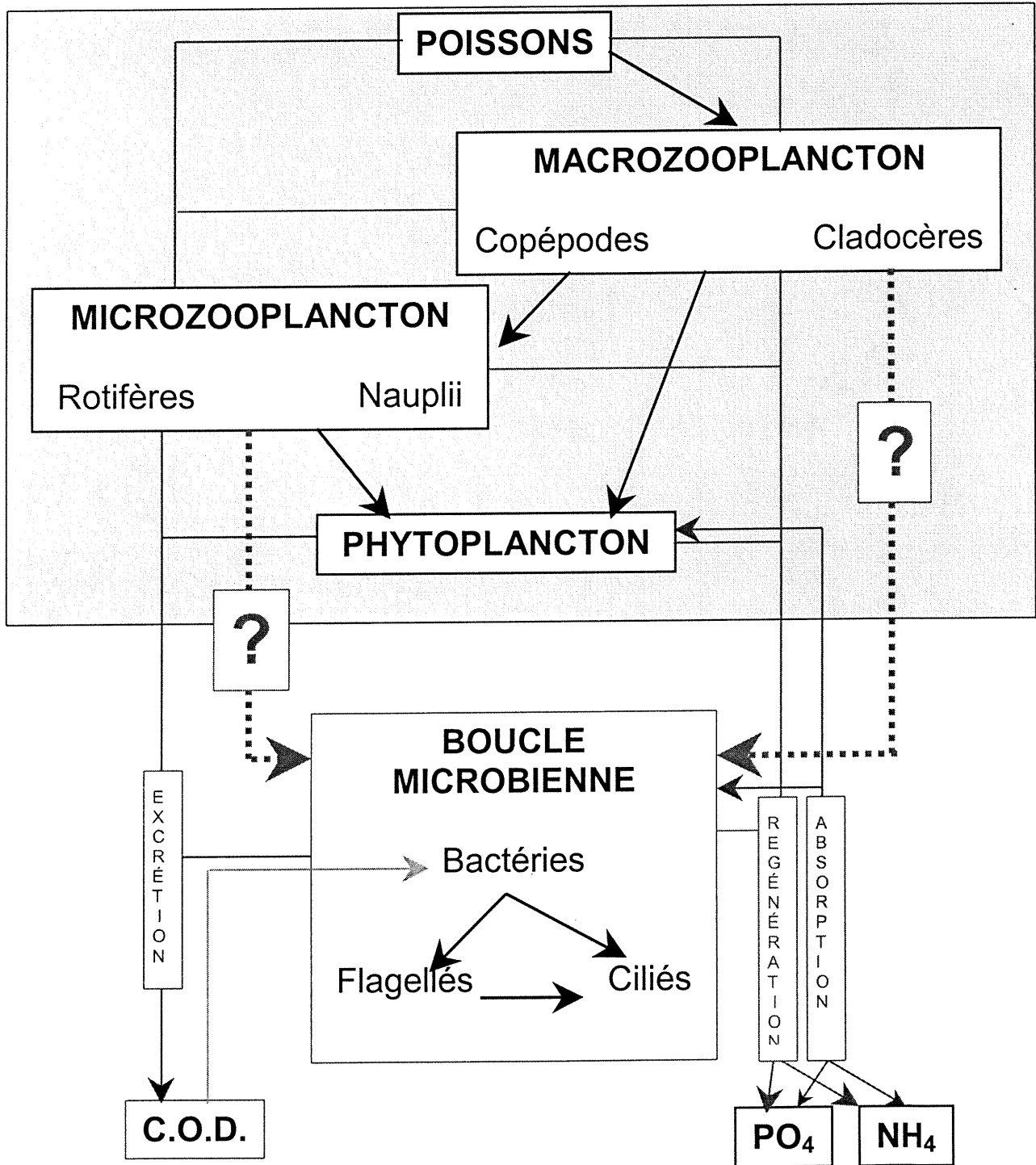
La communauté du zooplancton

Le terme zooplancton est utilisé pour nommer l'ensemble des animaux vivant en suspension dans la colonne d'eau. Ces organismes sont principalement regroupés en 4 grands groupes : 1- les Protistes, comprenant les Protozoaires et les Flagellés hétérotrophes; 2- les Rotifères et deux sous-groupes des Crustacés, 3- les Cladocères et 4- les Copépodes (Calanoïdes et Cyclopoïdes). Le zooplancton a souvent été considéré comme une communauté complexe à décrire (Margalef, 1994) à cause de sa forte variabilité naturelle au niveau des durées de cycle de vie, des modes de nutrition, des dynamiques saisonnières et des répartitions spatiales qui sont très différentes en fonction des groupes (Wetzel, 2001). Le zooplancton joue un rôle clé au sein des écosystèmes aquatiques, en influençant les autres compartiments du réseau trophique par des effets directs (ex :prédation) et indirects (ex :compétition).

Chaîne classique et boucle microbienne

Lors des premières études portant sur les réseaux trophiques des systèmes aquatiques, on considérait souvent des modèles simples de chaîne trophique où les interactions se limitaient aux organismes de plus grande taille soit le phytoplancton, le zooplancton et les poissons (Nauwerck, 1963). C'est à partir des années 80 que les études au sujet des réseaux trophiques ont commencé à inclure les organismes microscopiques (de taille inférieure à 60 μm). Ceci a conduit à l'apparition du concept de boucle microbienne (Azam et al., 1983) ouvrant ainsi la voie vers d'intensives recherches visant à déterminer le rôle des protozoaires dans les systèmes aquatiques (Fenchel 1987, Porter et al., 1988). On a pu ainsi faire le lien entre la chaîne trophique dite "classique" et l'ensemble des protozoaires (Ciliés, Flagellés) et des bactéries, représenté par la boucle microbienne.(Fig. 1)

Fig. 1 :Schéma simplifié des interactions trophiques dans la zone pélagique d'un lac. En gris est représentée la chaîne trophique classique. (modifié de Capblancq, 1991).



Dans la chaîne trophique classique, le phytoplancton produit par sécrétion une quantité importante (jusqu'à 40%) de matière organique dissoute (Thomas 1971) qui est transformée en carbone organique par métabolisation bactérienne. De nombreuses études montrent que le zooplancton ne broute pas efficacement le picoplancton (Conover 1982, Porter 1984), ce qui pourrait entraîner une perte de carbone pour l'écosystème. Les organismes protozoaires, en exerçant une pression de prédation sur la communauté bactérienne (Sherr et Sherr 1984, Nagata 1988, Güde 1989, Gonzales et al., 1990), assurent le lien entre le picoplancton et le zooplancton métazoaire (Anderson et Fenchel 1985, Sanders et al. 1989, Gifford 1991, Tzaras et al. 1999).

Les groupes du zooplancton métazoaire sont susceptibles d'être affectés par prédation des organismes de la boucle microbienne (Sanders et Wickham 1993). Pour étudier les interactions entre ces groupes d'organismes et les protozoaires, on distingue généralement les systèmes contenant les organismes de grande taille (type *Daphnia*), des systèmes contenant des métazoaires de plus petite taille (Jürgen 1994). *Daphnia* est souvent considérée comme une espèce clé dans le fonctionnement des écosystèmes: sa présence affecte fortement, par broutage, l'abondance et la composition du phytoplancton (Lynch et Shapiro 1981, Bergquist et al., 1985, Kerfoot et al., 1988). De plus, un pic de *Daphnia* peut engendrer une phase d'eau claire caractérisée par une concentration en chlorophylle minimum (Lampert et al., 1986) et peut aussi servir de régulateur de phytoplancton dans les cas de milieux riches en éléments nutritifs (Levitan et al., 1985). De plus en plus d'études montrent que *Daphnia* joue aussi un rôle régulateur très important au niveau des organismes de la boucle microbienne (Güde 1989, Porter et al., 1988). Marchessault et Mazumder (1997) ont mis en évidence que *Daphnia* réduit drastiquement les populations épilimnétiques de ciliés. De même, Jürgen et Güde (1991) montrent que les flagellés et les bactéries sont aussi des proies possibles pour les espèces de *Daphnia*.

Les études utilisant des chaînes alimentaires sans *Daphnia* montrent que d'autres prédateurs trouvent leurs proies dans le compartiment microbien. D'autres petits cladocères (tels que des *Bosmina* et des *Cériodaphnia*), parce qu'ils ont un taux de filtration comparable à celui des *Daphnia*, peuvent avoir un impact aussi important que les gros cladocères sur les protozoaires (Jürgen et al., 1996, Burns et Schallenberg 1998). Les copépodes calanoïdes et les copépodes cyclopoïdes sont aussi reportés comme des

prédateurs des protozoaires (Burns et Gilbert 1993, Wickham 1995, Jürgen et al., 1996) mais leur impact est moindre comparé à *Daphnia* car ces organismes ont un régime alimentaire beaucoup plus sélectif et un taux de filtration inférieur (Sterner 1989). De même, certains rotifères herbivores utilisent dans leur diète l'ensemble des organismes protozoaires (Arndt 1993).

Les biomanipulations en enclos

Les expérimentations en enclos ont été de plus en plus utilisées par de nombreux écologistes qui se sont intéressés aux biomanipulations (Shapiro et Wright, 1984) comme solution pour faire face aux problèmes d'eutrophisation dans les années 70. Le but de ces expériences était de comprendre comment manipuler les réseaux trophiques afin de réduire la biomasse algale et limiter l'eutrophisation des lacs (Wetzel, 2001). L'idée à la base de ces biomanipulations consiste à dire que, en présence de poissons piscivores, la prédation sur les poissons planctivores est intense. En conséquence, les grands cladocères brouteurs deviennent plus abondants en étant à l'abri de la prédation induite par les poissons planctivores. L'accroissement du broutage du zooplancton sur le phytoplancton entraîne alors une baisse de la biomasse des algues et une augmentation de la transparence de l'eau. De manière générale, ces expériences de biomanipulation ont permis de mieux comprendre le rôle du zooplancton comme élément régulateur du phytoplancton et ont conduit à deux paradigmes classiques d'interactions trophiques : le modèle d'interactions trophiques en cascades (Carpenter et al., 1985) et le modèle de contrôle descendant-ascendant (McQueen et al., 1986). Depuis les dix dernières années, on a tenté d'intégrer dans ces modèles d'interactions trophiques les composantes de la boucle microbienne.

Aujourd'hui, la majorité des études portant sur les relations trophiques au sein des communautés planctoniques sont réalisées par des approches expérimentales de biomanipulation dans des micro- ou mésocosmes. Il existe des études où le système lacustre entier a fait l'objet de manipulation expérimentale (ex: zone des lacs expérimentaux, Ontario) mais ces cas restent très rares et souvent logistiquement

impossibles à réaliser dans de nombreux systèmes aquatiques. De plus, les systèmes à grande échelle, étant plus complexes, ne permettent pas la manipulation simultanée de plusieurs variables ce qui complique la détermination des mécanismes qui sont à la base d'une réponse observée (Carpenter 1988, Yodzis 1988). En conséquence, il peut apparaître difficile d'appliquer les résultats d'un grand système à un système voisin. Dans cette optique, on comprend l'avantage d'utiliser de petites échelles d'études où l'on pourra comprendre un nombre plus restreint de mécanismes qui pourront être interprétables à plus grande échelle (Persson et Diehl, 1990). L'utilisation d'enclos permet la réplicabilité mais pose le problème du volume nécessaire à des observations proches de la réalité. Sarnelle (1997) montre que les enclos de grande taille ont des réponses comparables à celles des lacs, contrairement à ceux de petite taille.

Contexte expérimental

Pour cette étude, une série d'enclos de grande taille (8 m diam., 12 m prof.) a été utilisée. De précédentes études ont démontré que, de part leur volume important, ces enclos avaient tendance à se comporter comme le lac où ils sont placés, en terme de cycle des éléments nutritifs et pour plusieurs variables biologiques (Mazumder et *al.*, 1980). Des variations dans la structure de la communauté du zooplancton ont été obtenues par l'ajout de poissons planctivores et de nutriments. Les enclos étaient disposés en duplicats selon 4 traitements: contrôle (C) (pas de nutriments, pas de poissons), ajout de nutriments (N), ajout de poissons (P), ajout de poissons et de nutriments (NP) (Fig. 2). Le détail de l'expérimentation est présenté dans les chapitres 1 et 2.

Une des originalités de ce projet réside dans le fait que les effets d'un ajout simultané de poissons planctivores et de nutriments ont pu être quantifiés pour plusieurs compartiments de la chaîne trophique, incluant les organismes de la boucle microbienne. De plus, les études sur les réseaux trophiques ne considèrent pas systématiquement l'ensemble de la colonne d'eau dans leur plan d'échantillonnage (ex : Marchessault et Mazumder, 1997). Dans de nombreux cas concernant des études sur les effets du zooplancton sur d'autres compartiments, seulement le haut de la colonne d'eau est échantillonné car il est généralement admis que la majorité des organismes se trouvent au

dessus de la thermocline ou, dans le cas d'organismes capables de migration verticale, légèrement sous la thermocline (Pace, 1986; Amblard et Pinel-Alloul, 1995). Ceci s'explique aussi par le fait que, pour les études en enclos, des microcosmes de faible profondeur sont le plus couramment utilisés (Sarnelle, 1997). Pour cette étude, de par la profondeur des enclos utilisés (12 m), l'échantillonnage a pu être pratiqué en fonction de la stratification thermique de la colonne d'eau (épi-, méta- et hypolimnion) assurant ainsi un prélèvement complet de tous les organismes zooplanctoniques (Fig.2). De plus, cette méthode apporte une information sur la répartition spatiale des organismes.

Les recherches portant sur les interactions méta- et protozoaires sont le plus souvent axées sur les relations entre les gros organismes zooplanctoniques (ex: *Daphnia*) et le compartiment microbien. Très peu de travaux décrivent les interactions entre les autres cladocères et les protozoaires (Burns et Schallenberg, 1998). De plus, les effets des autres groupes métazoaires (calanoïdes et cyclopoïdes) sont très rarement considérés, spécialement dans les systèmes où la communauté zooplanctonique est dominée par les cladocères. En utilisant à la fois la composition taxonomique et la structure en taille du zooplancton métazoaire, cette étude permet de déterminer quels sont les groupes métazoaires dominants en fonction des traitements pratiqués. On pourra alors décrire précisément les interactions entre chacun des groupes métazoaires et les compartiments microbiens.

Caractérisation des communautés planctoniques

Plusieurs indices sont utilisés afin de décrire les communautés du zooplancton. Pour les organismes métazoaires, l'identification taxonomique des organismes conduit à des estimés de densité qui peuvent être convertis en biomasse, à l'aide d'équations de régression longueur-poids. De manière générale, les plus fortes densités correspondent aux organismes de plus petite taille (ex :les rotifères), ce qui justifie l'utilisation simultanée des indices de densité et de biomasse afin de décrire correctement la communauté. Plus récemment, de nouveaux indices ont été développés afin de déterminer la structure en taille de la communauté. L'analyse du limnoplankton caractérise la biomasse du zooplancton de taille supérieure à 53 μm . (soit des grands

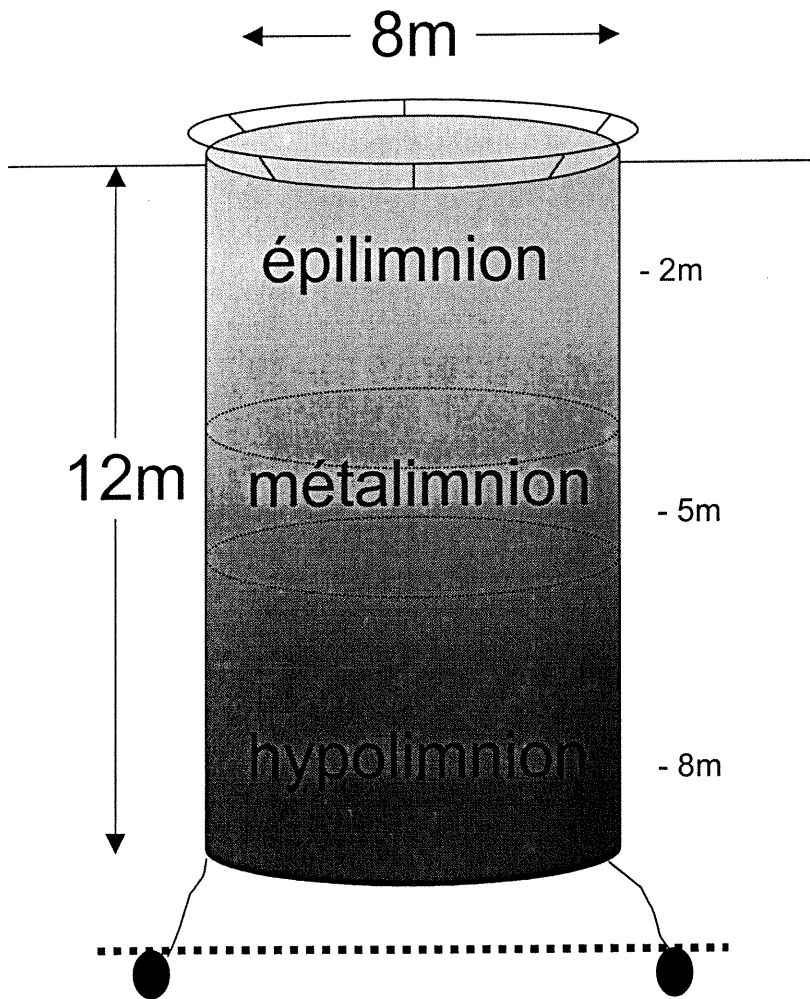
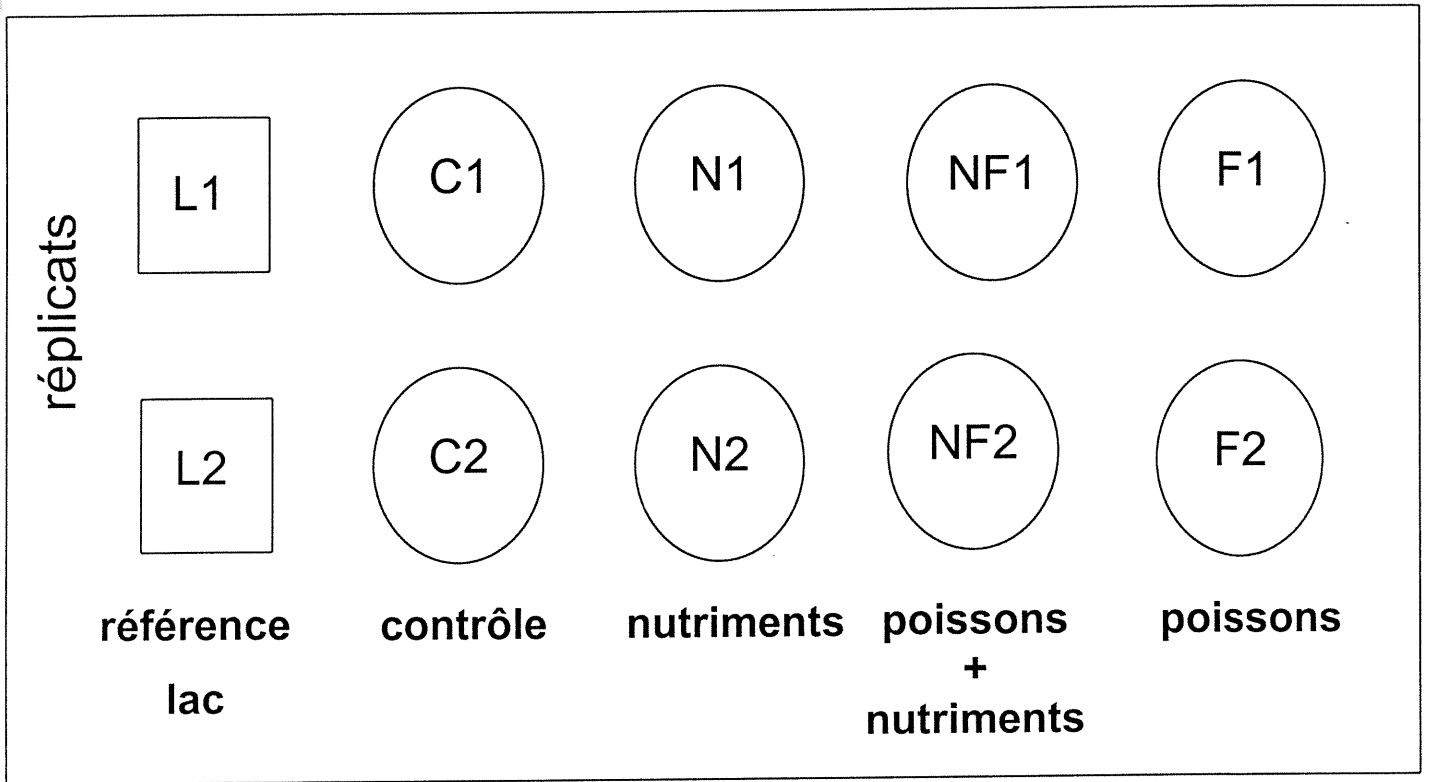


Fig.2: Design expérimental des biomanipulations d'enclos et détail d'un enclos. Les 3 strates représentent la variables S (stratification).

cladocères aux rotifères), en fonction de 4 fractions ($>500 \mu\text{m}$, $500-200 \mu\text{m}$, $200-100 \mu\text{m}$ et $100-53 \mu\text{m}$). Ces fractions ont été choisies car elles correspondent grossièrement aux grands groupes zooplanctonique. Les détails de cette méthode sont présentés dans les articles de Masson et Pinel-Alloul (1998) et Patoine et al. (2000).

Le phytoplancton peut être décrit en terme de biomasse qui peut être estimée à partir de concentration en chlorophylle *a* ou encore par dénombrement cellulaire. Le premier chapitre présentent les résultats obtenus pour ces deux estimés. Dans le second chapitre, qui comprend des résultats partiels, les deux estimés de biomasse du phytoplancton sont utilisés pour l'épilimnion seulement .

Finalement, les ciliés sont caractérisés à partir de mesures de densité et de biomasse calculées en estimant le biovolume moyen de quelques organismes de chaque espèce. Des informations plus détaillées sur les méthodes de comptage sont indiquées dans les chapitres 1 et 2.

Objectifs de cette étude

Le but de cette étude expérimentale est d'évaluer l'importance du zooplancton au sein de la chaîne trophique comme élément régulateur des réseaux trophiques microbiens. Ce mémoire contient deux chapitres écrits sous forme d'article.

Le premier article discute des effets du zooplancton sur le phytoplancton et les ciliés, en considérant la distribution verticale des organismes en fonction de la stratification thermique de la colonne d'eau. Cet article montre l'importance des cladocères et des rotifères comme groupes ayant des effets descendants sur le phytoplancton et les ciliés. Ces effets sont cependant très reliés à la distribution spatiale des organismes, ce qui souligne l'importance d'un échantillonnage complet de la colonne d'eau afin d'obtenir une image représentative des communautés.

Le deuxième chapitre présente les résultats préliminaires obtenus suite à l'analyse des communautés de l'épilimnion et du métalimnion. Ces résultats partiels, présentés dans la cadre du congrès international des limnologues d'expression française (CILEF

2000) seront publiés dans la Revue des Sciences de l'Eau. Ils montrent que les nutriments ne sont pas le seul facteur régulant la structure des communautés microbiennes. Celle-ci est aussi influencée par des effets en cascade provenant des organismes situés en haut de chaîne trophique.

RÉFÉRENCES

- Amblard C, Pinel Alloul B, 1995. Variations saisonnières et interannuelles du plancton. Chapitre 13. Limnologie générale. Collection d'écologie 25. Pourriot, R. et Meybeck, M., Masson, Paris. 411-440.
- Anderson P, Fenchel T. 1985. Bacterivory by microheterotrophic flagellates in seawater samples. *Limnol. Oceanogr.* 30:198-202
- Arndt, H. 1983. Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates). *Hydrobiologia* 255/256:231-246
- Azam F., Fenchel T., Field JG., Gray JS, Meyer-Reil LA, Thingstad, T. F. 1983. The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10:257-263
- Bergquist AM, Carpenter SR, Latino JC. 1985. Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages. *Limnol. Oceanogr.* 30:1037-1045
- Burns CW, Gilbert JJ. 1993. Predation on ciliates by freshwater calanoid copepods: Rates of predation and relative vulnerabilities of prey. *Freshwater Biol.* 30:377-393
- Burns CW, Schallenberg M, 1998. Impacts of nutrients and zooplankton on the microbial food web of an ultra-oligotrophic lake. *J. Plankton Res.* 20:1501-1525
- Capblancq, J. 1991. Nutrients dynamics and pelagic food web interactions in oligotrophic and eutrophic environments :an overview. *Hydrobiologia*, 207 :1-14
- Carpenter, S.R. 1988. Complex interactions in lake communities. Springer-Verlag, New York, USA.

Carpenter, S.R., Kitchell, J.F. and Hodgson, J.R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience*, 35 :634-639

Conover R. 1982. Interrelation between microzooplankton and other plankton organisms. *Ann. Inst. Oceanogr.* 58:31-46

Fenchel T.1987. *Ecology of Protozoa: the biology of free living phagotrophic protists.* Springer-Verlag, New-York.

Gifford D.J, 1991. The protozoan-metazoan trophic link in pelagic ecosystem. *J. Protozool.*38:81-86

Gonzales JM, Sherr EB and Sherr BF. 1990. Size-selective grazing on bacteria by natural assemblages of estuarine flagellates and ciliates. *Appl. Environ. Microbiol.* 56:583-589

Güde H. 1989. The role of grazing on bacteria in plankton succession. In sommer, U. (ed.), *Plankton ecology: Succession in planktonic communities.* Brock/Springer, Berlin, p. 337-364

Jürgen K, Güde H. 1991. Seasonal changes in the grazing impact of the phagotrophic flagellates on bacteria in lake Constance. *Mar. Microb. Food Webs.* 5:27-37

Jürgen K. 1994. Impact of *Daphnia* on planktonic microbial food webs- A review. *Mar. Microb. Food Webs.* 8:295-324

Jürgen K, Wickham SA, Rothhaupt KO, Santer B. 1996. Feeding rates of macro- and microzooplankton on heterotrophic nanoflagellates. *Limnol. Oceanogr* 41:1833-1839

Kerfoot CW, Levitan C, DeMott WR. 1988. *Daphnia*-phytoplankton interactions: density-dependent shifts in resource quality. *Ecology.* 69:1806-1825

Lampert W, Heckner W, Ral H, Tayler BE. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.* 31:478-490

Levitan C, Kerfoot CW, DeMott WR. 1985. Ability of *Daphnia* to buffer trout lake against periodic nutrient inputs. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22:3076-3082

Lynch M, Shapiro J. 1981. Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 26:86-102

Margalef, R. 1994. *Limnology now, a paradigm of planetary problems.* Ed Elsevier Science B.V.

Marchessault, P., Mazumder, A. 1997. Grazer and nutrient impacts on epilimnetic ciliates communities. *Limnol. Oceanogr.* 42:893-900

Masson S, Pinel-Alloul B. 1998. Spatial distribution of zooplankton biomass size fractions in a bog lake: abiotic and (or) biotic regulation ? *Can. J. Zool.* 76:805-823

Mazumder, A.; Taylor, W.D.; McQueen, D.J.; Lean, D.R.S. and Lafontaine, N.R. 1980. A comparison of lakes and lakes enclosures with contrasting abundances of planktivorous fish. *Journal of Plankton Research.* 12 :109-124

McQueen, D.J., Post , J. R. and Mills, E.L. 1986. Trophic relationship in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*43:1571-1581.

Nagata, T. 1988. The microflagellate-picoplankton food linkage in the water column of Lake Biwa. *Limnol Oceanogr* 33:504-517

Nauwerck, A. 1963. Die beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symbol. Bot. Upsalien.* 17(5) 163p

Pace ML. 1986. An empirical analysis of zooplankton community structure across lake trophic gradients. *Limnol. Oceanogr.* 31:45-55

Patoine A, Pinel-Alloul B, Prepas EE, Carignan R. 2000. Do logging and forest fires influence zooplankton biomass in Canadian Boreal Shield lakes ? *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 57 (suppl.2) : 155-164.

Persson L, Diehl , 1990. Mechanistic individual-based approaches in the population/community ecology of fish. *Annales Zoologici Fennici* 27:165-182.

Porter KG. 1984. Natural bacteria as food resources for zooplankton. In Klugg MS & Reddy CA (ed.) *Current perspectives in microbial ecology*, American Society for Microbiology, Washington, D. C., p 340-345

Porter KG, Paerl H, Hodson R, Pace M, Priscu J, Riemann B, Scavia D, Stockner J. 1988. Microbial interactions in lake food webs. In: Carpenter SR (ed) *Complex interactions in lake communities*. Springer-Verlag, New-York, p 209-227

Sanders RW, Porter KG, Bennett SJ, Debiase AE. 1989. Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol. Oceanogr* 34:673-687

Sanders RW, Wickham SA. 1993. Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control. *Mar. Microb. Food Webs.* 7:197-223

Shapiro, J., Wright, D.I., 1984. Lake restoration by manipulation. Round Lake, Minnesota-the first two years. *Freshwat. Biol.* 14 :371-383

Sarnelle, O. 1997. *Daphnia* effects on microzooplankton: comparisons of enclosure and whole-lake responses. *Ecology* 78:913-928

Sherr BF, Sherr EB. 1984. Role of heterotrophic protozoa in carbon and energy flow in aquatic ecosystem. In: Klugg MJ and Reddy CA (ed), Current perspectives in microbial ecology, American Society for Microbiology, Washington, DC, p 412-423

Sternler RW. 1989. The role of grazers on phytoplankton succession. In Plankton ecology- succession in plankton communities, U. Sommer (ed.) Berlin, Springer-Verlag, p107-169

Thomas JP. 1971. Release of dissolved organic matter from natural populations of marine phytoplankton. Mar. Biol. 11:311-323

Tzaras, A., Pick, F.R, Mazumder, A, Lean, D.R.S. 1999. Effects of nutrients, planktivorous fish and water column depth on components of the microbial food web. Aquatic Microbial Ecology 19:67-80

Wetzel R.G. 2001. Limnology : Lake and River Ecosystems, third edition. Academic Press.

Wickham SA. 1995. Cyclops predation on ciliates: species-specific differences and functional responses. J. Plankton Res. 17:1633-1646

Yodzis, P. 1988. The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments, Ecology 69:508-515.

Chapitre 1

Zooplankton responses to experimental nutrients and planktivorous fish addition and their consequences on phytoplankton and ciliate communities.

Marty J.^{1*}, Pinel-Alloul B.¹, Carrias J.F.² and Sargos D.²

¹ Groupe de Recherche Interuniversitaire en Limnologie et en Environnement Aquatique (GRIL), Département des sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada.

et

² Laboratoire de Biologie des Protistes, Université Blaise Pascal (Clermont II), UMR 6023 CNRS, Les Cézeaux, 63177 Aubière Cedex, France.

Introduction

The effects of predation and nutrients on zooplankton and phytoplankton have been well described in the past because of their importance in regulating planktonic communities (McQueen *et al.*, 1986; Vanni and Finlay, 1990). More recently, a growing interest has focused on the role of microbial organisms (ciliates, flagellates and bacteria) in food-web dynamics (Adrian *et al.*, 2001; Tzaras *et al.*, 1999; Beaver and Crisman, 1989). Despite arguments that top-down effects may be less important near the base of the food webs (McQueen *et al.*, 1989), protozoans are regulated by direct (predation, inference) and indirect (resource competition) effects of zooplankton communities (Burns and Schallenberg, 1998). Protozoans may contribute to the food of cladocerans such as *Daphnia* (Wickham, 1998), cyclopoid (Adrian et Schneider-Olt, 1999) and calanoid copepods (Wickham, 1998; Burns and Schallenberg, 1996) and even large rotifers (Gilbert, 1980; Arndt, 1993).

Previous studies have determined the effects of nutrient loads and planktivorous fish predation at different levels of the food-web. Nutrient loads increased the biomass of filter feeding zooplankton by increasing the biomass of edible phytoplankton (Watson *et al.*, 1992) and ciliates abundance (Beaver and Crisman, 1982; Burns and Schallenberg, 1998). The addition of planktivorous fish affected zooplankton by switching the community composition from large sized organisms such daphnids and large copepods to small sized organisms such as rotifers and small cladocerans (Jack and Gilbert, 1994; Lazaro and Lacroix, 1995) which in turn decreased grazing activity on phytoplankton (Carpenter *et al.*, 1985; Sterner, 1989; Proulx *et al.*, 1996; Cottingham et Schindler, 2000) and predation impacts on ciliates (Marchessault and Mazumder, 1997). Finally, the simultaneous effects of fish predation and nutrient loading affected microzooplankton (rotifers and ciliates) dynamics by inducing both top-down and bottom-up effects (Pace *et al.*, 1998).

Contradictory results on the impact of nutrients and fish additions to plankton communities are however not rare. For example, Proulx *et al.* (1996) observed no effect of fish loading on phytoplankton biomass in shallow mesocosms whereas

Hanson and Carpenter (1993) found a positive impact for the same treatment.

Similarly, contradictory results have also been reported for the effects of nutrient loading on ciliate communities with Marchessault and Mazumder (1997) finding a positive effect and Beaver and Crisman (1982) a negative one. Because of these contradictory findings in the response of phytoplankton and ciliates to the same biomanipulations, food-web interactions remain unclear and warrant further study to explain these variable results.

In this paper, we present results from an experiment conducted in a series of 8 enclosures, situated on an oligotrophic lake. Previous studies with similar design have been predominantly conducted in small enclosures which limit the relevance of the results (Sarnelle, 1997). In the present study, large-sized enclosures were used to produce responses comparable to lake conditions (Mazumder *et al.*, 1990, Sarnelle, 1997). Furthermore, the use of large-sized enclosures allowed us to determine the vertical distribution of organisms in a stratified water column (epi-, meta- and hypolimnion). Vertical distribution is rarely taken into account in enclosures study, even if this variable plays an important role in structuring all planktonic compartments. Zooplankton organisms, such as *Daphnia spp.*, are characterized by vertical diurnal migrations in order to avoid fish predation. Under such conditions, fish loading may have a different effect on microbial communities compared to prediction obtained in small, non-stratified enclosures studies. Phytoplankton also follows a vertical distribution which is function of the light profile and even ciliates composition is influenced by the distribution of food resources (Carrias *et al.* 1998).

This study evaluated the single and combined effects of nutrient and planktivorous fish additions on different compartments of the food-web (zooplankton, phytoplankton and ciliate) within vertically stratified large-sized enclosures, thereby including the influence of the vertical distribution of organisms in the water column in determining treatment effects. The hypotheses of this study are based on 3 questions:

1. What are the effects of predation and fertilization on zooplankton, phytoplankton and ciliate communities ?

2. Under such treatments, are the microbial communities regulated by the structure of zooplankton through top-down processes ?
3. How does the vertical distribution of planktonic organisms influence the response of these same communities to nutrient and fish loading ?

In order to address those questions, a particular emphasis was placed on zooplankton taxonomic groups (cladocerans, copepods and rotifers) as functional groups regulating food web interactions, and on zooplankton size structure.

Methods

Study site and experimental design

Experiments were conducted over a 10-week period (Mid-June to August 1998) in Lac Croche, a small (4.82 ha) oligotrophic Canadian Shield lake (74°00 N., 45°59 W.) in Québec (Canada). The lake exhibited strong thermal stratification (epilimnion: 0-3 m, metalimnion: 3-5 m, hypolimnion: 7-12 m) during all summer. On average, lake water pH was around 6.5 (6 to 7.15) and total phosphorus concentration was $10 \mu\text{g.l}^{-1}$ (5.2 to $21 \mu\text{g.l}^{-1}$). Secchi depth was relatively low (4 m, 3.5 to 4.7 m) due to high DOC levels (4.2 mg.l^{-1} , 3.6 to 5.1 mg.l^{-1}), and mean epilimnetic chlorophyll *a* was $2.3 \mu\text{g.l}^{-1}$ (1.3 to $5.2 \mu\text{g.l}^{-1}$) in the lake during the experiment. Other aspects of the lake environment and primary production are described in Lafond *et al.* (1990).

The experimental set-up consisted of a series of 8 enclosures located in the deepest part of the lake. Each enclosure (8 m diameter x 11 m deep, volume : 600 m^3) was designed as a cylinder, open at both ends. They were constructed in black polyethylene nylon, supported by a polyurethane flotation collar at the surface and anchored in the sediments with weighted chains. To create nutrient enrichment and changes in predation pressure, we used a 2x2 factorial experimental design adding nutrients and planktivorous fish alone or in combination. The nutrient treatment consisted of the addition of phosphorus and nitrates at a N:P ratio of 13:1 ($12.57 \text{ g NaNO}_3 + 0.96 \text{ g H}_3\text{PO}_4$ per week for 10 weeks in enriched enclosures) which is representative of typical eutrophic conditions in temperate lakes (Mazumder *et al.* 1988). Fish addition was achieved by stocking four of the enclosures with minnows

(*Phoxinus eos* and *Ph. neogaeus*) to obtain a biomass of 5 g dry weight.m⁻². This species, which is naturally present in Lac Croche, has been reported to affect zooplankton communities significantly at biomass greater than 4 g dry weight.m⁻² (Post and McQueen, 1987). Four treatments were considered : C (no fish and no nutrients), N (nutrients added, no fish), F (fish added, no nutrients) and NF (nutrients and fish added). Each treatment was duplicated.

Sampling and water analysis

Enclosures were sampled once a week at mid-day for 6 weeks (July 6 to August 11, 1998), 3 weeks after the first addition of nutrients.

Zooplankton

Zooplankton was collected in each limnetic strata (epi-: 0-3 m, meta: 3-5 m and hypo: 5-8 m; volume :120 l) using a 53 µm mesh cantilevering net (Fillion *et al.*, 1993). Zooplankton were first narcotised with carbonated water and then preserved in 4% formalin. In the laboratory, each zooplankton sample (250 ml) was divided in two equal volumes with a Folsom splitter for taxonomic and limnoplankton analyses. Both sub-samples were then fractionated into 4 size classes by sequential screening through Nitex nets (500 µm, 200 µm, 100 µm and 53 µm). Observations under binocular showed that the >500 µm fraction corresponded mainly to cladocerans such as *Daphnia* sp. and *Holopedium* sp., adult calanoids and cyclopoids such as *Epischura* sp., *Leptodiaptomus* sp. and *Mesocyclops* sp. The 500-200 µm fraction corresponded to smaller cladocerans such as *Bosmina* and immature copepods. The 200-100 µm fraction was composed of nauplii and large rotifers such as *Keratella longispina*, and the 100-53 µm fraction was characterized by small rotifers (*Keratella cochlearis*, *Polyarthra vulgaris*), algae and organic matter.

To estimate limnoplankton biomass corresponding to sestonic particles, the size fractions from half of the original sample (125 ml), as previously described, were filtered and collected on a pre-combusted GF/A (Whatman) fiber glass filter, dried at 40°C for 24 hours and ash-combusted at 500°C for 12 hours. Limnoplankton organic biomass was calculated for each size fraction using the difference between

the dry weight and ash weight and expressed in mg of ash free dry weight (AFDW) of limnoplankton per litre. In this paper, the term limnoplankton is used to qualified the seston fraction larger than 53 μm . A full description of the limnoplankton analysis is presented by Masson and Pinel-Alloul (1998).

To evaluate the biomass of zooplankton species, a minimum of 250 organisms were counted and identified to the species level in each size fraction in a rotating Ward cell under a stereoscopic microscope at 50X magnification. Zooplankton identification was based on Edmondson (1959), Brooks (1957), Chengalath et al. (1971), Brandlova et al. (1972). Smith and Fernando (1978) and Stemberger (1979). The length (and width for rotifers) of each zooplankton species, to a maximum of 10 organisms in each size fraction was measured with a calibrated ocular micrometer to estimate the mean biomass (mg dry weight) of each species using length-dry weight regressions developed by Malley et al. (1989) for crustaceans, and volumetric formula for rotifers (Bottrell et al., 1976). Biomass estimates were computed for each zooplankton group (cladocerans, calanoids, cyclopoids, nauplii and rotifers) and summed for the total zooplankton community.

Phytoplankton

Phytoplankton was sampled with a Van Dorn water sampler on the same limnetic strata and dates as zooplankton. A 150 ml sample was preserved with 10 drops of 1% Lugol's solution for phytoplankton cell counting by the Utermöhl method (1958) following the modifications of Legendre and Watt (1971-1972) . Species biovolume was estimated (means of 100 cells per species) in order to calculate the carbon biomass of phytoplankton ($\mu\text{gC. L}^{-1}$) by considering that $10^6 \mu\text{m}^3 = 1 \mu\text{g}$ (wet weight) and assuming that organic cell carbon represents 12% of wet weight biomass.

Chlorophyll a was measured by spectrophotometry after overnight extraction in hot ethanol (Nusch, 1980) and corrected for phaeopigments.

Ciliates

A 230 ml water sample was preserved with mercuric chloride (2.5% final concentration) and stored at 4°C in the dark (Sime-Ngando and Groliere, 1991). Volumes of 50 to 150 ml were settled for at least 24h in plankton chambers. Ciliates were counted with an inverted microscope at 120-500 magnification. At least 100 ciliates were counted for each sample and were identified to genus or species by consulting the works of Foissner and Berger (1996). The mean biovolume of 50 cells for each taxon was estimated assuming that the organisms conformed to simple or combinations of simple shapes (Finlay, 1977) and then converted to carbon weight using a factor of $1 \mu\text{m}^3 = 190 \text{ fgC}$ (Putt and Stoecker, 1989). Ciliate abundance and biomass were summed for the total community.

Statistical analysis

We used multivariate repeated-measures analysis of variance (RM-ANOVA) with significance level at $\alpha \geq 0.05$ to detect between-subject effects (treatments, strata and their interactions) and within-subject effect (time effect) on zooplankton, phytoplankton and ciliates biomass. The model considered 2 factors (nutrients and fish) at two levels each (absence versus presence of fish), and a depth factor corresponding to strata (epi-, meta- and hypolimnion).

Effects of zooplankton on phytoplankton and ciliates were examined by simple linear regressions based on seasonal means to correct for temporal autocorrelation. Correlations within zooplankton taxonomic groups were tested with polynomial regression. Statistical analyses were performed on $\log_{10}(x+1)$ transformed data to meet the assumptions of normality and homogeneity of the residuals using JMP 3.2.6 statistical package (SAS Institute Inc. 1999).

Results

Nutrients

Overall, enrichment increased the concentrations of total phosphorus (TP) ($P < 0.0001$) and nitrate (N) ($P < 0.0001$) in the water column (Table 1). TP and N concentrations were at least 50% greater in enriched enclosures with an average

concentration of $15.6 \mu\text{g.l}^{-1}$ and $526.3 \mu\text{g.l}^{-1}$ respectively (Fig. 1) and significantly different among strata ($P=0.002$ and $P=0.007$, respectively). The lake, the control enclosures (C) and to a lesser degree, the fish loading enclosures (F) were characterised by maximum values in both TP and N in the hypolimnion (Fig. 2). In the fertilized enclosures (N and NF), nutrient concentrations were much higher in the epilimnion (Fig 2) and the interaction effect (SxN) in the nutrient treatments was highly significant (Table 1). Because loadings were done weekly, nutrients concentrations did not change significantly over time (T). A comparison between lake (L) and non-enriched enclosures (C and F) showed that TP and N concentrations were slightly higher in the lake which suggests that the enclosures were isolated from external inputs of nutrients. Finally, fish loading (F) and the interaction between nutrients and fish (NF) did not have a significant impact on the nutrients treatment.

Zooplankton biomass and composition

Initially, Lac Croche zooplankton biomass were dominated by copepods (cyclopoids: 37%; calanoids: 23%), cladocerans (27%), nauplii (9%) and rotifers (4%) (Appendix I). The overall effect of the three variables (nutrient, fish and strata) as well as their interactions and temporal effects on zooplankton communities are reported in Table 2, and illustrated in Fig. 3. The addition of nutrients and planktivorous fish resulted in contrasting zooplankton communities although total biomass was similar (Fig. 2). Only cladocerans and rotifers responded significantly to the treatments and treatment effects were not significant when total zooplankton biomass was considered. At the beginning of the experiment, cladocerans were dominated by *Daphnia* spp., *Holopedium gibberum* and *Bosmina longirostris* (Appendix I). Nutrient loads induced an increase in large cladocerans such as *Daphnia catawba* and *D. longiremis* whereas fish loads reduced their biomass. Cladoceran biomass was significantly greater in the nutrient enclosures (N) ($P=0.002$) while fish loading (F) had a negative impact on this group ($P=0.006$). On average, cladoceran biomass was 2 times higher in the nutrients (N) enclosures and 1.7 times lower in the fish (F) enclosures relative to the control (C) enclosures.

Table 1: Probabilities for contrasts of the mains effects and interactions in nutrient addition in the enclosure set during the 6-week period. P values ≥ 0.05 are not shown.

Contrast	TP	N
Nutrients (N)	<0.0001	<0.0001
Fish (F)	-	-
Strata (S)	0.002	0.007
Time (T)	-	-
NxF	-	-
SxN	<0.0001	0.0009
SxF	0.03	-
SxFxN	-	-

TP, total phosphorus; N, nitrate.

Fig. 1: Total phosphorus and nitrates concentrations for each treatment. Error bars represent the standard deviation of the mean of replicate enclosures on the 6-week period for the integrated water column (n=36).

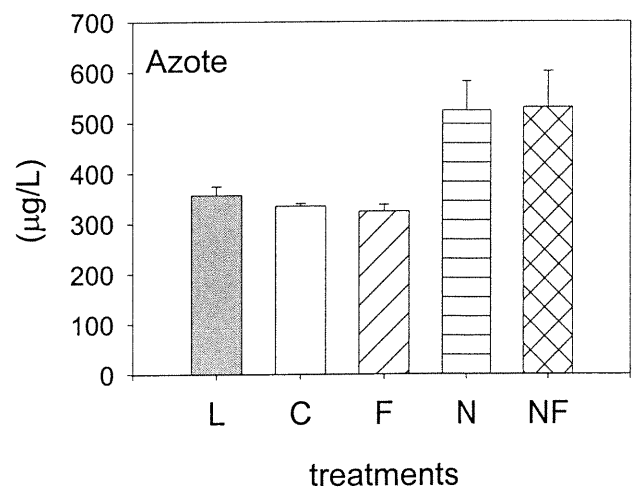
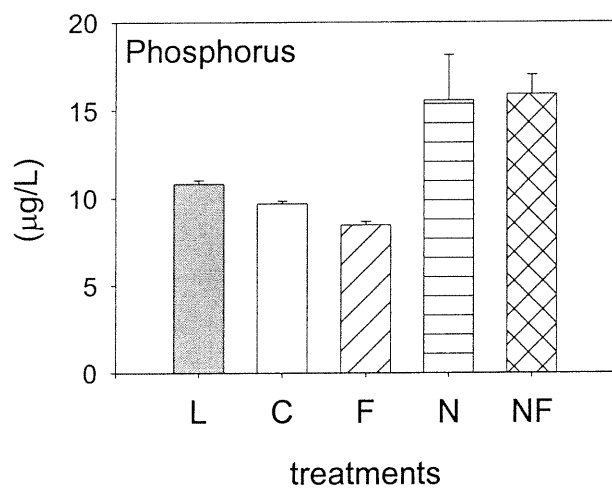
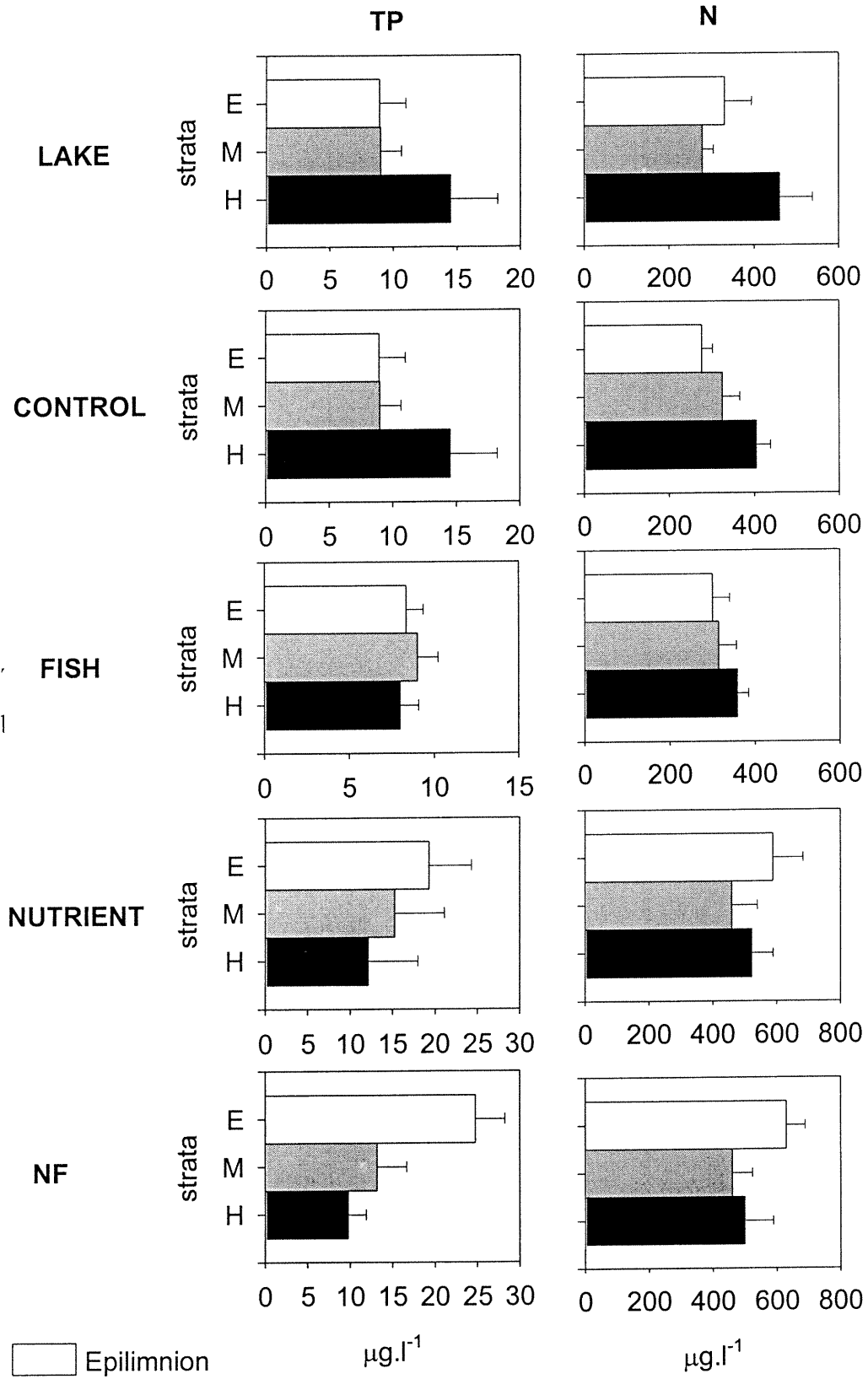


Fig. 2: Spatial distribution of total phosphorus and nitrate according to thermal strata (epi-, meta- and hypolimnion), for each treatment. Each bars represent the standard deviation of the mean of replicate, on the 6-week period (n=12).



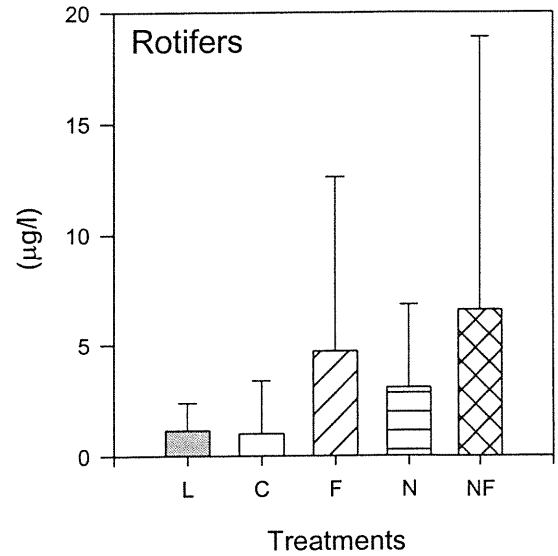
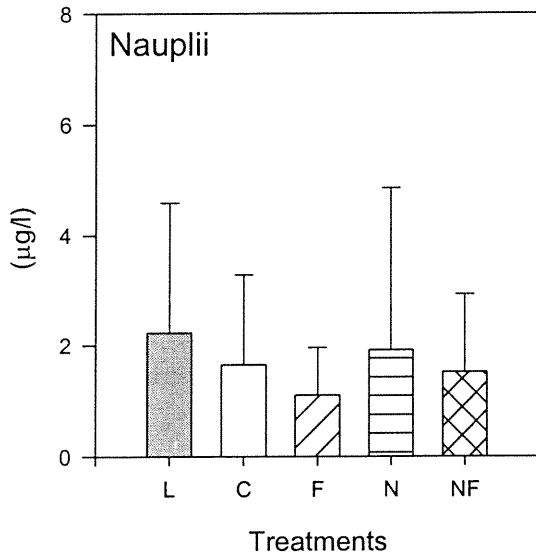
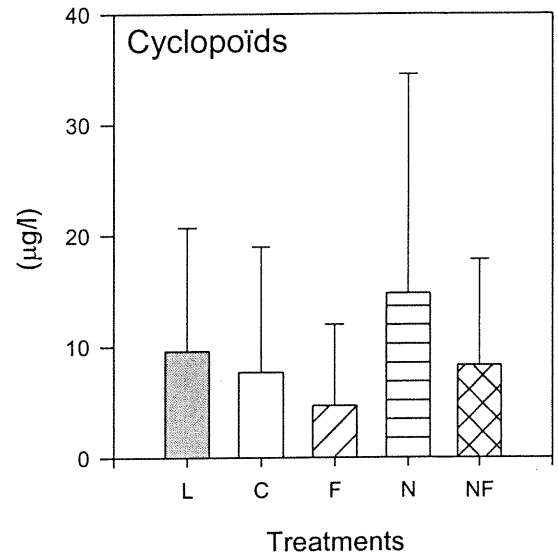
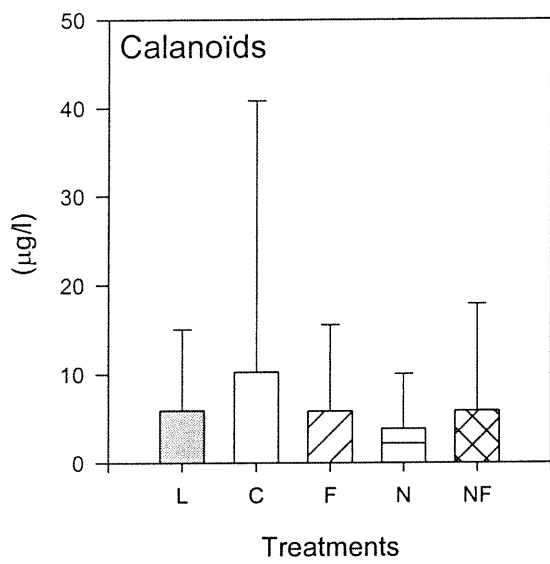
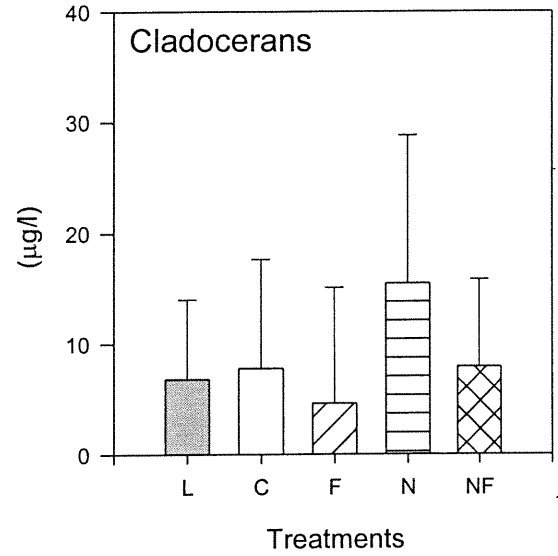
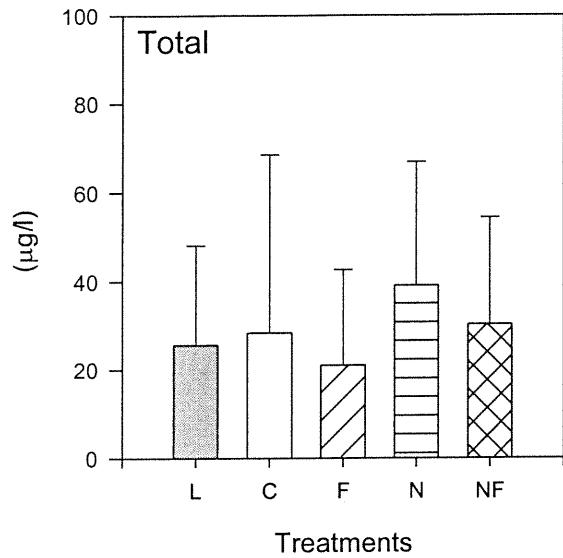
1

Table 2: Results of three-factor RMANOVA on $\log(x+1)$ transformed zooplankton biomass for the 6-week experiments. Probabilities of $P < 0.05$ are presented.

	Between subjects						Within subjects			
	N	F	S	NxF	NxS	FxS	NxFxS	T	NxT	FxT
Total biomass	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cladocerans	0.002	0.006	0.01	-	-	-	-	-	-	-
Calanoids	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cyclopoids	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rotifers	0.0006	0.002	<0.0001	-	-	-	-	0.01	0.009	-
Nauplii	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

N, nutrient; F, fish; S, strata; T, time

Fig 3: Zooplankton biomass for the total community and each taxonomic group for each treatment. Error bars represent the standard deviation of the mean of replicate enclosures on the 6-week period for the integrated water column (n=36).



($P=0.01$) with maxima of biomass in the hypolimnion. Fig. 4 illustrate the importance of vertical distribution for cladocerans, who have generally higher in biomass in the hypolimnion for all enclosures, all treatments confounded. Temporal variations were not significant.

Rotifers biomass was significantly increased by both fertilization ($P=0.0006$) and the fish presence ($P=0.002$) with a 3.1 and 4.75 times increase in the N and F enclosures respectively compared to control (C). The maximum biomass for rotifers was observed in the nutrient and fish (NF) enclosures with $6.6 \mu\text{g/l}$ on average which was equal to the cladoceran biomass for that same treatment. Rotifers also had significant differences in their vertical distributions ($P<0.0001$), with a decrease in biomass from the top to the bottom of the water column (Fig. 3). Examination of temporal effects (T) showed that rotifer biomass varied significantly throughout the sampling period ($P=0.01$) and especially in fertilized enclosures ($P=0.009$). Copepods and nauplii did not respond significantly to the treatments. However, cycloids response was similar to that of cladocerans (Fig. 3).

Correlations between rotifers and cladocerans are presented in Fig. 5, using polynomial quadratic equations. Rotifer biomass was negatively correlated to cladoceran biomass for both fertilized and unfertilized enclosures, only for cladocerans biomass lower than $6.3 \mu\text{g/l}$. For higher values in cladoceran biomass, the correlation tend to be positive. Similar curves were obtained for both non-enriched (F and C) ($R=0.91$) and enriched enclosures (N and NF) ($R=0.84$). Rotifers biomass values for the fertilized enclosures (triangles) were generally higher than those for non-fertilized enclosures (circles) and cladocerans biomass values were generally higher in fish-free enclosures

Limnoplankton size distribution

Both fertilization and fish addition affected the size distribution of limnoplankton biomass (estimated as AFDW) (Table 3, Fig. 6). Nutrients increased the proportion of the large size fraction ($>500 \mu\text{m}$) by 55% ($P=0.02$) and the small size fraction ($100\text{-}53 \mu\text{m}$) by 43% ($P<0.0001$), compared to control (C).

Fig.4: Diurnal spatial distribution of cladocerans, rotifers and phytoplankton biomass, according to thermal strata (epi-, meta- and hypolimnion), for each treatment. Each bars represent the standard deviation of the mean of replicate, on the 6-week period (n=12).

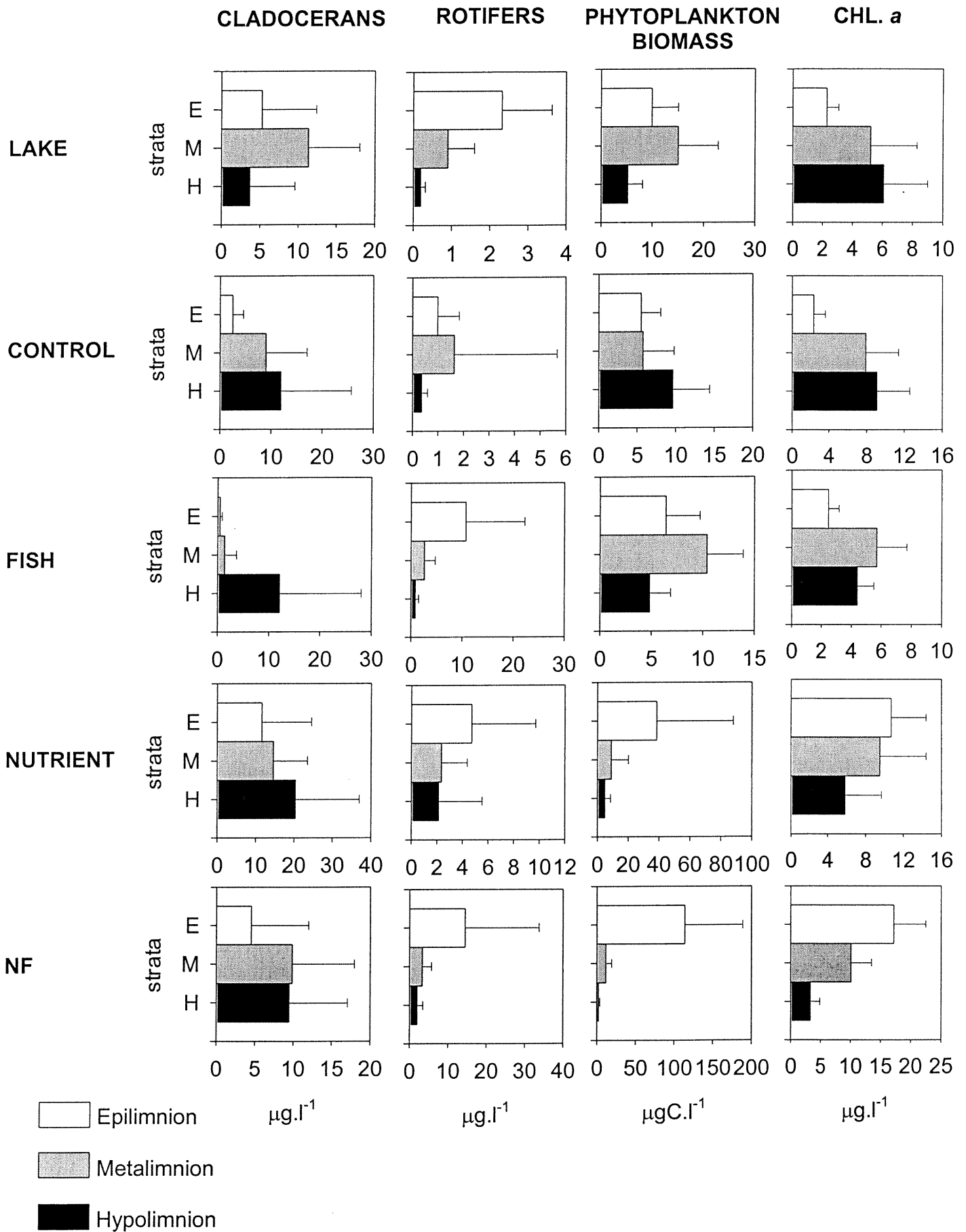


Fig. 5: Relationship between rotifer biomass and cladoceran biomass in unfertilized enclosures (circles) and fertilized enclosures (triangles). Each point is a mean on the 6-weeks period for each strata. Polynomial quadratic regression lines and R values are presented for $\alpha < 0.05$.

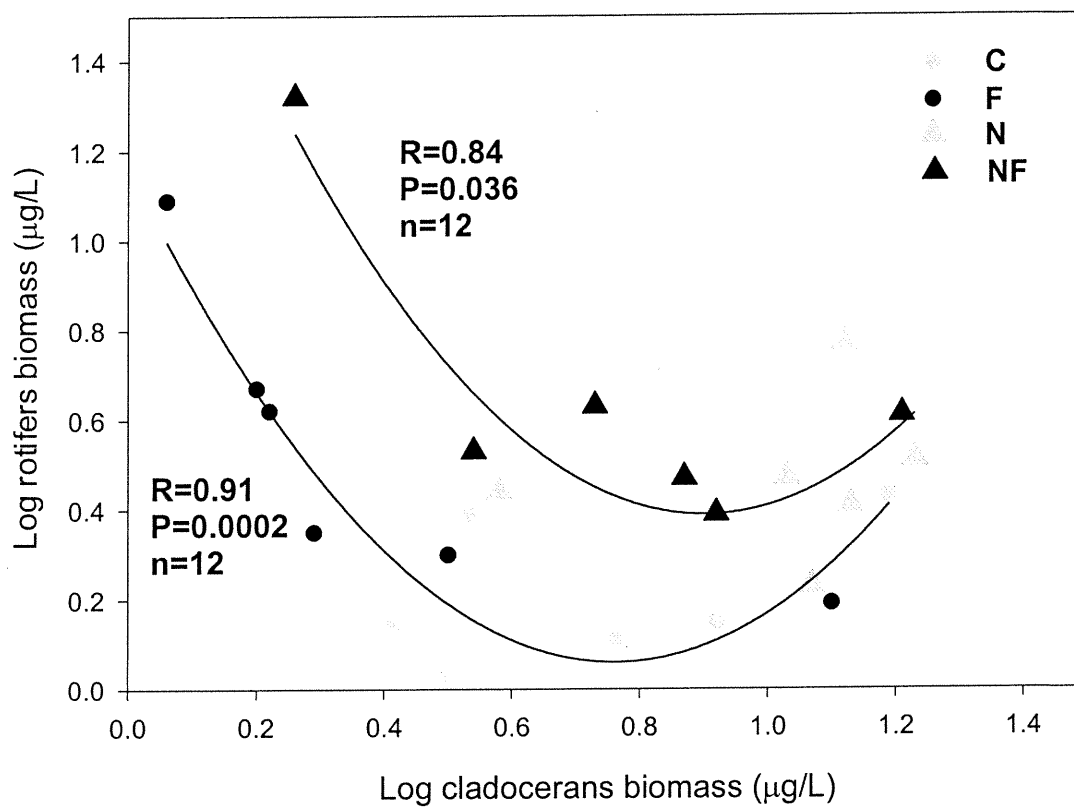
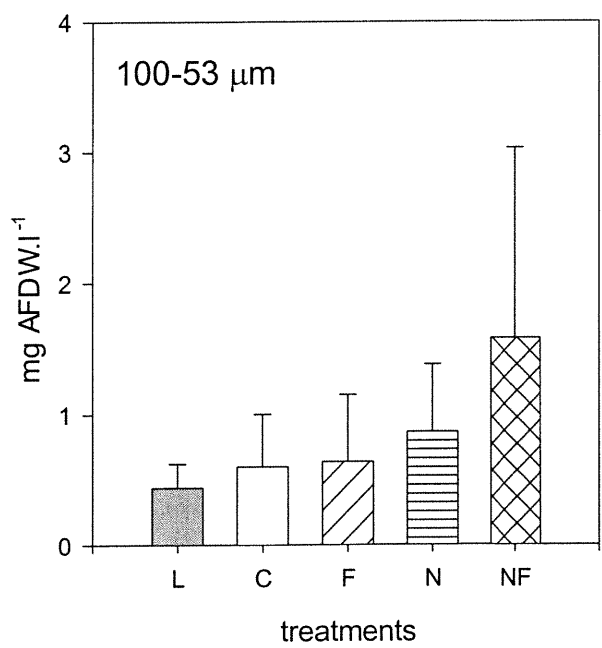
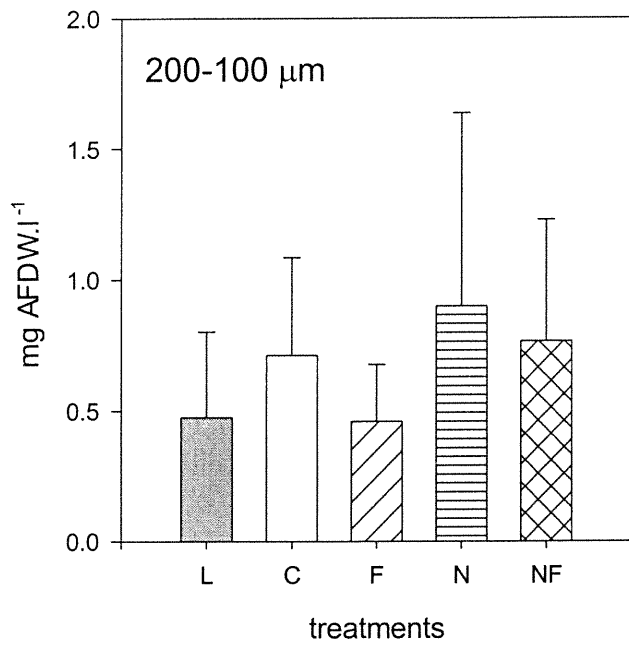
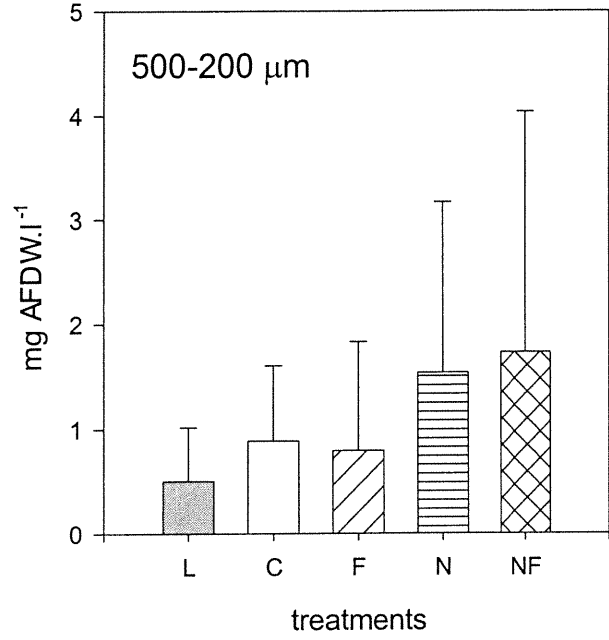
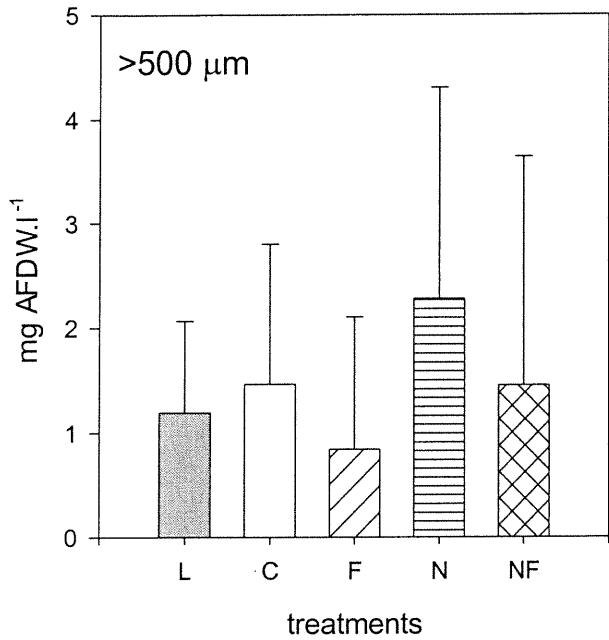


Table 3: Results of three-factor RMANOVA on $\log(x+1)$ transformed AFDW for the 6-week experiments. Probabilities of $P < 0.05$ are presented

	Between subjects						Within subjects			
	N	F	S	NxF	NxS	FxS	NxFxS	T	NxT	FxT
>500µm	0.02	0.005	-	-	-	-	-	<0.0001	0.04	0.05
500-201µm	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-	-
200-101µm	0.005	-	-	-	-	-	-	-	-	-
100-53µm	<0.0001	0.0046	0.021	0.056	-	-	-	-	-	0.0002

Fig. 6: Ash free dry weight (mg AFDW.l⁻¹) of seston for the different treatments according to size fractions. Error bars represent the standard deviation of the mean of the replicate enclosures, for the 6-week period and the integrated water column (n=36).



Fish addition reduced by 75% ($P=0.005$) the $>500\ \mu\text{m}$ fraction, whereas the same treatment increased by 7% ($P=0.004$) the $100\text{-}53\ \mu\text{m}$ fraction, relative to control (C). The $100\text{-}53\ \mu\text{m}$ fraction was also influenced by the interactive effects of fish and nutrients (NxF) increasing by 2.6 times, relative to the control. Statistically, however, this increase was only marginally significant ($P=0.056$).

Time and its interactions with the treatment variables had little effect on limnoplankton biomass with the exception of the $>500\ \mu\text{m}$ fraction which generally varied significantly throughout the 6-week period ($P<0.0001$) and more especially in the fertilized enclosures ($P=0.04$) and the fish enclosures ($P=0.05$).

Phytoplankton biomass

Manipulations had an effect on total phytoplankton biomass and chl. *a*. Total phytoplankton biomass was significantly higher with nutrient additions ($P=0.046$) but not influenced by fish addition ($P=0.575$) (Table 4, Fig. 7). The vertical distribution of phytoplankton biomass was greatly different among strata (S) ($P=0.0002$) with maxima in the epilimnion for the fertilized enclosures (N and NF), in the metalimnion (L and F) and in the hypolimnion in the control (C) (Fig. 4). Differences between strata were influenced positively by nutrients ($P=0.0006$) and marginally by fish ($P=0.064$). The significant NxS interaction was consistent with the vertical profile in nutrient concentration.

A similar response to treatments was observed for chl. *a* concentrations for the integrated water column (Table 4). Chl. *a* concentrations were also significantly different among strata ($P<0.0001$) with a distribution similar to the one of biomass. Differences were significant for both the addition of nutrients ($P<0.0001$) and fish ($P=0.03$). R-ANOVA analyses on chl. *a* data from the epilimnion indicated positive significant effects of nutrient addition ($P<0.0001$), fish addition ($P=0.02$) and of the interaction term (NxF) ($P=0.04$). Both phytoplankton biomass and chl. *a* vertical distribution were consistent with the profile in nutrient concentration. More precisely, TP was positively correlated to phytoplankton biomass ($R=0.72$, $P=0.0021$) and chl. *a* concentrations ($R=0.77$, $P<0.0006$).

Phytoplankton biomass was positively correlated with rotifer biomass ($R=0.57$; $P=0.001$) (Fig. 8) considering all the treatments together. Because treatments were significantly different among strata, correlation were calculated for mean values at each stratum during the 6-week period only. When nutrients added (N and NF) were considered only, the relationship between phytoplankton and rotifers was even stronger ($R=0.93$; $P=0.0001$). Correlations between phytoplankton and other zooplankton functional groups were not significant.

Changes in phytoplankton composition are presented in Appendix II. Chrysophyta and Cryptophyta taxa dominated the phytoplankton composition in the control (C) and the fish (F) enclosures. In the fertilized enclosures (N and NF) Chlorophyta accounted for 70-80% of the phytoplankton biomass.

Ciliates

We found a lag of 2-weeks after sampling started in the ciliates response to treatments. In consequence, results presented correspond to a 4-week period. Ciliates were more abundant in the fish enclosures (F and NF) than in the others enclosures (C and N) or in the lake (L) (Fig. 9). The fish treatment induced an increase in ciliate abundance by 1.4 times ($P= 0.004$) compared to control (C) while the effect of nutrients additions and interactions between treatments were not statistically significant (Table 4). The lowest abundance was observed in the nutrient (N) enclosures and maximum value was observed in the nutrient-fish (NF) enclosures. Biomass calculated from biovolume measurements were also affected by fish addition with a 2.7 times increase ($P=0.023$) in the fish (F) enclosures compared to (C). As for abundance, ciliates biomass was positively, but not significantly, affected by nutrients only when fish were present. Vertical distribution of both ciliates abundance and biomass was not different among strata (S) (Table 4). Also, no significant result were found with interactions between factors or time effects for both were not significant.

Ciliates composition for each enclosure is presented in Appendix III. All enclosures were dominated by Prostomatida and did not changed significantly with treatments.

Table 4: Results of three-factor RMANOVA on $\log(x+1)$ transformed ciliates (4 weeks) and phytoplankton (6 weeks) data. *: differences in chl. *a* were determined using a three-factors ANOVA on seasonal mean $\log(x+1)$ data, in order to correct for missing values and outliers.

	Between subject										Within subject		
	N	F	S	NxF	NxS	FxS	NxFxS	T	NxT	FxT			
Ciliates abundance (nb.l ⁻¹)	-	0.004	-	-	-	-	-	-	-	-			
Ciliates biomass (µgC.l ⁻¹)	-	0.023	-	-	-	-	-	-	-	-			
Phytoplankton biomass (µgC.l ⁻¹)	0.046	-	0.0002	-	0.0006	0.064	-	-	-	-			
Chl. <i>a</i> *	<0.0001	-	0.03	-	<0.0001	0.03	-	-	-	-			
Chl. <i>a</i> - epilimnion *	<0.0001	0.02	-	0.04	-	-	-	-	-	-			

N, nutrient; F, fish; S, strata; T, time.

Fig. 7: Phytoplankton biomass (A) and chl. *a* (B and C) concentrations for the different treatments. A and B: Error bars represent the standard deviation of the mean of replicate enclosures, for the 6-week period and the integrated water column (n=36). C: Error bars represent the standard deviation of the mean of replicate enclosures for the 6-week period, for the epilimnion. (n=12).

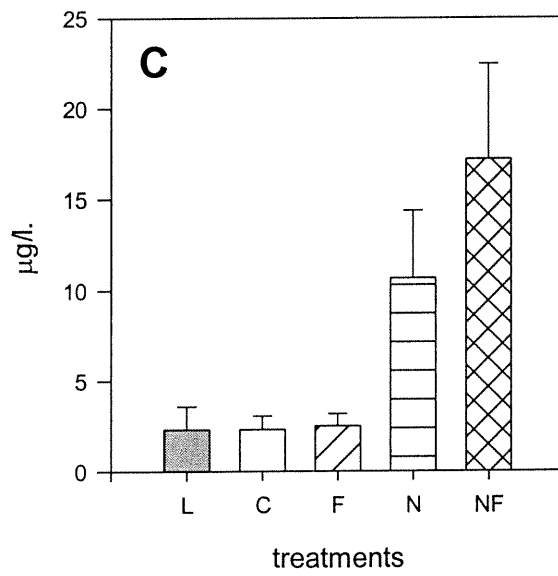
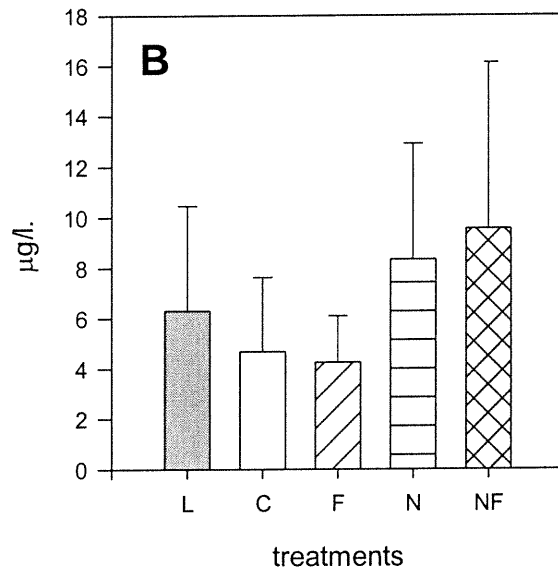
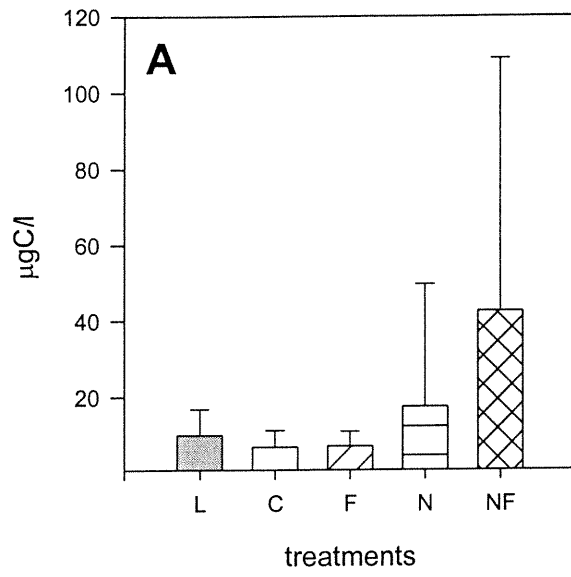


Fig. 8: Total phytoplankton biomass vs. rotifers biomass observed for each enclosure and strata, averaged on time. Regression lines are presented for all enclosures (full line) and for fertilized enclosures (dotted line).

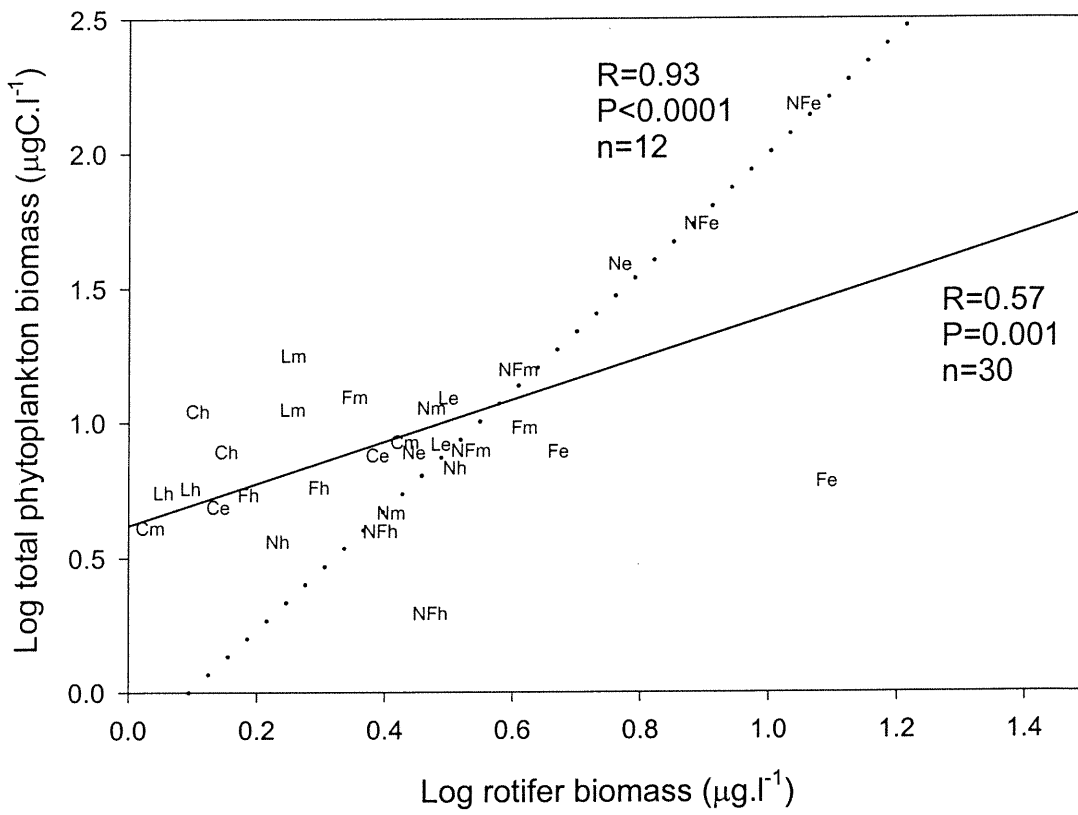


Fig. 9: Ciliates abundance and biomass for the different treatments. Error bars represent the standard deviation of the mean of replicate enclosures, for the 4-week period and the integrated water column (n=24).

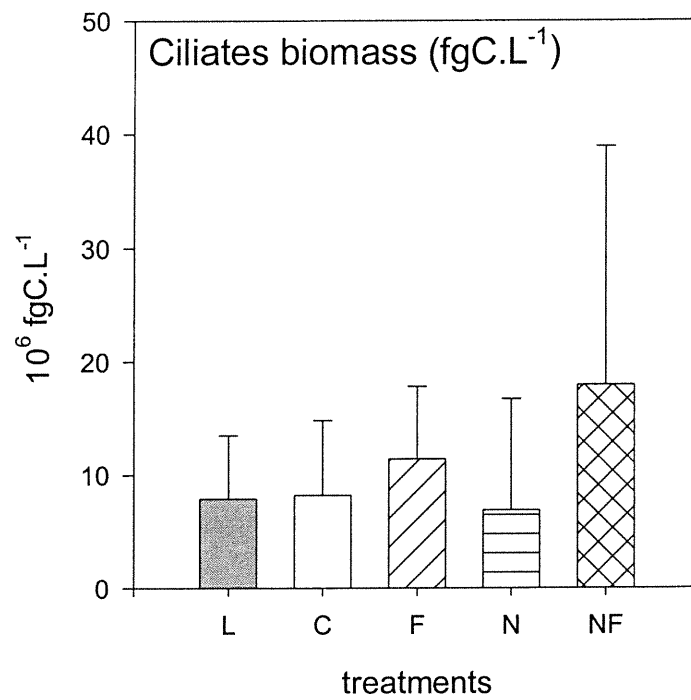
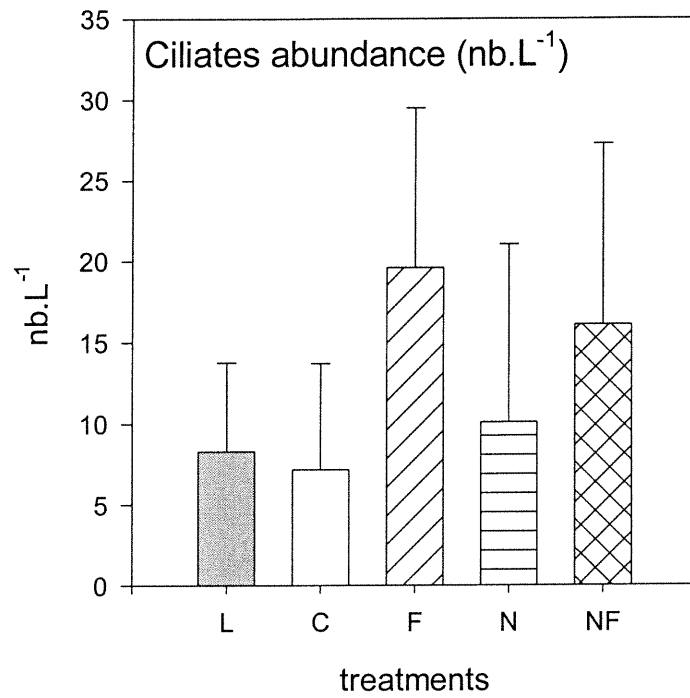
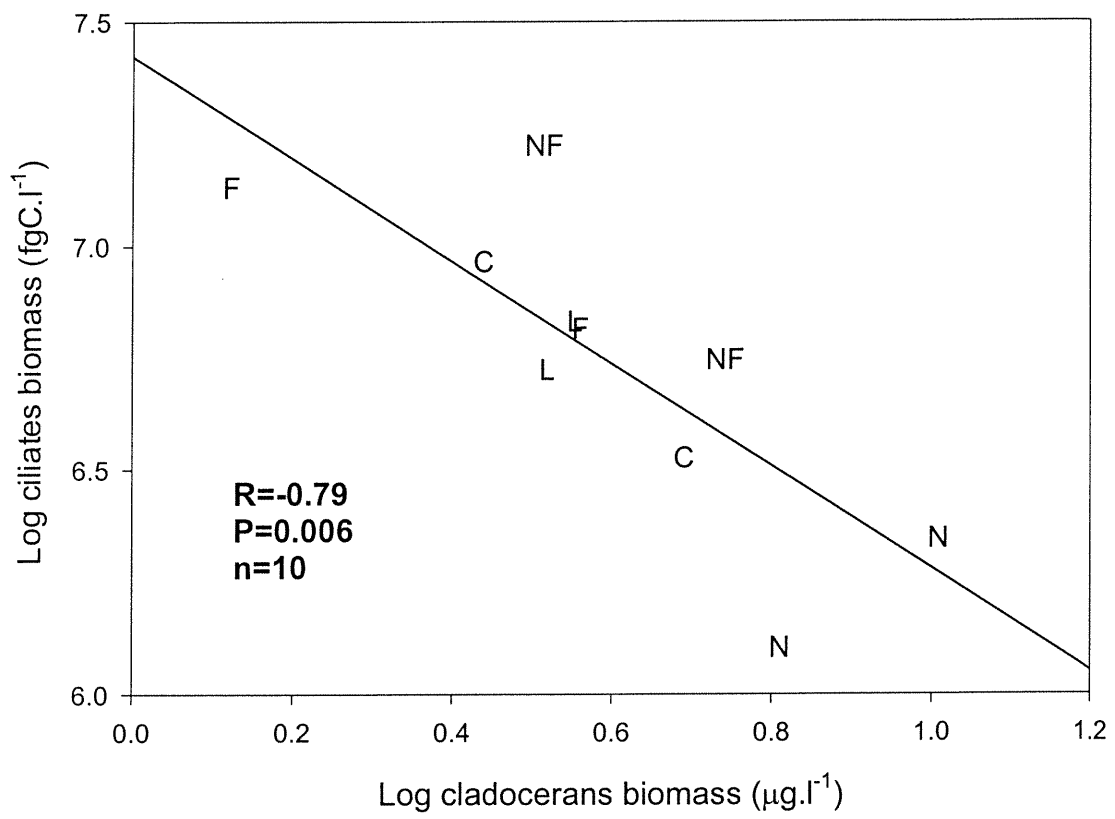


Fig.19: Total ciliate biomass vs. cladoceran biomass observed for each enclosure, on average for integrated water column, over a 4-week period.



A significant negative correlation was observed between ciliate and cladoceran biomass ($R=-0.79$; $P=0.006$) (Fig. 10) for the 4-week period considered for ciliates. Similar results were obtained on the 6-week sampling period comparing ciliates biomass to total zooplankton biomass ($R=-0.63$; $P=0.049$) and cladoceran biomass ($R=-0.70$; $P=0.022$).

Discussion

Nutrients and Fish effects on zooplankton:

We predicted that all zooplankton groups would increase with the addition of nutrients. Although total phosphorus and nitrate were significantly higher in fertilized enclosures, the results of this experiment showed that only short-lived (r-strategic species) cladocerans and rotifers communities increased with fertilization.

Although lower than in control (C) and fertilized (N, NF) enclosures, total zooplankton biomass was not significantly affected by the addition of fish (F). The lack of fish effect might be hidden by the variability between replicates who was possibly higher than the one due to treatment. Moreover, zooplankton was dominated by small size organisms (rotifers) in the fish enclosures which may have a relatively low influence on biomass measurement. The presence of fish resulted in a significant decrease in cladoceran biomass while rotifer biomass strongly increased (Table 2). This result had been observed in many previous studies (Mc. Queen *et al.*, 1986; Lazzaro *et al.*, 1992) and is consistent with the change in zooplankton size distribution: fish addition resulted in a switch in the size spectra of the community, from large to small organisms. This is showed by a significant decrease in the biomass of the limnoplankton $>500 \mu\text{m}$ (Fig. 6). Rotifer biomass was negatively correlated to cladoceran biomass up to a certain point ($10^{0.8} \mu\text{g.l}^{-1}$) after which rotifer biomass tended to increase with increasing cladoceran biomass (Fig. 5). The presence of large cladocerans such as *Daphnia* is generally related to a suppression in rotifer biomass through competition for food resources (Jack and Gilbert, 1994; Pace *et al.*, 1998). Whereas large rotifers compete for food, small rotifers may be suppressed by direct mechanical interference, i.e. ingested by cladocerans (Wetzel, 2001).

Surprisingly, our results suggest that rotifer biomass may increase with high cladoceran biomass (Fig. 5). Gilbert (1998a) suggested that rotifers are able to develop various defences from predators by changing their forms (spines, lorica) or their behaviour (escape), and this could explain our results. The increase in rotifers biomass might also be explained by rotifer taxonomic composition which was dominated by a large species, *Kellicottia longispina*. This species, which was more abundant when cladoceran biomass was high, is characterised by long spines which serve as a defence against predators because they are not inedible by other zooplankton organisms. As a consequence, the predator-prey relationship between cladocerans and rotifers might not only be the result of competition for food but may vary with taxonomic composition as rotifer species demonstrate variability in their vulnerability to crustacean predation.

Top-down effects from zooplankton to phytoplankton.

In our experiment, phytoplankton was mainly controlled by bottom-up effects rather than by top-down effects. This is supported by the strong significant results obtained with nutrient treatment and the much weaker results observed for the fish treatment. Total phosphorus and nitrate concentrations were positively correlated to phytoplankton biomass and chl. *a* which suggest that most TP was probably concentrated in algae content. The positive effect of nutrient on phytoplankton was also strongly influenced by depth. Since nutrients were added from the surface, maximum values in phytoplankton biomass and chl. *a* were observed in the epilimnion of the fertilized enclosures (N and NF).

Based on the suggestions made by previous studies, we hypothesised that fish additions would increase phytoplankton biomass through changes in zooplankton community (Shapiro and Wright, 1984; Carpenter et al., 1985; Proulx et al., 1996). Theoretically, by reducing the presence of large zooplankton organisms such as *Daphnia spp.*, phytoplankton should be released from grazing pressure and then increase according to nutrients resource (Dillon and Rigler, 1974). In opposition to this, fish additions had no effect on phytoplankton biomass and chl. *a* concentration in our experiments (Fig. 7), but a positive relationship (although not

significant) was found when nutrients and fish (NF enclosures) were present together. In the fertilized enclosures (N and NF), phytoplankton biomass and chl. *a* were high in the epilimnion whereas grazers were mainly in the meta- and hypolimnion. Since sampling was performed between 10h00 and 14h00, we are not able to affirm that grazing activity on phytoplankton would be more effective during the night, when cladocerans migrate to the upper layer of the water column. However, the fish treatment had a significant positive effect on epilimnetic chl. *a* which suggest the possible effect of grazers migration in the lake and the control (C) enclosures. Also, the positive effect of fish and nutrient loads (NF) on phytoplankton compared to the marginally significant effect of fish loading do suggest that grazing impact is more effective in nutrient rich systems than in nutrient limited systems.

The lack of a fish effect may be related to the size structure of the grazing community. Tessier et al. (2001) found that large-bodied daphniids are more capable to control phytoplankton abundance than smaller daphnids. In similar studies (Proulx et al., 1996; Marchessault and Mazumder, 1997; Vanni, 1987), large-bodied grazers such as *Daphnia middendorffiana* developed in enclosures without fish. In our experiment, daphnids were mainly represented by *Daphnia longiremis* which is not considered to be a large-bodied species. Although there was a strong decrease in cladoceran biomass in the fish enclosures, there was no significant correlation between phytoplankton and zooplankton. These contrasting results suggest that grazing activity might be able to affect significantly phytoplankton biomass only when large-sized grazers are present.

Interestingly, phytoplankton biomass was positively correlated to rotifer biomass, especially in fertilized enclosures (Fig. 8). Rotifers are reported to be relatively unselective, feeding on particles in the size range of 0.5 to 20 μm (Rothhaupt, 1992), according to size of the mastax (Pourriot, 1977). Rotifer species encountered in the fertilized enclosures were relatively small (*Conochilus unicornis*, *Keratella cochlearis*) as where the phytoplankton species (*Scenedesmus* sp.). In the non-fertilized enclosures, larger-sized rotifers were dominant (*Polyarthra* sp.) and phytoplankton was mostly composed of colonial species (*Uroglena* sp.) who may be less edible for rotifers. Ardnt (1993) found a negative impact of rotifers on food

resources, including micro-phytoplankton. In contrast, we found that rotifers were not limited by phytoplankton availability. The strong correlation obtained in the fertilized enclosures suggest that rotifers are able to take advantage of algae resource abundance without affecting its availability.

Also, small zooplankton are reported to be fast recyclers thereby increasing nutrient recycling rates (Peters and McIntyre, 1976; Taylor, 1984), especially in situations in which zooplankton biomass has been reduced by fish selectivity for larger zooplankton (Bartell, 1981). We suggest that, in eutrophic conditions, fish addition may contribute to the variance of phytoplankton biomass by increasing rotifer nutrient recycling. This is supported by the maximum values in phytoplankton, rotifer biomass, and limnoplankton 53-100 μm observed in the NF treatments (Figs 3, 6, and 7).

Top-down effects from zooplankton to ciliates.

In this experiment, ciliates were chosen to represent the protozoan compartment because they can contribute an important part of zooplankton biomass (Beaver and Crisman, 1989) and because they can serve as functional link in freshwater planktonic food chains by feeding on small algae and particulate matter, and providing macrozooplankton with larger-sized particles that can be more efficiently grazed (Wetzel, 2001; Porter *et al.*, 1979). We hypothesized that ciliate biomass would change according to the treatments through direct (nutrients abundance) and indirect (absence of competition with higher level) effects. Adrian *et al.* (2001) recently found a strong top-down effect of metazoans on ciliate community; they showed that cladoceran-dominated community can reduce ciliate growth rates to negative values, while in rotifer-dominated community, ciliate growth rate was always positive. In opposite, Mc. Queen *et al.* (1989) predicted a stronger bottom effect rather than top-down effect on this community because of its position at the base of the food-web. Our study gives more support to a top-down effect of fish and zooplankton on ciliate biomass than to bottom-up effect. In our experiments, only the addition of fish had a positive effect on ciliates. In fact, the lowest ciliate biomass was observed in the nutrients added enclosures despite the

fact that those enclosures had high nutrients concentration and phytoplankton biomass. However, ciliate biomass was maximum when both fish and nutrients were added. This was particularly true in the epilimnion which was characterized by a maximum in nutrient concentrations due to strong thermal stratification. In the literature, contrasting results have been found with relationships between nutrients and ciliates. Some studies have found that ciliates abundance increases with nutrients (Beaver and Crisman, 1982; Pace, 1986) whereas Marchessault and Mazumder (1997) found a decrease of epilimnetic ciliates after nutrients loading. They also suggested that ciliates response to nutrients may differ depending the absence of grazers such as *Daphnia*. Our results show a similar response for the entire water column. The increase in ciliate biomass in the N and NF enclosures corresponded to a decrease in cladoceran biomass and limnoplankton >500 µm biomass (Figs. 3, 6, and 9). Despite ciliate distribution was not significantly different among strata, we think that further analyses should be done to provide information on ciliate taxa vertical distribution in the water column. We suggest that ciliate response to nutrients may differ with taxonomic groups and with vertical distribution. Carrias et al. (1998) showed that ciliates vertical distribution varied according to their diet. Herbivorous species tend to be more abundant in the euphotic zone whereas bacterivorous species are more common in the cold aerobic hypolimnion. Although it is beyond the scope of this study, a full analysis of the changes in ciliates community should be done in order to determine treatments impacts according to vertical distribution.

Conclusions

In summary, we conclude that the addition of fish predators and nutrient had a strong effect on zooplankton community. *Daphnia* and rotifers were the main zooplankton organisms to be affected by treatments and also to induce changes further down the trophic chain. Particular attention should be given to describe the vertical distribution and taxonomic structure of each level of the food chain prior to deduct cascading effects. Our results suggest that zooplankton plays an important role in structuring planktonic communities through top-down effects extended to the

ciliate community. The strong effect of treatments on ciliates also suggest that grazers may have a higher impact on ciliates than on phytoplankton and in turn on microbial loop dynamic.

Acknowledgements

M. Hugues, D. Rochefort and M. Pelletier are acknowledged for their help in sampling and processing samples. We are grateful to E. Mangas and G. Méthot for advises in zooplankton taxonomy. C. Vis, A. Patoine, O. Perceval gave valuable comments on the manuscript. This study was supported by an NSERC grant to BPA and by a grant from Région Auvergne to JFC.

Appendix I.: Percentage of ciliate biomass per group found for each treatment (E: epilimnion, M: metalimnion and H: hypolimnion).

	Main taxa	Preferential depth	Lake (L)	Control (C)	Fish (F)	Nutrients (N)	Fish and nutrients (NF)
Cladocerans	<i>Daphnia longiremis</i>	H	27	28	22	39	19
Calanoids	<i>Leptodiaptomus minutus</i>	E/M	23	36	29	10	26
Cyclopoids	<i>Mesocyclops edax</i>	E/M	37	27	22	38	28
Nauplii		E/M/H	9	6	5	5	5
Rotifers	<i>Keratella cochlearis</i> , <i>Kellicotia longispina</i> , <i>Polyarthra vulgaris</i>	E	4	3	22	8	22

Appendix II. Percentage of phytoplankton biomass per group found for each treatment (E: epilimnion, M: metalimnion and H: hypolimnion).

	Main taxa	Preferential depth	Lake (L)	Control (C)	Fish (F)	Nutrients (N)	Fish and nutrients (NF)
Bacillariophyta	<i>Diatomophycée sp.</i> , <i>Synedra acus</i>	E	1.6	0.8	10.4	1.6	0.1
Chlorophyta	<i>Ankistrodesmus minutissimus</i> , <i>Coelastrum sphaericum</i> , <i>Scenedesmus sp.</i>	E	3.6	29.7	15.8	80.3	72.7
Chrysoophyta	<i>Uroglena americana</i> , <i>Chrysidalis sp.</i> , <i>Synura sp.</i>	M	54.5	39.2	28.0	3.9	7.6
Cryptophyta	<i>Rhodomonas minuta</i> , <i>Cryptomonas sp. "ovata"</i> , <i>Cryptomonas sp. "caudata"</i>	E/M/H	5.8	21.9	30.3	12.0	6.5
Cyanobacteria	<i>Merismopedia tenuissima</i> , <i>Coelosphaerium kuetzingianum</i>	E/M/H	31.9	5.8	10.4	0.3	0.2
Euglenophyta	<i>Trachelomonas sp.</i>	E	0.3	0.3	0.2	0.0	0.0
Pyrrophyta	<i>Peridinium sp.</i> , <i>Gymnodinium sp.</i>	E	2.3	5.2	5.0	1.9	12.9

Appendix III: Percentage of ciliate biomass per group found for each treatment (E: epilimnion, M: metalimnion and H: hypolimnion).

	Main taxa	Preferential depth	Lake (L)	Control (C)	Fish (F)	Nutrients (N)	Fish and nutrients (NF)
Prostomatida	<i>Urotricha</i> spp.	E/M/H	53.8	38.6	25.2	34.9	39.8
Oligotrichida	<i>Strombiliium humile</i> , <i>Halteria grandinella</i>	E/M	10.5	15.8	9.9	20.8	9.1
Gymnostomatida	<i>Mesodinium acarus</i>	M/H	10.1	9.5	25.3	23.4	12.9
Scuticociliatida	<i>Cyclidium</i> spp., <i>Uronema nigricans</i>	E/M/H	2.1	0.7	5.8	0.1	3.2
Peritrichida	<i>Vorticella natans</i> <i>Cyrtolophosis</i>	E/M	23.1	33.6	18.3	5.5	32.3
Other ciliates	<i>mucicola</i>	H	0.5	1.8	15.4	15.3	2.7

REFERENCES

Adrian, R., Wickham, S.A. and Butler, N.M. 2001. Trophic interactions between zooplankton and the microbial community in contrasting food webs: the epilimnion and deep chlorophyll maximum of a mesotrophic lake. *Aquatic Microbial Ecology* 24: 83-97.

Adrian, R. and Schneider-Olt, B. 1999. Top-down effects of crustacean zooplankton on pelagic microorganisms in a mesotrophic lake. *Journal of Plankton Research*, Vol. 21 no. 11 pp.2175-2190

Arndt, H. 1993. Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates). *Hydrobiologia*, 255/256, 231-246

Bartell, S.M. 1981. Potential impact of size-selective planktivory on phosphorus release by zooplankton. *Hydrobiologia* 80 :139-145

Beaver, J.R. and Crisman, T.L. 1989. The role of ciliated protozoans in pelagic freshwater ecosystems. *Microb. Ecol.* 17 :111-136

Beaver, J.R. and Crisman, T.L. 1982. Trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes. *Limnol. Oceanogr.* 27 :246-253

Bottrell, H.H., Duncan A., Glicwicz, Z.M., Grygierek, E., Herzig A, Hillbricht-Ilkowska A, Kurasawa H, Larsson P, Weglenska T. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.*, 24:419-456

Brandlova, J.Z., Brandl, and Fernando, C.H. 1972. The Cladocera of Ontario with remarks on some species and distribution. *Can. J. Zool.*, 50 :1373-1403

Brooks, J.L. 1957. The systematics of North American *Daphnia*. *Mem. Conn. Acad. Arts. Sci.* 13:1-180

- Burns, C.W. and Schallenberg, M., 1998. Impacts of nutrients and zooplankton on the microbial food web of an ultra-oligotrophic lake. *J. Plankton Res.*, 20, 1501-1525
- Burns, C.W. and Schallenberg, M., 1996. Relative impacts of copepods, cladocerans and nutrients on the microbial food web of a mesotrophic lake. *J. Plankton Res.*, 18 :683-714
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F. and Hodgson, J.R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience*, 35 :634-639
- Carrias, J.F., Amblard, C. and Bourdier, G. 1998. Seasonal dynamics and vertical distribution of planktonic ciliates and their relationship to microbial food resources in the oligomesotrophic Lake Pavin. *Archiv fur Hydrobiologie*. 143(2) :227-255
- Chengalath, R., Fernando, C.H. and George, M.G. 1971. The planktonic rotifera of Ontario, keys to genera and species. University of Ontario. 40 p.
- Cottingham, K.L and Schindler, D.E. 2000. Effects of grazer community structure on phytoplankton response to nutrient pulses. *Ecology*. 81(1) :183-200
- Dillon, P. J. and Rigler, F.H. 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr*, 19, 2112-2116
- Edmondson, W.T. 1959. *Fresh-water biology*. John Wiley and Sons Inc., New-York, 1248p
- Filion, J.M., Chain, P. and Futter, M. 1993. Cantilevering vertical tows reduce tow-line-induced zooplankton avoidance. *J. Plankton Res.* 15:581-587
- Finlay, B.J. 1977. The dependence of reproductive rate on cell size and temperature in freshwater ciliated protozoan. *Oecologia*. 30 :75-81
- Foissner, W. and Berger, H. 1996. *A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa,*

Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes, and waste waters, with notes on their ecology. *Freshwater Biol* 35:375-482

Gilbert, J.J. 1980. Feeding in the rotifer *Asplanchna* : Behavior, cannibalism, selectivity, prey defenses, and impact on rotifer communities. *In* W.C.Kerfoot, ed. *Evolution and Ecology of Zooplanktonic Communities*. Univ. Press New England, Hanover, NH. Pp158-172

Gilbert, J.J. 1998a. Kairomone-induced morphological defenses in rotifers. *Ecology and evolution of inducible defenses*. pp127-141

Gilbert, J.J. 1988b. Suppression of rotifer populations by *Daphnia* :A review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 33 :1286-1303

Hanson, L.A. and Carpenter, S.R. 1993. Relative importance of nutrient availability and food chain and community composition in phytoplankton. *Oikos*. 67 :257-263

Jack, J.D. and Gilbert, J.J. 1994. Effects of *Daphnia* on microzooplankton communities. *Journal of plankton research*, 16, 1499-1512

Lafond, M., Pinel Alloul, B. and Ross, P. 1990. Biomass and photosynthesis of size fractionated phytoplankton in Canadian Shield lakes. *Hydrobiologia*, 196, 25-38

Lazzaro, X. and Lacroix, G. 1995. Impacts des poissons sur les communautés aquatiques [Limnologie générale]; Chapitre 23, Masson, Paris

Lazarro, X., Drenner, R.W., Stein R.A. and Smith, J.D. 1992. Planktivores and plankton dynamics :effects of fish biomass and planktivore type. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 49 :1466-1473

Legendre, L. and Watt, L.D. 1971-1972. On a rapid technique for plankton enumeration. *Ann. Inst. Oceanogr, Paris*, XLVIII (2), 173-177

Malley, D.F., Lawrence, S.G., MacIver, M.A. and Findlay, W.J. 1989. Range of variation in estimates of dry weight for planktonic crustacea and Rotifera from temperate North American Lakes. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1666, iv + 49 p.

Marchessault, P. and Mazumder, A. 1997. Grazer and nutrient impacts on epilimnetic ciliate communities. *Limnol. Oceanogr.*, 42, 843-900

Marty, J., Pinel-Alloul, B. and Carrias, J.F. 2001. Predation and nutrients impacts on planktonic microbial food webs. *Revue des Sciences de l'Eau* (in press).

Masson, S. and Pinel-Alloul, B. 1998. Spatial distribution of zooplankton biomass size fractions in a bog lake: abiotic and (or) biotic regulation ? *Can. J. Zool.* 76:805-823

Mazumder, A., Mc Queen, D.J., Taylor, W.D. and Lean, D.R.S. 1990. Effects of fish and plankton on lake temperature and mixing dept. *Science*. 247, 312-315

Mc Queen, D.J., Johannes, M.R.S., Post, J.R., Stewart, T.J. and Lean, D.R.S. 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecol. Monogr.* 59 :289-309

McQueen, D.J., Post, J. R. and Mills, E.L. 1986. Trophic relationship in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43:1571-1581.

Nusch, E. A. 1980. Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 14: 14-36

Pace, M.L., Cole, J.J. and Carpenter, S.R. 1998. Trophic cascades and compensation : Differential responses of microzooplankton in whole-lake experiments. *Ecology*. 79(1), pp.

138-152

Pace, M.L. 1986. An empirical analysis of zooplankton community structure across lake trophic gradients. *Limnol. Oceanogr.* 31:45-55

Peters, R.H. and MacIntyre, S. 1976. Orthophosphate turnover in East African Lakes. *Oecologia.* 25 :313-319

Porter, K.G., Pace, M.L. and Battey, J.F. 1979. Ciliates protozoans as links in freshwater planktonic food chains. *Nature.* 277 :563-565.

Post, J.R. and McQueen, D.J. 1987. The impact of planktivorous fish on the structure of a plankton community, *Freshwater Biology*, 17, 79-89.

Pourriot, R. 1977. Food and feeding habits of Rotifera. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 8 :243-260

Proulx, M., Pick, F.R., Mazumder, A., Hamilton, P.B. and Lean, D.R.S. 1996. Effects of nutrients and planktivorous fish on the phytoplankton of shallow and deep aquatic systems. *Ecology.* 77(5) pp. 1556-1572.

Putt, M. and Stoecker, D.K. 1989. An experimentally determined carbon: Volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 34 :1097-1103.

Rothhaupt, K.O. 1992. Population growth rates of two closely related rotifer species : Effects of food quantity, particule size and nutritional quality. *Freshwat. Biol.* 23 :561-570

Sarnelle, O. 1997. Daphnia effects on microzooplankton: comparisons of enclosure and whole-lake responses. *Ecology* 78:913-928

SAS Institute Inc. 1996. JMP Start Statistics, a guide to statistical and data analysis using JMP and JMP IN®Software.

Shapiro, J. and Wright, D.I., 1984. Lake restoration by manipulation. Round Lake, Minnesota-the first two years. *Freshwat. Biol.* 14 :371-383

Sime-Ngando, T. and Groliere, C.A. 1991. Effets quantitatifs des fixateurs sur la conservation des ciliés planctoniques d'eau douce. –*Arch. Protistendk.* 140:109-120.

Smith, K. and Fernando, C.H. 1978. A guide to the freshwater calanoid and cyclopoid copepod crustacea of Ontario. University of Waterloo. Biology Series.74 p.

Stemberger, R.S. 1979. A guide to rotifers of the Laurentian Great Lakes. EPA 600. Environmental Monitoring and Support Laboratory. University States. Environmental Protection Agency. 185 p.

Sternler, R.W. 1989. The role of grazers on phytoplankton succession. In *Plankton ecology-succession in plankton communities*, U. Sommer (ed.) Berlin, Springer-Verlag, p107-169

Taylor, W.D. 1984. Phosphorus flux through epilimnetic zooplankton from Lake Ontario :relationship with body size and significance to phytoplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41 :1702-1712.

Tessier, A.J. and Bizina, E.V. 2001. Grazers-resource interactions in the plankton: Are all daphniids alike ? *Limnology and Oceanography.* 46(7), 1585-1595

Tzaras, A., Pick, F.R., Mazumder, A. and Lean, D.R.S. 1999. Effects of nutrients, planktivorous fish and water column depth on components of the microbial food web. *Aquatic Microbial Ecology* 19:67-80.

Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung des quantitativen Phytoplankton-

methodik. Mitt int. Ver. Limnol., 9, 1-38

Vanni, M.J. 1987. Effects of nutrients and zooplankton size on the structure of a phytoplankton community. Ecology. 68 :624-635.

Vanni, M.J. and Finlay, D.L. 1990. Trophic cascades and phytoplankton community structure. Ecology. 71 :921-937.

Watson, S., McCauley, E. and Downing, J.A. 1992. Variation in algal community structure with enrichment. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 49: 2605-2610.

Wetzel, R.G. 2001. Limnology : Lake and River Ecosystems, third edition. Academic Press.

Wickham, S.A. 1998. The direct and indirect impact of *Daphnia* and *Cyclops* on a freshwater microbial food web. J. Plankton Res. 20 :739-755

Chapitre 2

EFFET DE LA PRÉDATION ET DES NUTRIMENTS SUR LES RÉSEAUX MICROBIENS PLANCTONIQUES

PREDATION AND NUTRIENTS IMPACTS ON PLANKTONIC MICROBIAL FOOD WEBS

Article accepté pour publication dans “La Revue des Sciences de l’Eau”

Marty J.¹, Pinel-Alloul B.¹ et Carrias J.F.²

¹ Groupe de Recherche Interuniversitaire en Limnologie et en Environnement Aquatique (GRIL), Département des sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada.

et

² Laboratoire de Biologie des Protistes, Université Blaise Pascal (Clermont II), UMR 6023 CNRS, Les Cézeaux, 63177 Aubière Cedex, France.

Résumé

Les effets de l'ajout de nutriments et de poissons planctonophages sur le réseau trophique microbien (protozoaires, phytoplancton, zooplancton) ont été évalués lors d'une étude expérimentale utilisant des enclos de grande taille (8 m. diam., 12 m. prof.), placés dans un lac humique du Bouclier Canadien. Un plan factoriel avec 4 traitements, C (contrôle), N (ajout de nutriments), P (ajout de poissons planctonophages) et NP (ajout de nutriments et poissons) a été appliqué. L'abondance et la biomasse du zooplancton (Rotifères, Cladocères, Copépodes), des Protozoaires Ciliés et du phytoplancton (Chl. *a*) ont été déterminées pendant 6 semaines dans chaque strate (épi- et métalimnion). La présence de poissons planctonophages a entraîné une baisse de la biomasse du zooplancton de grande taille (Cladocères), mais a favorisé le développement du zooplancton de petite taille (Rotifères). La diminution de biomasse des Cladocères dans les enclos avec poissons s'associait avec une hausse de l'abondance des Protozoaires Ciliés et du phytoplancton pour les enclos NP. L'ajout de nutriments a augmenté la biomasse des Cladocères, des Ciliés et du phytoplancton qui présentait une tendance monospécifique. L'étude a montré que dans un lac humique riche en carbone organique dissous, les nutriments ne sont pas le seul facteur déterminant la structure des communautés microbiennes. Celles-ci subissent également les effets en cascade de la prédation des poissons planctonophages situés au sommet de la chaîne alimentaire.

Mots clés: prédation, nutriments, zooplancton, Ciliés, chaîne trophique, biomanipulation

Abstract

An experimental study was conducted using large enclosures (8 m. diam., 12 m. depth.) set up in a humic lake on the Canadian Shield to determine the effects of nutrients and planktivorous fish on the microbial food web (protozoans, phytoplankton and zooplankton). A four treatments factorial design was applied as following: C (control), N (nutrients), P (planktivorous fish) and NP (nutrients and fish). Zooplankton, ciliate and phytoplankton abundance and biomass were measured for six weeks in the epi-, meta- and hypolimnion. In the fish enclosure, the decrease of cladoceran biomass produced an increase in ciliate abundance and phytoplankton biomass when both fish and nutrients were present. Nutrient loading increased the biomass of cladocerans, phytoplankton and ciliates. This study showed that, in humic lakes, the microbial community is regulated not only by nutrients, but top-down effects, via fish predation, must also be considered.

Key words: predation, nutrients, zooplankton, ciliates, trophic chain, biomanipulation.

Introduction

Depuis quelques années, de nombreuses études ont décrit les relations trophiques reliant les organismes de la chaîne trophique dite classique (poisson-zooplancton-phytoplancton-nutriments) et les organismes protozoaires rassemblés au sein de la boucle microbienne (FENCHEL, 1987; PORTER *et al.*, 1988). Dans les lacs humiques oligotrophes, le compartiment microbien a un rôle primordial dans le recyclage de la matière organique et dans le relargage des ressources nutritives disponibles aux producteurs primaires (AZAM *et al.*, 1983). Ces réseaux trophiques seront donc très sensibles à la présence de nutriments et de consommateurs qui auront des effets directs (ex: prédation) et indirects (ex: excrétion, compétition) sur la boucle microbienne.

On a souvent étudié les effets de la prédation et des nutriments sur le zooplancton et le phytoplancton mais très peu de travaux font le lien avec les organismes protozoaires qui peuvent pourtant représenter une forte proportion de la biomasse planctonique (PACE et ORCUTT, 1981). De plus, les groupes taxinomiques ou fonctionnels du zooplancton sont rarement considérés dans ces études. Par exemple, *Daphnia* est l'espèce couramment utilisée dans les modèles d'interaction trophique (MAZUMDER *et al.*, 1990; JÜRGEN, 1994) alors que d'autres Cladocères (*Bosmina*, *Ceriodaphnia*), les Copépodes et les Rotifères sont aussi reportés comme des prédateurs des protozoaires mais demeurent peu étudiés (BURNS et GILBERT, 1993; WICKHAM, 1995; JÜRGENS *et al.*, 1996; ARNDT, 1993).

Le but de cette étude est de déterminer l'effet de la prédation et de l'ajout de nutriments sur plusieurs compartiments des réseaux planctoniques (phytoplancton, zooplancton et protozoaires Ciliés) afin de mieux comprendre les effets relatifs des facteurs bottom-up (nutriments) et top-down (prédateurs zooplanctoniques) sur la boucle microbienne et, en particulier, les interactions avec les Ciliés. D'une part, il est reconnu que l'ajout de nutriments accroît la biomasse du phytoplancton (DILLON et RIGLER, 1974) et des organismes microbiens (BURNS et SCHALLENBERG, 1998) et indirectement celle du zooplancton filtreur. D'autre part, l'ajout de poissons planctivores a pour effet de diminuer la biomasse du zooplancton de grande taille (LAZZARO et LACROIX, 1995). Cette baisse devrait favoriser les Ciliés qui subissent alors une intensité de prédation moindre (MARCHESSAULT et MAZUMDER, 1997). Un ajout

combiné de nutriments et de prédateurs devrait induire une augmentation de l'abondance des Ciliés moins sujets à des pertes par prédation et à la compétition pour les ressources nutritives (PACE et FUNKE, 1991).

Matériel et méthodes

Site d'étude

Le lac Croche (superficie: 4,82 ha, profondeur moyenne: 6m) est un lac humique oligotrophe du Bouclier Canadien, situé à 80 km. au nord de Montréal (Québec) sur le territoire de la Station de Biologie des Laurentides de l'Université de Montréal (74°00 N., 45°59 W.). Il est caractérisé par une stratification thermique très marquée de la fin juin à la mi octobre (épilimnion: 0-3 m, métalimnion: 3-7 m, hypolimnion: 7-12 m), un pH moyen de 7 et une concentration moyenne en phosphore total de $10 \mu\text{g l}^{-1}$ en période estivale. Une description détaillée des caractéristiques morphologiques et physiques du lac a été présentée par LAFOND *et al.* (1990).

Bio-manipulation des enclos

Le système expérimental comprenait une série de 8 enclos disposés en plan factoriel 2x2. La bio-manipulation consistait à changer la structure du zooplancton par ajout de poissons planctonophages et à enrichir le milieu en éléments nutritifs par ajout de phosphore et d'azote. Chaque enclos était formé d'un tube en polyéthylène renforcé de 8 m. de diamètre et ouvert sur les sédiments à 12 m. de profondeur. Un anneau de mousse en polyuréthane en surface et des chaînes d'ancrage en profondeur maintenaient l'enclos dans une forme cylindrique de volume proche de 600 m^3 .

Les enclos étaient disposés en duplicats et selon 4 traitements: contrôle (C) (pas d'ajout de nutriments, pas d'ajout de poissons), ajout de nutriments (N), ajout de poissons (P), ajout de poissons et de nutriments ensemble (NP). Les nutriments (12,57 g de NaNO_3 + 0,96 g de H_3PO_4 par enclos et par semaine) ont été ajoutés sur une période de 10 semaines, avec un rapport N/P de 13/1, ce qui correspond aux concentrations de nutriments et aux rapport N/P rencontrés dans les lacs eutrophes des régions tempérées (MAZUMDER et HAVENS, 1998). Les poissons planctonophages utilisés étaient une

espèce hybride de Cyprinidés, le méné à ventre rouge (*Phoxinus eos* et *Ph. neogaeus*). La biomasse de poisson ajoutée par enclos correspondait à 5 g. de poids sec par m² (≈100 poissons de 6-8 cm de long par enclos), ce qui est suffisant pour observer des effets de prédation sur la communauté zooplanctonique (POST et McQUEEN, 1987).

Échantillonnage

Les enclos et le lac ont été échantillonnés hebdomadairement durant une période de 6 semaines, à trois profondeurs (épilimnion: 3m., métalimnion: 5m. et hypolimnion: 8m.).

Le zooplancton, prélevé à l'aide d'un filet à contre levier d'ouverture de maille de 53 µm. (FILION et al., 1993), était anesthésié à l'aide d'eau carbonatée puis fixé dans une solution de formaldéhyde à 4%. Un sous échantillon (5 à 10 ml.), comprenant un minimum de 250 organismes, a été analysé à l'espèce à l'aide d'une cellule rotative de comptage de type Ward. Les comptages pour chaque espèce ont été transformés en densité (nb. ind./litre) puis en biomasse (mg.l⁻¹) à l'aide d'équations de régression longueur-poids (PINEL-ALLOUL *et al.* 1990; MALLEY *et al.*, 1989; BOTTREL *et al.*, 1976), puis calculés pour les grands groupes taxinomiques (Cladocères, Calanoïdes, Cyclopoïdes et Rotifères).

Les mesures de chlorophylle *a* ont été faites en suivant la méthode de NUSCH (1980) qui consiste en une extraction à partir d'éthanol chaud et une lecture par spectrophotométrie. Les cellules algales ont été fixées au Lugol 1% puis dénombrées en utilisant la méthode d'UTERMÖHL (1958) modifiée par LEGENDRE et WATT (1971, 1972). Les données de biomasse de phytoplancton ont été calculées à partir du biovolume moyen d'une centaine d'organismes de chaque espèce en considérant que 10⁶ µm.³ = 1 µg. de poids sec.

Pour les Ciliés, les échantillons (230 ml) ont été fixés au chlorure de mercure (2,5% final) puis conservés à l'obscurité à une température de 4°C. Pour chaque échantillon, une centaine d'organismes a été observée au microscope inversé puis déterminée au genre, voir à l'espèce, à l'aide de clés taxinomiques (FOISSNER, 1994). Pour chaque espèce de protiste cilié, un biovolume moyen a été estimé en mesurant une cinquantaine de cellules et en assimilant celles-ci à des formes géométriques. Pour

l'estimation des biomasses, le facteur de conversion proposé par PUTT et STOECKER (1989) a été utilisé, à savoir $1 \mu\text{m}^3=190 \text{ fgC}$.

Analyse statistique

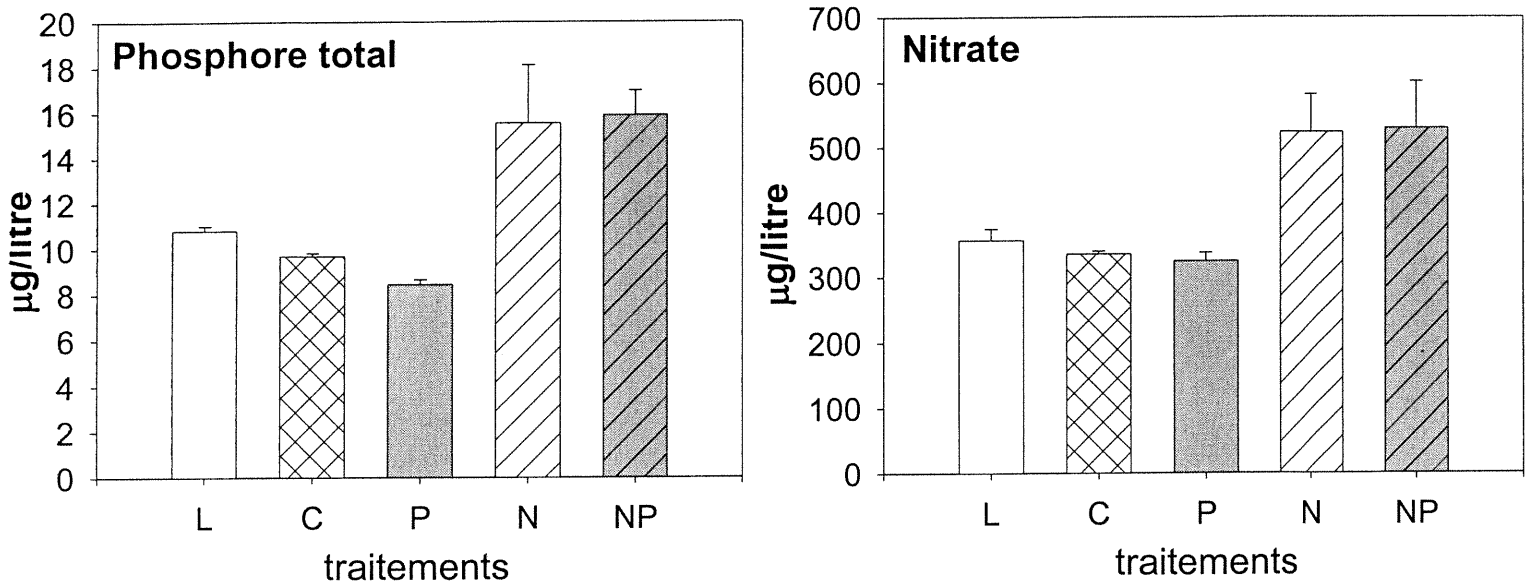
Une analyse de variance à mesures répétées (RM-ANOVA) a été appliquée afin d'évaluer les effets des traitements tout en tenant compte du fait que les observations n'étaient pas indépendantes l'une de l'autre sur les 6 semaines d'échantillonnage. Le modèle considérait 2 variables (poissons, nutriments) à deux niveaux chacune (présence versus absence), ainsi que l'interaction poissons-nutriments. Les effets inter-enclos sont ceux dus à l'ajout de nutriments (N) ou de poissons planctonophages (P) et à leur interaction (NP). Afin de satisfaire aux exigences de normalité des résidus et d'homoscédasticité, les données ont été préalablement transformées en $\log(x+1)$. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sur JMP 3.2.6 (SAS INSTITUTE Inc.1999).

Résultats et discussion

Nutriments

L'ajout de nutriments a augmenté significativement les concentrations de phosphore total (PT) ($P=0,0005$) et de nitrate (N) ($P<0,0001$) dans la colonne d'eau (*figure 1, tableau 1*). La concentration moyenne de PT et N dans les enclos fertilisés était respectivement de $15,6 \mu\text{g.L}^{-1}$ et $526,3 \mu\text{g.L}^{-1}$, ce qui correspondait à des concentrations au moins 50% supérieures à celles des enclos non fertilisés. La comparaison des enclos non enrichis (C et P) avec le lac (L) montre que l'on a moins de TP et N dans les enclos contrôle (C) et avec poissons (P), avec des minimums de $8,4 \mu\text{g.L}^{-1}$ en PT et $324,5 \mu\text{g.L}^{-1}$ en N pour les enclos P. Ceci suggère un isolement des enclos vis-à-vis des apports extérieurs en nutriments provenant du bassin versant. Il n'y a pas d'effet significatif de l'ajout de poissons (P) ou de l'interaction (NP) sur les changements observés dans les concentrations de nutriments entre les différents enclos (*tableau 1*).

Fig. 1: Moyennes et écart-types des concentrations en phosphore total et en nitrates, en fonction des traitements.



Effets des nutriments et des poissons sur le phytoplancton

L'ajout de nutriments a conduit à une augmentation significative de la biomasse phytoplanctonique, mesurée à partir de la Chl. *a* ($P=0,008$) (figure 2, tableau 1). Les concentrations de Chl *a* variaient de $4,2 \mu\text{g.L}^{-1}$ pour les enclos non-enrichis (C et P) à $8,1 \mu\text{g.L}^{-1}$ pour les enclos avec nutriments (N et NP), soit une augmentation de 50 % en fonction du traitement N. Dans les enclos avec poissons (P), il n'y a pas eu de changements dans la concentration de Chl *a*. ($P=0,734$) alors que, en présence de nutriments et de poissons (NP), une augmentation significative est observée ($P=0,051$).

Les données de biomasse du phytoplancton pour l'épilimnion, déterminées en microscopie, montrent des résultats semblables à ceux obtenus pour la Chl. *a* dans la colonne d'eau entière (figure 2, tableau 1). Pour les 6 semaines d'échantillonnage, la biomasse de phytoplancton épilimnétique la plus élevée se trouvait dans les enclos NP et N. En moyenne, la biomasse algale épilimnétique pour le traitement NP était environ 3 fois plus élevée que pour le traitement N et 20 fois plus élevée que celle des enclos contrôle (C). Les données par groupes taxinomiques d'algues montrent que l'ajout de

nutriments induit un développement massif des chlorophycées qui représentaient plus de 50% de la biomasse totale du phytoplancton (traitements N et NP confondus).

Ces résultats montrent que le phytoplancton est principalement régulé par des effets de type bottom-up et beaucoup moins par des effets top-down dans les milieux enrichis, où l'absence de brouteurs permet un développement algal important. Ceci suggère que la présence de nutriments favorise des espèces phytoplanctoniques facilement ingérables par les organismes brouteurs. L'absence d'effet descendant dans les enclos non enrichis s'explique par le fait que les organismes brouteurs sont naturellement peu nombreux dans les milieux oligotrophes comme celui de notre étude où la concentration estivale moyenne en Chl. *a* se situe autour de 3 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$.

Fig. 2: Moyennes et écart-types des concentrations en Chl. *a* et de la biomasse épilimnétique du phytoplancton (transformée en $\log(x+1)$), en fonction des traitements.

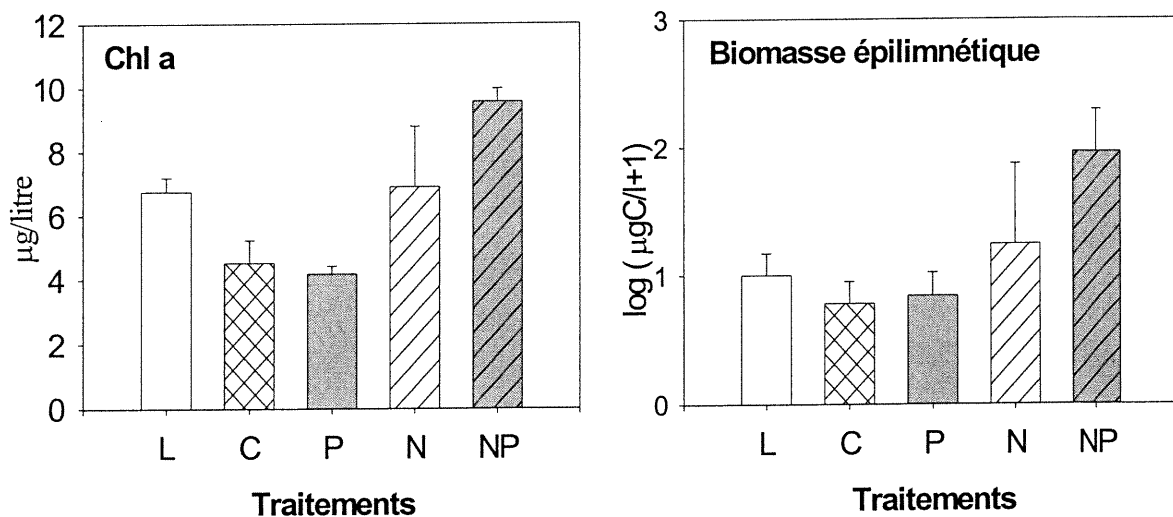


Tableau I: Résultats de l'analyse de variance en mesure répétée (RM-ANOVA) montrant les effets des traitements Poisson (P) et Nutriment (N) ainsi que leur effet interactif (NxP) sur les variables transformées en $\log(x+1)$. Les chiffres en indice de la statistique F représentent les degrés de liberté.

	P		N		P x N	
	F _{1,6}	P	F _{1,6}	P	F _{1,6}	P
Densité zooplancton total	4.542	0.077	3.104	0.128	0.197	0.672
Densité Cladocères	0.595	0.469	16.55	0.006	1.751	0.233
Densité Calanoïdes	0.093	0.769	0.04	0.847	0.28	0.615
Densité Cyclopoïdes	0.005	0.946	0.692	0.437	0.025	0.878
Densité Rotifères	14.883	0.008	0.884	0.383	1.639	0.247
Biomasse zooplancton total	0.59	0.471	2.179	0.19	0.257	0.629
Biomasse Cladocères	8.322	0.027	6.888	0.039	1.322	0.294
Biomasse Calanoïdes	0.212	0.66	0.074	0.794	0.475	0.516
Biomasse Cyclopoïdes	1.605	0.252	1.076	0.339	0.037	0.852
Biomasse Rotifères	15.405	0.007	0.146	0.715	0.008	0.93
Chl. <i>a</i>	0.126	0.734	14.64	0.008	5.877	0.051
Biomasse phytoplancton épi.	3.369	0.116	11.097	0.015	5.543	0.056
Abondance Ciliés	11.329	0.015	0.067	0.804	0.613	0.463
Biomasse Ciliés	8.07	0.029	25.893	0.002	9.143	0.023
	P		N		P x N	
	F _{1,26}	P	F _{1,26}	P	F _{1,26}	P
Phosphore total	0.201	0.657	15.884	0.0005	0.448	0.508
Nitrates	0.075	0.786	47.913	< 0.0001	0.253	0.618

Effets des nutriments et des poissons sur le zooplancton

L'ajout de poissons planctonophages et de nutriments a induit des changements dans la densité et la biomasse de certains groupes taxinomiques du zooplancton (*figure 3 et 4; tableau 1*). Le zooplancton du lac Croche est dominé par les Copépodes (50% de la biomasse) suivis des Cladocères (25%), des stades nauplii (13%) et des Rotifères (10%). L'ajout de poissons planctonophages a réduit significativement la biomasse des Cladocères ($P=0,027$) en éliminant les espèces de plus grande taille, soit *Daphnia catawba* et *Daphnia longiremis* (*figure 4*). A l'inverse, la densité et la biomasse des Cladocères étaient plus élevées en présence de nutriments ($P=0,006$ et $P=0,039$, respectivement). La densité moyenne des Cladocères était de $4,5 \text{ ind.L}^{-1}$ dans les enclos C et passait à 15 ind.L^{-1} dans les enclos N. Pour ces mêmes traitements, la biomasse des Cladocères doublait lors de l'ajout de nutriments. Des résultats similaires sont rapportés dans la littérature (JÜRGENS 1994) et confirment que les Cladocères sont fortement dépendants des effets top-down (effets des prédateurs) et bottom-up (abondance du phytoplancton permettant le développement des organismes brouteurs).

Pour les Rotifères, la présence de poissons planctonophages s'est traduit par une augmentation significative de leur densité ($P=0,008$) et de leur biomasse ($P=0,007$) (*tableau 1*). En densité moyenne, on trouvait 5 fois plus de Rotifères dans les enclos P et 16 fois plus dans les enclos NP que dans les enclos de contrôle (C). Ce groupe, dominé par *Keratella cochlearis*, *Polyartra vulgaris* et *Kellicotia longispina*, n'a pas répondu aux traitements dès la première semaine: l'augmentation des Rotifères n'était observable qu'à partir de la seconde moitié de la période d'échantillonnage. De plus, il n'y a pas d'effets significatifs de l'ajout de nutriments sur ces organismes (*tableau 1*). Ce résultat peut s'expliquer par une baisse des interactions de compétition pour les ressources nutritives, dans les enclos avec poissons, entre les Rotifères et les Cladocères brouteurs qui ont un taux de filtration plus élevé.

Les données pour les Calanoïdes et les Cyclopoïdes ne montraient pas de différences significatives entre les traitements, aussi bien en terme de biomasse que de densité. Les effets peuvent avoir été masqués par la forte variabilité inter-réplicats, notamment pour les biomasses des Cyclopoïdes qui montraient une tendance proche de celle des Cladocères.

Ces résultats montrent l'importance des effets descendants sur le zooplancton. Dans les milieux où la prédation est absente, la communauté zooplanctonique est dominée par des organismes brouteurs de grande taille de type *Daphnia*. Un changement dans l'intensité de prédation par les niveaux supérieurs modifie la structure de la communauté en favorisant les organismes de petite taille, tels que les Rotifères.

Effets des nutriments et des poissons sur les Ciliés

L'ajout de poissons planctonophages a augmenté l'abondance ($P=0,015$) et la biomasse ($P=0,029$) des Ciliés totaux (tableau 1). La figure 5 montre une augmentation de 50% de la densité des Ciliés totaux entre le contrôle C et les traitements P et NP de plus de 250% pour la biomasse. L'ajout de nutriments (N) n'augmente pas de façon significative la densité des Ciliés totaux ($P=0,804$) mais a un effet important sur leur biomasse ($P=0,002$), avec une interaction NP significative ($P=0,023$). Si on considère les différents groupes de Ciliés, on a observé que les traitements favorisaient le développement des Prostomatidés et des Scuticociliés.

Fig. 5: Moyennes et écart-types des densités et biomasses de Ciliés totaux (transformées en $\log(x+1)$), en fonction des traitements.

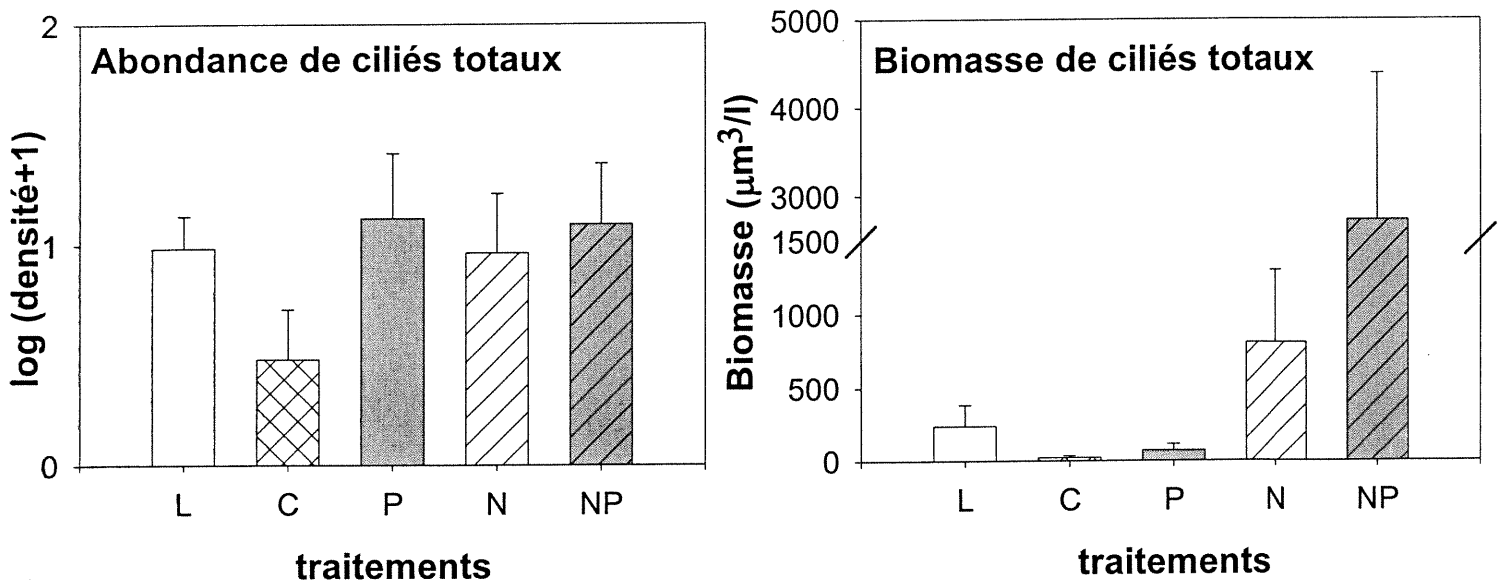
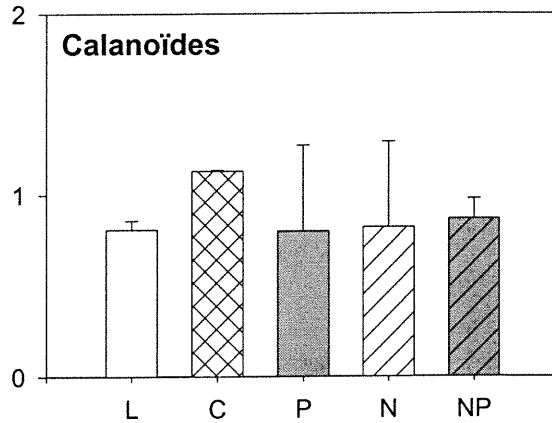
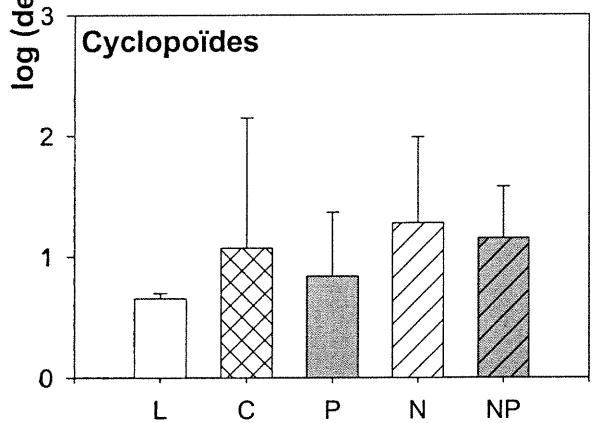
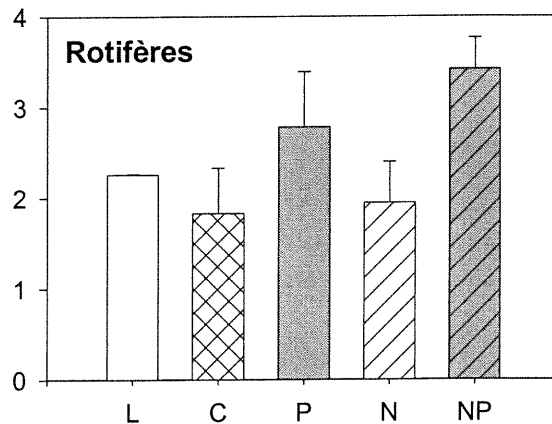
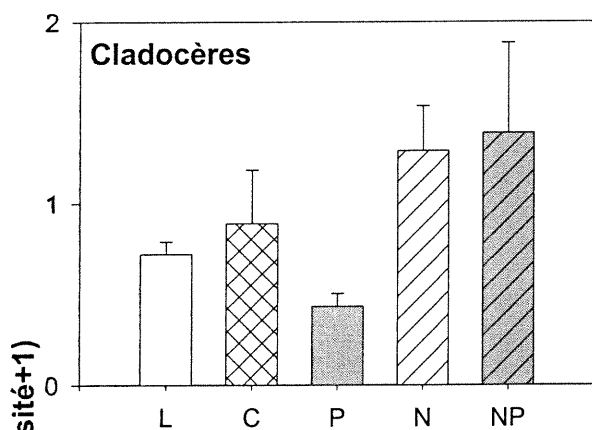
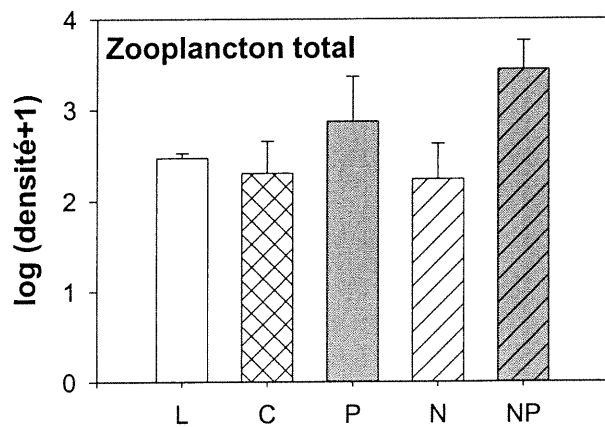
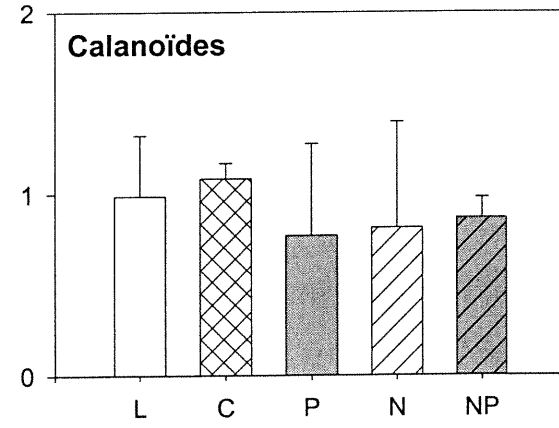
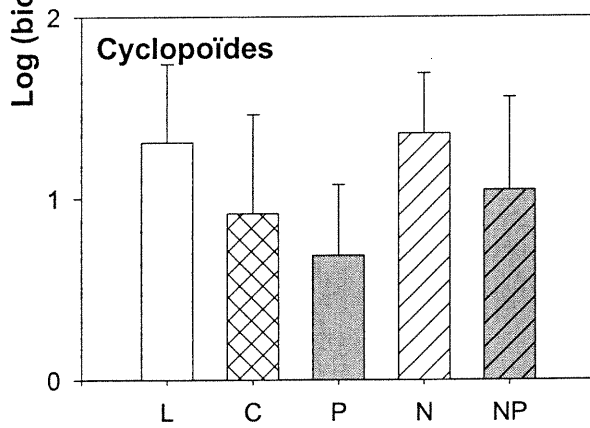
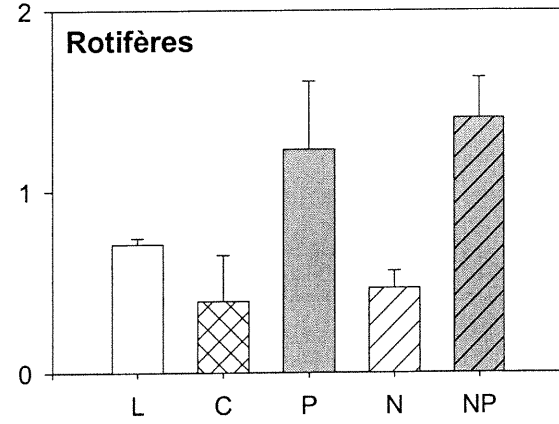
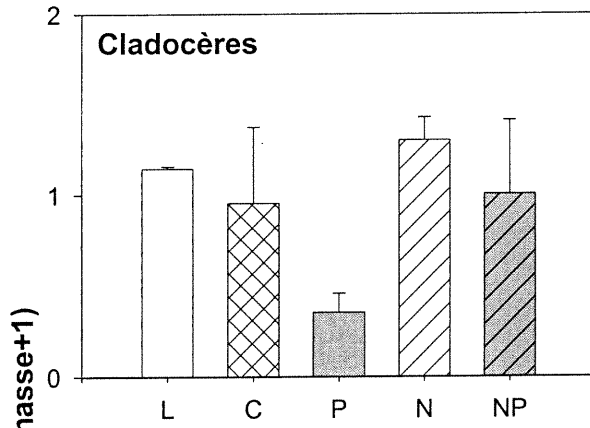
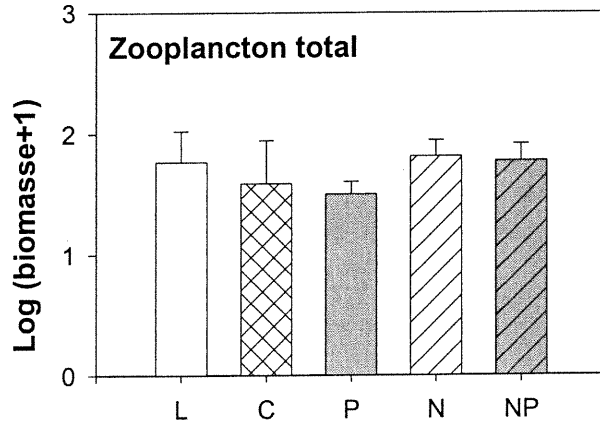


Fig. 3: Valeurs moyennes et écart-types des densités des groupes zooplanctoniques (épi- et métalimnion, transformées en $\log(x+1)$), en fonction des traitements.



traitements

Fig. 4: Biomasses moyennes et écart-types des groupes zooplanctoniques (épi- et métalimnion, transformées en $\log(x+1)$), en fonction des traitements.



traitements

Ces résultats montrent la dépendance des Ciliés face aux effets combinés des facteurs top-down et bottom-up. L'augmentation des Ciliés dans les milieux enrichis s'explique par l'abondance des ressources nutritives, sous forme algale (développement des Ciliés algivores Prostomatidés) et sous forme bactérienne (développement des Ciliés bactérivores Scuticociliés).

L'ajout de poissons planctonophages permet de mettre en évidence les relations top-down du zooplancton sur les Ciliés. Ceux-ci subissent des effets directs des Cladocères par prédation ou interférence et des effets indirects par compétition pour les ressources nutritives (JACK *et* GILBERT, 1994). Dans notre expérience, on observe probablement une combinaison des effets directs et indirects. L'absence des gros Cladocères dans les enclos avec poissons permet de lever la pression de prédation sur les Ciliés alors que l'enrichissement induit une abondance des ressources nutritives évitant ainsi toute compétition. Cette hypothèse est supportée par le fait que l'enrichissement a permis le développement d'une algue de petite taille (*Scenedesmus sp.*), qui peut être ingérée autant par le zooplancton brouteur que par les organismes Ciliés. Lors de l'ajout de poissons et de nutriments, l'absence de compétiteurs et l'abondance des ressources nutritives expliquent les valeurs maximums de biomasse des Ciliés.

Si cette étude montre clairement les effets top-down des Cladocères sur les organismes Ciliés, elle ne permet pas de faire le lien avec les autres groupes taxinomiques du zooplancton. Les Rotifères, pourtant rapportés comme prédateurs potentiels des protozoaires (ARNDT, 1993), n'induisent pas de changements visibles sur les Ciliés. Enfin, les Calanoïdes, qui représentent une part importante de la communauté zooplanctonique étudiée et peuvent avoir des effets sur les Protozoaires (BURNS *et* SCHALLENBERG, 1998), ne répondent pas de façon significative aux traitements.

Conclusion

Cette étude montre l'importance des effets top-down et bottom-up du zooplancton sur les protistes Ciliés. En particulier, l'ajout de nutriments permet le développement du phytoplancton et des Ciliés. Les effets top-down sur les Ciliés s'observent dans les enclos où les Cladocères sont absents (enclos P). Cet effet est d'autant plus important si le milieu est fertilisé (enclos NP).

Les résultats obtenus dans cette étude devraient cependant toujours être reliés à deux considérations importantes: (1) les enclos sont des systèmes artificiels fermés qui ne sauraient donner les mêmes réponses que le lac pris dans son ensemble. Les effets d'enclos se font ressentir le plus fortement dans la physico-chimie de l'eau, ce qui semble affecter principalement les organismes situés en bas de chaîne trophique (Ciliés et phytoplancton). (2) La planctivorie induite dans les enclos avec poissons est différente de celle rencontrée dans le lac. En effet, nous avons ajouté une seule espèce de planctivores alors que le lac en contient plusieurs. Il est reconnu que l'impact de prédation est variable en fonction des espèces de planctivores (MATVEEV *et al*, 2000) ce qui suggère que les effets de prédation seront différents en milieu naturel où se côtoient plusieurs espèces. Dans cette optique, le présente étude montre que les relations trophiques planctoniques sont régulées par une combinaisons d'effets ascendants et descendants.

Remerciements

Cette étude a été financée par une subvention de recherche du CRSNG accordée à B. Pinel-Alloul et par une bourse post-doctorale de la région Auvergne accordée à J-F. Carrias. Nous remercions D. Sargos pour les analyses de phytoplancton, G. Méthot et E. Mangas pour l'aide en taxinomie du zooplancton, les étudiants d'été (M. Hugues, D. Rochefort), le personnel de la station de biologie des Laurentides ainsi que les réviseurs pour leurs commentaires et suggestions.

Bibliographie:

- ARNDT, H. 1983. Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates). *Hydrobiologia*, 255/256, 231-246
- AZAM F., FENCHEL T., FIELD J.G., GRAY J.S., MEYER-REIL L.A., THINGSTAD, T. F. 1983. The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10, 257-263
- BOTTRELL H.H., DUNCAN A., GLICWICZ Z.M., GRYGIEREK E., HERZIG A., HILLBRICHT-ILKOWSKA A., KURASAWA H., LARSSON P., WEGLENSKA T. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.*, 24, 419-456
- BURNS C.W., GILBERT J.J. 1993. Predation on ciliates by freshwater calanoid copepods: Rates of predation and relative vulnerabilities of prey. *Freshwater Biol.*, 30, 377-393
- BURNS C.W., SCHALLENBERG M., 1998. Impacts of nutrients and zooplankton on the microbial food web of an ultra-oligotrophe lake. *J. Plankton Res.*, 20, 1501-1525
- DILLON P. J., RIGLER F.H. 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 19, 2112-2116
- FILION J.M., CHAIN P. and FUTTER M. 1993. Cantilevering vertical tows to reduce tow-line-induced zooplankton avoidance. *J. Plankton Res.* 15:581-587
- FENCHEL T. 1987. Ecology of protozoa: the biology of free living phagotrophic protists. [Springer-Verlag].
- FOISSNER W. 1994. Protozooplankton ecology-methods and seasonal successions, *Mar. Microb. Food Webs*, 8, 9-35
- JACK J.D., GILBERT J.J. 1994. Effects of *Daphnia* on microzooplankton communities. *Journal of*

plankton research, 16, 1499-1512

JÜRGEN K. 1994. Impact of *Daphnia* on planktonic microbial food webs- A review. *Mar. Microb. Food Webs.*, 8, 295-324

JÜRGEN K., WICKHAM S.A., ROTHHAUPT K.-O. AND SANTER B. 1996. Feeding rates of macro- and micro-zooplankton on heterotrophic nanoflagellates. *Limnol. Oceanogr.*, 41, 1833-1839

LAFOND M., PINEL ALLOUL B., ROSS P. 1990. Biomass and photosynthesis of size fractionated phytoplankton in Canadian Shield lakes. *Hydrobiologia*, 196, 25-38

LAZZARO X. et LACROIX G. 1995. Impacts des poissons sur les communautés aquatiques [Limnologie générale]; Chapitre 23, Masson, Paris

LEGENDRE L. et WATT L.D. 1971-1972. On a rapid technique for plankton enumeration. *Ann. Inst. Oceanogr*, Paris, XLVIII (2), 173-177

MALLEY D.F., LAWRENCE S.G., MACIVER M.A., FINDLAY W.J. 1989. Range of variation in estimates of dry weight for planktonic crustacea and Rotifera from temperate North American Lakes. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1666, iv + 49 p.

MARCHESSAULT P., MAZUMDER A. 1997. Grazer and nutrient impacts on epilimnetic ciliate communities. *Limnol. Oceanogr.*, 42, 843-900

MATVEEV V., MATVEEVA L., JONES G.J. 2000. Relative impacts of *Daphnia* grazing and direct stimulation by fish on phytoplankton abundance in mesocosm communities. *Freshwater Biology*, 44, 375-385

MAZUMDER A., HAVENS K.E. 1998. Nutrient-chlorophyll-secchi relationships under contrasting grazer communities of temperate versus subtropical lakes, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55, 1652-1662

MAZUMDER A., MC QUEEN D.J., TAYLOR W.D. AND LEAN D.R.S. 1990. Effects of fish and

plankton on lake temperature and mixing dept. *Science*. 247, 312-315

NUSCH E A. 1980. Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 14, 14-36

PACE M.L., FUNKE E. 1991. Regulation of planktonic microbial communities by nutrients and herbivores. *Ecology*, 72, 904-914

PACE M.L., ORCUTT J.D. 1981. The relative importance of protozoans, rotifers and crustaceans in freshwater zooplankton community. *Limnol. Oceanogr.*, 26, 822-830

PINEL-ALLOUL B., METHOT G., VERNEAULT G., VIGNEAULT Y. 1990. Zooplankton species associations in Quebec lakes: variation with abiotic factors, including natural and anthropogenic acidification. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47, 110-121

PORTER K.G., PAERL H., HODSON R., PACE M., PRISCU J., RIEMANN B., SCAVIA D., STOCKNER J. 1988. Microbial interactions in lake food webs. In: Carpenter SR (ed) Complex interactions in lake communities. [Springler-Verlag], pp. 209-227

POST J.R., MCQUEEN D.J. 1987. The impact of planktivorous fish on the structure of a plankton community, *Freshwater Biology*, 17, 79-89.

PUTT M., STOECKER D.K. 1989. An experimentally determined carbon: Volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 34, 1097-1103.

SAS INSTITUTE INC. 1996. JMP Start Statistics, a guide to statistical and data analysis using JMP and JMP IN®Software.

UTERMÖHL H. 1958. Zur Vervollkommnung des quantitativen Phytoplankton-methodik. *Mitt int. Ver. Limnol.*, 9, 1-38

WICKHAM S.A. 1995. Cyclops predation on ciliates: species-specific differences and functional responses. *J. Plankton Res.*, 17, 1633-1646

Conclusion générale et perspectives

Cette étude montre les effets de l'ajout de poissons planctivores et de nutriments sur la communauté du zooplancton ainsi que sur le phytoplancton et les ciliés. Pour le zooplancton, seuls les cladocères et les rotifères ont répondu aux traitements pratiqués. L'ajout de poissons planctivores a induit une réduction de la biomasse des cladocères, ce qui a permis, par l'absence de compétition (et/ou de prédation) un plus grand développement des rotifères. L'ajout de nutriments, en augmentant l'abondance des ressources, a entraîné une augmentation de la biomasse des cladocères et des rotifères. Les relations observées entre le zooplancton et les ciliés suggèrent que les organismes inclus dans la boucle microbienne sont influencés par des effets de type descendant provenant des niveaux supérieurs.

L'échantillonnage en fonction de la stratification thermique de la colonne d'eau a permis de décrire la répartition spatiale des organismes. Celle-ci est caractérisée par une forte abondance du zooplancton de grande taille en profondeur (hypolimnion), ce qui souligne l'importance d'un échantillonnage complet de la colonne d'eau afin de décrire précisément les communautés. La répartition spatiale des organismes dans la colonne d'eau, en fonction de la stratification thermique, était aussi un élément important afin d'expliquer les relations entre les organismes brouteurs du zooplancton et le phytoplancton, de part leur distribution opposée.

Les relations obtenues entre les différents compartiments découlent d'analyses de corrélation et permettent donc de suggérer certaines tendances sur les effets induits par un compartiment sur l'autre. Ces tendances devraient être confirmées par des mesures plus directes des effets du zooplancton sur le phytoplancton et les ciliés. Par exemple, des mesures d'intensité de broutage permettraient de déterminer plus précisément à quel point le zooplancton brouteur est capable d'influencer la biomasse du phytoplancton et des ciliés, en fonction des traitements. D'autres méthodes telles que l'utilisation de dosage des acides gras ou l'analyse des isotopes stables permettraient aussi d'évaluer la source d'alimentation des organismes.

Finalement, ces résultats expérimentaux obtenus en enclos seraient aussi à vérifier en milieu naturel. Les traitements appliqués étant relativement extrêmes (forte prédation

par ajout de poissons et condition eutrophe par l'ajout de nutriments), une étude similaire dans une série de lacs de niveaux trophiques variés permettrait d'évaluer le réalisme de nos observations en milieu naturel.

En conclusion, les résultats de cette étude montrent que les interactions trophiques au sein des écosystèmes aquatiques sont complexes et demeurent encore un sujet à approfondir si on considère les résultats parfois contradictoires qui en ressortent. La contribution de cette étude est de 1-souligner l'importance d'un échantillonnage complet de la colonne d'eau afin de caractériser dans leur ensemble les compartiments planctoniques et microbiens; 2-montrer les changements dans la structure du zooplancton face à la prédation et à l'abondance de nutriments; 3-considérer le zooplancton comme un élément important jouant un rôle dans les réseaux trophiques microbiens.

Annexe I : Tableaux de données de bases

Tableau IA: Concentrations en phosphore total (TP) ($\mu\text{g.l}^{-1}$) par strate et enclos, sur une période de 6 semaines.

strate	traitement	réplicat	1	2	3	4	5	6
e	c	1	6.21	7.06	7.34	7.14	6.99	5.77
e	c	2	10.93	9.24	9.21	8.11	6.24	6.44
e	f	1	8.53	8.20	9.28	9.43	9.88	7.19
e	f	2	7.40	8.64	8.68	8.98	6.97	7.04
e	l	1	5.20	8.96	12.61	8.53	6.99	11.98
e	l	2	8.79	7.19	8.91	10.51	9.01	8.46
e	n	1	23.94	23.65	24.18	23.80	24.85	22.38
e	n	2	17.50	16.67	12.39	13.32	12.54	16.32
e	nf	1	26.95	30.35	31.01	22.46	21.85	26.65
e	nf	2	22.23	23.20	19.82	22.16	24.78	25.53
h	c	1	7.58	9.16	9.66	16.45	15.32	15.50
h	c	2	7.64	11.64	8.08	12.54	15.47	14.90
h	f	1	6.29	7.51	7.41	8.83	7.04	8.31
h	f	2	8.51	9.61	7.12	9.73	7.19	8.53
h	l	1	7.12	16.12	14.87	15.05	20.87	15.65
h	l	2	9.40	12.24	12.43	16.07	16.45	17.81
h	n	1	7.50	9.76	9.36	10.12	9.01	10.71
h	n	2	10.48	11.37	9.99	13.70	13.51	29.89
h	nf	1	8.16	10.24	10.74	10.48	12.31	12.80
h	nf	2	8.53	7.46	8.19	7.86	7.87	13.10
m	c	1	9.77	10.74	9.88	10.14	10.29	7.56
m	c	2	9.21	12.46	11.00	9.39	7.44	6.29
m	f	1	7.96	9.39	10.48	8.38	7.41	8.16
m	f	2	8.43	11.04	9.21	7.94	10.86	8.98
m	l	1	6.93	10.92	8.86	11.46	7.89	7.27
m	l	2	7.73	9.45	11.38	10.21	8.19	7.78
m	n	1	11.36	15.54	14.82	24.40	19.30	27.99
m	n	2	11.45	14.51	12.84	11.16	9.91	9.81
m	nf	1	10.11	12.28	14.71	13.25	11.56	14.30
m	nf	2	8.91	9.72	13.29	14.52	13.02	22.38

e :Épilimnion, m :Métalimnion, h :Hypolimnion

c :Contrôle, f :ajout de poissons, l :lac, n :ajout de nutriments, nf :ajout de poissons et de nutriments.

Tableau IB: Concentrations en nitrate (N) ($\mu\text{g.l}^{-1}$) par strate et enclos, sur une période de 6 semaines.

strate	traitement	réplicat	1	2	3	4	5	6
e	c	1	254.2	282.1	264.7	272.7	278.6	275.5
e	c	2	342.4	306.8	248.3	255.3	271.0	259.4
e	f	1	330.6	394.5	340.5	298.8	256.2	273.1
e	f	2	293.2	304.5	295.5	254.5	259.1	304.6
e	l	1	254.7	293.4	306.5	340.4	328.6	322.0
e	l	2	514.2	349.3	292.3	308.6	348.5	311.9
e	n	1	601.0	550.8	725.4	635.6	679.4	601.5
e	n	2	401.6	507.0	638.1	480.9	540.8	691.9
e	nf	1	652.7	667.1	727.4	613.7	686.7	696.2
e	nf	2	562.2	558.8	576.4	552.8	599.6	655.8
h	c	1	368.3	398.0	391.8	420.1	370.5	388.0
h	c	2	413.6	432.8	374.5	386.5	482.2	434.0
h	f	1	376.7	372.6	355.5	365.3	361.6	336.4
h	f	2	371.0	352.6	404.9	294.4	367.3	342.0
h	l	1	330.8	466.1	454.5	418.9	636.8	478.6
h	l	2	437.6	453.2	374.2	435.1	513.3	532.1
h	n	1	450.8	547.9	568.6	562.3	562.4	602.4
h	n	2	454.2	451.0	471.9	445.4	514.0	636.4
h	nf	1	557.2	568.2	560.7	586.4	582.8	580.1
h	nf	2	547.9	345.7	406.9	393.2	401.0	462.9
m	c	1	325.7	349.8	324.0	365.6	362.7	283.1
m	c	2	305.7	364.4	294.1	384.9	287.0	251.6
m	f	1	368.7	328.1	391.1	304.0	286.4	270.2
m	f	2	284.5	365.5	315.8	313.5	259.8	291.4
m	l	1	252.2	255.3	259.8	255.8	282.1	266.0
m	l	2	314.8	252.0	328.7	294.7	295.3	287.0
m	n	1	446.0	422.0	459.3	599.8	535.7	607.9
m	n	2	421.6	443.0	426.6	371.7	427.1	353.9
m	nf	1	438.8	459.8	515.4	496.6	512.5	536.2
m	nf	2	405.8	363.1	389.2	392.9	456.4	554.5

e :Épilimnion, m :Métalimnion, h :Hypolimnion

c :Contrôle, f :ajout de poissons, l :lac, n :ajout de nutriments, nf :ajout de poissons et de nutriments.

Tableau IC: Biomasse totale du zooplancton ($\mu\text{g.l}^{-1}$) par strate et enclos, sur une période de 6 semaines.

strate	traitement	réplicat	1	2	3	4	5	6
e	c	1	14.42	14.65	9.10	34.46	18.28	4.97
e	c	2	44.42	25.94	17.19	10.97	6.66	5.17
e	f	1	9.84	7.64	21.52	18.77	32.86	39.45
e	f	2	11.07	22.10	24.65	34.32	27.49	17.11
e	l	1	3.38	5.41	12.77	10.00	20.17	12.37
e	l	2	69.52	74.99	57.15	55.44	51.32	36.30
e	n	1	30.04	38.28	112.03	42.94	53.74	5.12
e	n	2	31.00	54.27	59.61	21.27	8.90	10.23
e	nf	1	46.34	8.88	7.06	20.63	23.87	82.42
e	nf	2	48.92	50.79	74.60	46.61	20.53	27.58
h	c	1	45.27	38.87	20.72	26.38	7.24	2.33
h	c	2	55.59	95.50	18.18	7.23	9.47	4.60
h	f	1	25.75	15.49	7.68	6.53	6.70	7.32
h	f	2	68.58	94.85	85.17	18.09	8.74	9.13
h	l	1	72.46	17.48	5.13	8.40	3.13	4.17
h	l	2	11.01	16.51	3.37	4.19	2.36	1.68
h	n	1	16.49	32.53	69.59	44.01	36.71	8.00
h	n	2	67.83	21.84	50.63	18.70	58.48	14.83
h	nf	1	110.80	17.60	21.07	25.80	12.17	4.83
h	nf	1	21.54	18.31	24.03	15.76	22.86	12.03
m	c	1	4.51	38.77	8.02	7.03	6.84	3.61
m	c	2	50.84	88.12	224.44	32.36	31.61	23.07
m	f	1	18.81	2.90	10.69	7.38	6.98	7.39
m	f	2	15.64	47.12	32.90	9.08	7.19	3.97
m	l	1	57.20	31.85	27.89	20.87	24.20	19.76
m	l	2	58.15	45.14	33.17	44.01	21.49	16.39
m	n	1	46.72	39.60	134.50	66.03	49.08	13.67
m	n	2	52.69	50.36	25.11	18.35	25.55	14.34
m	nf	1	16.75	17.99	72.60	12.44	9.08	12.25
m	nf	2	47.73	36.14	60.21	17.93	28.17	28.59

e :Épilimnion, m :Métalimnion, h :Hypolimnion

c :Contrôle, f :ajout de poissons, l :lac, n :ajout de nutriments, nf :ajout de poissons et de nutriments.

Tableau ID: Biomasse des cladocères ($\mu\text{g.l}^{-1}$) par strate et enclos, sur une période de 6 semaines.

strate	traitement	réplicat	1	2	3	4	5	6
e	c	1	0.89	7.23	0.16	0.49	2.54	1.89
e	c	2	4.78	3.20	1.48	4.43	1.93	0.68
e	f	1	0.00	0.11	0.10	0.59	0.22	0.00
e	f	2	0.14	0.89	0.10	1.63	0.89	0.27
e	l	1	0.07	0.27	2.21	1.43	4.59	6.70
e	l	2	25.11	11.99	2.03	5.59	2.98	0.42
e	n	1	4.24	16.77	23.17	21.90	43.27	1.43
e	n	2	11.59	7.43	7.96	1.25	0.28	0.03
e	nf	1	23.05	3.68	0.90	0.81	0.67	0.05
e	nf	2	1.05	1.92	17.24	3.49	0.82	0.42
h	c	1	24.87	16.45	6.49	1.31	3.06	0.17
h	c	2	35.08	38.41	11.50	0.85	3.69	1.11
h	f	1	14.24	8.52	2.67	0.17	0.19	0.30
h	f	2	28.00	53.24	23.24	8.54	4.98	0.88
h	l	1	21.18	5.42	1.47	4.31	0.53	0.30
h	l	2	2.31	6.26	0.92	0.69	0.81	0.28
h	n	1	11.29	21.01	44.85	19.74	6.05	0.53
h	n	2	50.94	15.81	39.32	11.11	21.63	1.50
h	nf	1	29.11	8.96	10.89	12.35	2.49	0.00
h	nf	2	12.50	6.39	7.47	6.94	14.07	2.31
m	c	1	1.14	6.11	0.59	2.19	2.78	1.89
m	c	2	21.94	20.42	11.71	16.13	17.11	6.07
m	f	1	8.26	0.57	0.09	0.09	0.25	0.00
m	f	2	2.39	1.17	2.46	0.58	0.17	0.13
m	l	1	16.89	13.48	15.98	5.10	6.07	6.74
m	l	2	16.27	16.23	15.31	20.90	3.37	0.40
m	n	1	18.12	19.65	19.56	17.52	5.88	0.50
m	n	2	33.17	18.00	16.58	9.20	13.61	2.66
m	nf	1	8.26	6.19	3.17	2.46	0.63	0.04
M	nf	2	22.06	20.35	20.74	6.33	14.85	13.22

e :Épilimnion, m :Métalimnion, h :Hypolimnion

c :Contrôle, f :ajout de poissons, l :lac, n :ajout de nutriments, nf :ajout de poissons et de nutriments.

Tableau IE: Biomasse des calanoïdes ($\mu\text{g.l}^{-1}$) par strate et enclos, sur une période de 6 semaines.

strate	traitement	réplicat	1	2	3	4	5	6
e	c	1	12.33	3.73	3.48	31.05	6.66	1.63
e	c	2	24.12	20.55	6.03	3.94	2.05	1.06
e	f	1	7.49	3.94	1.62	1.10	1.99	1.03
e	f	2	6.29	10.52	10.44	16.83	3.74	2.75
e	l	1	1.87	1.79	3.54	1.61	2.03	1.06
e	l	2	12.66	17.80	9.33	4.89	7.45	9.19
e	n	1	3.94	1.32	2.90	1.91	1.00	1.04
e	n	2	9.20	24.36	27.50	12.84	3.15	6.28
e	nf	1	4.24	2.21	1.14	1.06	1.18	11.46
e	nf	2	18.26	26.64	20.90	7.45	1.28	2.53
h	c	1	3.12	4.69	2.66	1.51	1.24	1.00
h	c	2	2.63	13.46	2.49	1.24	1.00	1.06
h	f	1	6.81	1.33	1.15	1.00	1.00	1.00
h	f	2	10.45	26.67	26.43	5.88	1.00	1.00
h	l	1	38.19	4.63	1.98	1.57	1.14	1.24
h	l	2	3.47	2.12	1.00	1.00	1.00	1.00
h	n	1	1.00	1.62	3.14	3.15	1.00	1.04
h	n	2	1.77	2.61	2.82	2.42	2.75	1.32
h	nf	1	37.86	2.67	2.50	1.92	1.00	1.00
h	nf	2	1.72	4.34	2.93	1.00	1.00	1.00
m	c	1	2.52	29.66	5.22	2.71	1.86	1.02
m	c	2	5.73	12.63	183.53	3.44	1.42	2.58
m	f	1	3.80	1.00	2.75	1.00	1.00	1.00
m	f	2	9.35	42.58	27.56	3.31	1.10	1.03
m	l	1	31.69	12.22	3.54	2.33	1.26	1.83
m	l	2	28.45	14.31	10.58	6.96	2.70	1.00
m	n	1	1.15	1.25	14.68	1.11	1.00	1.21
m	n	2	2.12	7.40	3.29	4.60	8.56	7.92
m	nf	1	3.80	3.37	58.36	1.43	1.47	1.00
m	nf	2	7.47	2.90	7.10	1.24	1.00	1.00

e :Épilimnion, m :Métalimnion, h :Hypolimnion

c :Contrôle, f :ajout de poissons, l :lac, n :ajout de nutriments, nf :ajout de poissons et de nutriments.

Tableau IF: Biomasse des cyclopoïdes ($\mu\text{g.l}^{-1}$) par strate et enclos, sur une période de 6 semaines.

strate	traitement	réplicat	1	2	3	4	5	6
e	c	1	1.26	3.92	5.05	2.27	7.85	1.13
e	c	2	15.01	2.20	9.26	1.25	1.82	1.42
e	f	1	1.38	1.00	1.70	2.46	3.93	1.29
e	f	2	3.52	8.01	8.05	7.93	14.90	8.89
e	l	1	1.00	2.75	5.95	5.97	10.21	1.32
e	l	2	26.92	38.21	38.62	38.12	32.18	24.07
e	n	1	5.08	8.38	74.57	13.06	5.87	1.89
e	n	2	6.81	21.37	15.32	6.33	4.74	4.21
e	nf	1	12.69	2.24	2.85	2.05	1.31	1.06
e	nf	2	24.12	15.18	29.26	27.99	6.78	2.08
h	c	1	11.22	17.42	12.01	21.32	1.71	1.00
h	c	2	12.60	43.48	4.43	2.96	2.04	2.03
h	f	1	4.64	6.08	2.81	4.90	4.04	3.57
h	f	2	29.33	15.05	33.91	3.16	2.82	7.06
h	l	1	13.27	7.68	2.20	2.39	1.68	2.11
h	l	2	5.62	8.61	2.03	2.23	1.06	1.00
h	n	1	4.41	10.40	21.85	11.51	25.18	6.35
h	n	2	13.65	2.94	7.73	2.65	5.77	9.46
h	nf	1	39.58	6.07	7.19	9.08	4.44	1.22
h	nf	2	7.01	7.72	7.33	5.75	5.67	4.91
m	c	1	1.42	1.89	1.08	2.38	2.07	1.02
m	c	2	19.39	51.48	9.87	11.00	11.70	13.90
m	f	1	2.62	1.25	3.78	2.07	1.00	1.00
m	f	2	3.52	1.25	1.48	1.68	2.38	2.14
m	l	1	6.16	4.29	7.26	12.75	9.74	6.51
m	l	2	9.89	12.91	7.23	13.93	9.31	5.27
m	n	1	22.16	15.76	94.28	43.82	43.14	11.93
m	n	2	13.90	19.72	3.37	4.54	2.65	2.98
m	nf	1	2.62	2.67	7.49	4.22	2.48	1.62
m	nf	2	16.89	8.44	30.05	6.74	9.69	8.82

e :Épilimnion, m :Métalimnion, h :Hypolimnion

c :Contrôle, f :ajout de poissons, l :lac, n :ajout de nutriments, nf :ajout de poissons et de nutriments.

Tableau IG: Biomasse des rotifères ($\mu\text{g.l}^{-1}$) par strate et enclos, sur une période de 6 semaines.

strate	traitement	réplicat	1	2	3	4	5	6
e	c	1	1.27	1.22	1.20	1.05	1.68	2.07
e	c	2	2.10	1.76	1.86	3.12	2.59	3.82
e	f	1	2.61	3.86	19.77	16.50	28.06	37.86
e	f	2	1.74	3.16	6.30	8.40	6.57	5.57
e	l	1	2.10	2.15	2.64	2.80	5.07	4.95
e	l	2	3.18	2.35	2.79	4.23	5.66	1.96
e	n	1	16.28	11.21	10.38	4.68	2.82	1.59
e	n	2	2.74	2.08	10.46	2.57	2.48	1.23
e	nf	1	7.64	2.50	3.72	18.24	22.54	71.70
e	nf	2	3.83	4.65	4.85	8.62	13.07	24.01
h	c	1	1.50	1.32	1.12	1.25	1.27	1.23
h	c	2	1.97	1.48	1.40	1.23	1.41	1.15
h	f	1	1.53	1.14	1.77	2.19	3.07	2.86
h	f	2	2.19	1.40	1.39	1.47	1.61	1.30
h	l	1	1.44	1.29	1.11	1.30	1.21	1.17
h	l	2	1.14	1.04	1.05	1.18	1.34	1.07
h	n	1	1.48	1.08	1.33	4.61	2.08	1.21
h	n	2	3.05	2.05	2.06	2.69	13.44	2.43
h	nf	1	5.81	1.45	2.09	2.44	3.59	4.34
h	nf	2	1.90	1.22	4.77	2.56	2.05	3.92
m	c	1	1.06	1.10	1.03	1.04	1.13	1.12
m	c	2	2.63	2.43	15.32	1.63	1.59	1.51
m	f	1	3.13	1.50	4.04	5.72	6.59	7.17
m	f	2	1.46	1.33	1.71	3.26	5.06	2.35
m	l	1	1.62	1.34	1.32	1.22	3.15	3.13
m	l	2	2.01	1.35	1.32	1.75	2.39	2.26
m	n	1	6.35	4.30	4.92	3.95	1.06	1.21
m	n	2	4.62	6.37	2.96	1.47	1.54	1.45
m	nf	1	1.06	2.38	2.08	5.48	5.71	9.79
m	nf	2	2.60	5.89	3.19	5.08	3.37	5.34

e :Épilimnion, m :Métalimnion, h :Hypolimnion

c :Contrôle, f :ajout de poissons, l :lac, n :ajout de nutriments, nf :ajout de poissons et de nutriments.

Tableau IH: Biomasse des nauplii ($\mu\text{g.l}^{-1}$) par strate et enclos, sur une période de 6 semaines.

strate	traitement	réplicat	1	2	3	4	5	6
e	c	1	1.67	1.55	2.21	2.60	2.55	1.25
e	c	2	1.41	1.23	1.56	1.23	1.27	1.19
e	f	1	1.36	1.73	1.33	1.12	1.66	2.27
e	f	2	2.38	2.52	2.76	2.53	4.39	2.63
e	l	1	1.34	1.45	1.43	1.19	1.27	1.34
e	l	2	4.65	7.64	7.38	5.61	6.05	3.66
e	n	1	3.50	3.60	4.01	4.39	3.78	2.17
e	n	2	3.66	2.03	1.37	1.28	1.25	1.48
e	nf	1	1.72	1.25	1.45	1.47	1.17	1.15
e	nf	2	4.66	5.40	5.35	2.06	1.58	1.54
h	c	1	7.57	2.01	1.43	3.99	2.96	1.93
h	c	2	6.30	1.67	1.37	3.96	4.34	2.25
h	f	1	1.53	1.42	2.27	1.28	1.40	2.59
h	f	2	1.62	1.49	3.20	2.04	1.34	1.89
h	l	1	1.37	1.46	1.37	1.83	1.58	2.35
h	l	2	1.47	1.48	1.37	2.08	1.14	1.34
h	n	1	1.31	1.42	1.41	8.00	5.39	1.87
h	n	2	1.41	1.43	1.69	2.82	17.90	3.12
h	nf	1	1.44	1.44	1.41	3.01	3.65	1.26
h	nf	2	1.42	1.64	4.52	2.52	3.08	2.89
m	c	1	1.37	3.01	3.11	1.72	1.99	1.55
m	c	2	4.15	4.15	7.02	3.17	2.78	2.01
m	f	1	4.02	1.58	3.02	1.50	1.14	1.22
m	f	2	1.93	3.78	2.70	3.24	1.48	1.31
m	l	1	3.83	3.52	2.79	2.48	6.99	4.55
m	l	2	4.53	3.33	1.73	3.48	6.73	10.46
m	n	1	1.94	1.64	4.06	2.62	1.00	1.82
m	n	2	1.87	1.87	1.92	1.54	2.19	2.32
m	nf	1	4.02	6.39	4.50	1.85	1.78	2.79
m	nf	2	1.71	1.56	2.13	1.53	2.27	3.21

e :Épilimnion, m :Métalimnion, h :Hypolimnion

c :Contrôle, f :ajout de poissons, l :lac, n :ajout de nutriments, nf :ajout de poissons et de nutriments.

Tableau II: Biomasse du phytoplancton ($\mu\text{gC.l}^{-1}$) par strate et enclos, sur une période de 6 semaines.

strate	traitement	réplicat	1	2	3	4	5	6
e	c	1	3.35	8.00	2.20	3.08	5.31	3.09
e	c	2	9.02	9.13	4.27	8.15	6.40	4.11
e	f	1	15.20	5.23	5.25	2.86	4.53	2.56
e	f	2	8.76	7.58	6.86	5.65	7.08	5.39
e	l	1	6.65	8.54	8.95	5.87	8.02	6.29
e	l	2	10.25	5.54	9.57	9.87	15.71	23.72
e	n	1	41.07	10.02	28.45	52.18	90.23	51.06
e	n	2	168.65	11.32	2.97	1.70	1.78	2.40
e	nf	1	192.23	221.73	114.61	72.89	122.66	259.53
e	nf	2	19.41	89.80	28.71	83.71	104.34	54.30
h	c	1	4.66	7.41	10.16	16.05	11.57	14.72
h	c	2	15.30	2.53	1.60	9.58	10.19	11.69
h	f	1	2.99	2.57	4.10	9.73	5.80	5.68
h	f	2	2.46	5.70	3.37	6.07	4.80	4.97
h	l	1	7.83	2.73	3.01	7.15	5.06	4.27
h	l	2	1.31	4.95	11.00	2.07	4.78	8.54
h	n	1	3.55	2.54	1.52	1.65	3.19	4.07
h	n	2	3.73	2.69	3.10	6.93	11.06	13.25
h	nf	1	1.33	0.60	0.52	1.91	1.21	0.58
h	nf	2	6.30	4.13	3.43	1.89	1.35	2.40
m	c	1	5.72	2.41	2.32	2.94	2.07	4.02
m	c	2	11.78	14.38	7.52	7.65	6.16	2.47
m	f	1	4.98	10.04	14.52	7.55	10.96	6.29
m	f	2	13.51	13.24	16.11	10.92	7.18	9.71
m	l	1	19.78	19.60	18.22	17.47	15.73	11.22
m	l	2	17.68	31.84	10.10	12.06	4.01	3.37
m	n	1	5.38	6.52	5.43	13.58	9.79	41.93
m	n	2	7.09	9.75	2.33	1.68	2.15	3.04
m	nf	1	7.37	5.62	7.57	5.48	3.94	14.49
m	nf	2	12.27	6.69	23.10	27.30	13.85	13.43

e :Épilimnion, m :Métalimnion, h :Hypolimnion

c :Contrôle, f :ajout de poissons, l :lac, n :ajout de nutriments, nf :ajout de poissons et de nutriments

Tableau II: Chl. *a* ($\mu\text{g.l}^{-1}$) par strate et enclos, sur une période de 6 semaines.

strate	traitement	réplicat	1	2	3	4	5	6
e	1	l1	1.9	1.3	1.7	4.7	1.8	2.5
e	2	l2	2.0	1.3	1.7	5.2	1.9	1.8
e	1	c1			1.6	1.3	1.7	2.0
e	2	c2	3.8	3.3	2.5	2.5	2.2	2.4
e	1	n1	10.7	5.4	6.6	12.7	16.3	14.2
e	2	n2	9.8	10.0	1.6	4.3	0.2	0.5
e	1	nf1	27.1	7.0	5.1	14.5	18.5	11.3
e	2	nf2	9.4	21.0		16.1	18.3	18.2
e	1	f1			2.6	2.3	1.7	1.6
e	2	f2	3.5	3.7	2.6	2.5	2.6	2.1
m	1	l1	11.6	9.0	10.9	7.8	8.9	7.0
m	2	l2	20.0	11.5	10.8	1.1	2.9	5.4
m	1	c1	5.2	2.8	3.4	3.1	1.8	1.8
m	2	c2	11.1	9.5	7.8	7.3	5.0	3.3
m	1	n1	6.8	6.0	4.9	12.8	13.4	18.7
m	2	n2	7.4	6.2	2.5	1.7	1.9	1.5
m	1	nf1	9.2	9.1	10.2	8.4	8.4	14.7
m	2	nf2	7.0	4.5	9.0	10.7	13.4	17.0
m	1	f1		7.4	6.3	4.3	5.7	6.9
m	2	f2	2.3	2.5	7.3	6.1	5.4	8.4
h	1	l1	11.2	6.2	5.8	9.3	14.8	10.6
h	2	l2	2.0		10.7	6.9	10.4	11.7
h	1	c1	4.5	6.0	8.2	10.5	6.5	8.4
h	2	c2	2.7	2.0	2.0	5.8	9.9	7.2
h	1	n1	3.3	2.1	2.3	2.1	3.0	6.9
h	2	n2	4.8		6.7	11.1	13.6	7.8
h	1	nf1	2.9	1.1	4.2	5.5	4.7	5.0
h	2	nf2	3.6	1.9	2.4	1.5	1.6	5.3
h	1	f1	3.3	5.1	6.2	4.6	5.1	5.0
h	2	f2	4.6	3.6	2.2	5.1	3.8	3.8

e :Épilimnion, m :Métalimnion, h :Hypolimnion

c :Contrôle, f :ajout de poissons, l :lac, n :ajout de nutriments, nf :ajout de poissons et de nutriments

Tableau II: Densité des ciliés ($n.l^{-1}$) par strate et enclos, sur une période de 6 semaines.

strate	traitement	réplicat	1	2	3	4	5	6
e	c	1	6.44	7.40	7.21	3.71	3.60	2.47
e	c	2	12.63	6.98	3.43	2.36	1.73	1.60
e	f	1	0.80	1.12	17.19	27.55	37.00	19.27
e	f	2	5.35	1.86	7.79	3.74	14.30	6.47
e	l	1	6.46	8.88	10.12	3.03	1.61	6.71
e	l	2	7.04	11.72	16.07	5.47	2.61	8.71
e	n	1	5.72	5.14	8.41	34.87	5.59	2.60
e	n	2	1.12	0.10	0.00	2.37	0.50	1.86
e	nf	1	1.60	0.78	1.07	20.20	29.09	27.39
e	nf	2	24.49	7.47	41.84	3.10	3.72	3.48
h	c	1	12.48	9.01	11.92	17.05	26.42	20.56
h	c	2	13.08	8.57	7.03	14.43	3.60	2.35
h	f	1	9.29	15.92	27.05	17.91	26.59	30.31
h	f	2	1.72	1.98	5.76	8.45	5.27	11.20
h	l	1	2.34	8.92	8.88	6.71	2.35	0.49
h	l	2	22.83	13.91	6.39	7.32	1.98	0.37
h	n	1	5.02	1.24	2.47	3.14	1.85	1.50
h	n	2	19.41	11.43	23.36	18.66	15.26	25.76
h	nf	1	2.46	0.95	7.71	6.96	18.70	15.05
h	nf	1	18.69	6.97	19.75	13.44	8.46	6.34
m	c	1	39.48	5.23	3.98	3.85	6.67	3.72
m	c	2	15.31	7.70	10.82	7.09	5.10	1.37
m	f	1	14.30	3.36	27.56	28.17	31.22	23.14
m	f	2	3.84	5.72	25.38	29.89	25.04	13.50
m	l	1	8.75	14.11	14.17	12.46	11.31	17.04
m	l	2	7.12	18.01	17.93	16.55	10.69	9.95
m	n	1	12.29	4.63	9.32	32.22	3.10	1.98
m	n	2	28.25	17.44	26.86	12.33	4.48	3.98
m	nf	1	10.40	6.02	15.56	8.33	16.94	10.39
m	nf	2	17.26	8.22	36.28	34.68	20.37	17.28

e :Épilimnion, m :Métalimnion, h :Hypolimnion

c :Contrôle, f :ajout de poissons, l :lac, n :ajout de nutriments, nf :ajout de poissons et de nutriments.

Tableau IK: Biomasse des ciliés (fgC.l⁻¹) par strate et enclos, sur une période de 6 semaines.

strate	traitement	réplicat	1	2	3	4	5	6
e	c	1	2.5 ^E +06	3.9E+06	1.6E+07	1.9E+07	1.0E+07	6.4E+06
e	c	2	9.3 ^E +06	7.0E+06	3.4E+06	2.2E+06	1.6E+06	1.1E+06
e	f	1	7.6 ^E +05	4.3E+05	6.4E+06	1.3E+07	2.1E+07	1.8E+07
e	f	2	2.0 ^E +06	6.9E+05	5.9E+06	3.1E+06	2.6E+07	3.0E+06
e	l	1	2.5 ^E +06	3.2E+06	7.2E+06	1.1E+06	1.9E+06	6.1E+06
e	l	2	3.0 ^E +06	4.1E+06	1.5E+07	3.6E+06	2.2E+06	8.2E+06
e	n	1	2.4 ^E +06	2.1E+06	3.7E+06	1.5E+07	2.9E+06	1.1E+06
e	n	2	4.3 ^E +05	3.8E+04	0.0E+00	9.0E+05	1.9E+05	1.5E+06
e	nf	1	6.1 ^E +05	3.3E+05	4.1E+05	9.7E+07	4.7E+07	3.4E+07
e	nf	2	9.4 ^E +06	2.9E+06	1.6E+07	1.2E+06	1.4E+06	1.3E+06
h	c	1	5.1 ^E +06	4.7E+06	5.3E+06	8.2E+06	1.7E+07	2.2E+07
h	c	2	1.6 ^E +07	7.5E+06	9.5E+06	2.1E+07	7.0E+06	4.4E+06
h	f	1	6.2 ^E +06	7.9E+06	1.2E+07	8.7E+06	1.3E+07	1.5E+07
h	f	2	1.4 ^E +06	1.3E+06	2.4E+06	6.5E+06	2.8E+06	5.6E+06
h	l	1	1.4 ^E +06	6.7E+06	8.6E+06	5.4E+06	4.9E+06	2.5E+06
h	l	2	9.1 ^E +06	5.3E+06	3.3E+06	5.5E+06	8.4E+06	1.2E+06
h	n	1	3.0 ^E +06	1.2E+06	1.5E+06	1.5E+06	6.4E+05	7.7E+05
h	n	2	9.9 ^E +06	7.6E+06	1.4E+07	1.9E+07	4.2E+07	2.0E+07
h	nf	1	3.3 ^E +06	4.1E+06	1.7E+07	1.9E+07	2.3E+07	4.6E+07
h	nf	1	8.5 ^E +06	3.4E+06	9.9E+06	6.6E+06	4.3E+06	3.1E+06
m	c	1	1.6 ^E +07	2.0E+06	2.3E+06	3.8E+06	1.5E+07	9.3E+06
m	c	2	1.2 ^E +07	4.9E+06	5.5E+06	3.9E+06	2.0E+06	5.9E+05
m	f	1	6.1 ^E +06	1.4E+06	1.2E+07	1.4E+07	1.8E+07	2.1E+07
m	f	2	1.4 ^E +06	2.2E+06	1.2E+07	1.6E+07	1.3E+07	7.3E+06
m	l	1	6.1 ^E +06	9.7E+06	9.6E+06	7.9E+06	1.2E+07	1.0E+07
m	l	2	6.1 ^E +06	1.1E+07	1.2E+07	2.1E+07	2.2E+07	9.3E+06
m	n	1	6.6 ^E +06	3.1E+06	5.0E+06	1.3E+07	1.5E+06	8.0E+05
m	n	2	1.6 ^E +07	7.3E+06	1.1E+07	5.1E+06	3.4E+06	1.6E+06
m	nf	1	1.3 ^E +07	4.0E+06	1.5E+07	1.2E+07	1.0E+07	1.2E+07
m	nf	2	7.7 ^E +06	4.6E+06	1.9E+07	1.7E+07	1.0E+07	8.7E+06

e :Épilimnion, m :Métalimnion, h :Hypolimnion

c :Contrôle, f :ajout de poissons, l :lac, n :ajout de nutriments, nf :ajout de poissons et de nutriments.

Tableau IL: Poids secs sans cendres (mg AFDW.l⁻¹) par strate, enclos et fraction, sur une période de 6 semaines.

traitement	réplicat	semaine	fraction	E	M	H
C	1	1	500	1.01	0.53	3.62
C	1	2	500	0.65	1.99	3.23
C	1	3	500	0.59	0.22	0.83
C	1	4	500	1.09	0.39	0.34
C	1	5	500	0.65	0.21	0.42
C	1	6	500	0.29	0.14	0.15
C	2	1	500	2.45	2.27	2.00
C	2	2	500	1.70	4.49	5.91
C	2	3	500	1.46	2.32	0.75
C	2	4	500	2.30	1.84	2.99
C	2	5	500	1.13	1.34	0.30
C	2	6	500	0.89	2.18	0.22
F	1	1	500	0.14	0.47	1.64
F	1	2	500	0.14	0.21	0.57
F	1	3	500	0.14	0.40	0.38
F	1	4	500	0.12	0.19	0.20
F	1	5	500	0.20	0.15	0.23
F	1	6	500	0.14	0.11	0.12
F	2	1	500	0.36	0.36	4.85
F	2	2	500	0.79	2.28	4.46
F	2	3	500	1.63	1.44	4.50
F	2	4	500	0.72	0.46	1.33
F	2	5	500	0.40	0.15	0.36
F	2	6	500	0.33	0.14	0.25
L	1	1	500	0.46	1.84	2.38
L	1	2	500	1.18	2.66	2.55
L	1	3	500	0.71	1.68	0.45
L	1	4	500	0.37	1.86	0.46
L	1	5	500	1.99	1.39	0.18
L	1	6	500	1.17	1.18	0.40
L	2	1	500	2.31	2.89	0.86
L	2	2	500	1.47	2.25	0.98
L	2	3	500	0.73	2.16	0.19
L	2	4	500	0.95	2.60	0.33
L	2	5	500	0.23	1.27	0.11
L	2	6	500	0.04	0.70	0.07
N	1	1	500	1.66	2.36	0.58
N	1	2	500	3.32	1.93	1.86
N	1	3	500	10.13	5.53	5.95
N	1	4	500	1.80	4.60	1.83
N	1	5	500	1.55	2.77	1.13
N	1	6	500	0.35	0.29	0.52
N	2	1	500	3.43	2.89	2.77
N	2	2	500	4.68	2.42	1.32
N	2	3	500	4.71	1.14	1.10
N	2	4	500	2.20	1.39	0.62
N	2	5	500	0.31	0.77	2.27

traitement	réplicat	semaine	fraction	E	M	H
N	2	6	500	0.83	0.64	0.45
NF	1	1	500	4.29	9.87	8.21
NF	1	2	500	0.64	0.44	1.20
NF	1	3	500	0.19	4.83	0.84
NF	1	4	500	0.08	0.31	1.29
NF	1	5	500	0.17	3.13	0.59
NF	1	6	500	0.12	0.12	0.09
NF	2	1	500	1.31	1.69	2.00
NF	2	2	500	1.65	0.40	0.89
NF	2	3	500	1.79	2.20	0.31
NF	2	4	500	0.24	0.51	0.41
NF	2	5	500	0.12	0.65	0.99
NF	2	6	500	0.09	0.46	0.25
C	1	1	200	0.93	0.60	0.58
C	1	2	200	0.42	1.51	0.48
C	1	3	200	0.72	0.45	0.46
C	1	4	200	1.28	0.35	0.12
C	1	5	200	1.02	0.31	0.17
C	1	6	200	0.24	0.15	0.18
C	2	1	200	2.51	1.23	0.63
C	2	2	200	2.09	2.45	2.25
C	2	3	200	2.18	0.86	0.28
C	2	4	200	1.86	1.31	0.27
C	2	5	200	1.27	0.70	0.35
C	2	6	200	0.91	0.76	0.16
F	1	1	200	0.30	0.57	1.60
F	1	2	200	0.23	0.22	0.30
F	1	3	200	0.30	0.36	0.30
F	1	4	200	0.28	0.24	0.19
F	1	5	200	0.64	0.18	0.20
F	1	6	200	0.27	0.08	0.16
F	2	1	200	0.39	0.66	1.66
F	2	2	200	0.50	4.60	2.79
F	2	3	200	1.09	1.85	3.64
F	2	4	200	2.06	0.34	0.74
F	2	5	200	0.66	0.15	0.19
F	2	6	200	0.49	0.14	0.26
L	1	1	200	0.36	1.80	0.96
L	1	2	200	0.65	1.47	0.45
L	1	3	200	0.41	0.39	0.18
L	1	4	200	0.19	0.39	0.18
L	1	5	200	0.32	0.28	0.16
L	1	6	200	0.31	0.24	0.12
L	2	1	200	1.91	1.96	0.28
L	2	2	200	0.63	1.06	0.23
L	2	3	200	0.33	0.78	0.14
L	2	4	200	0.25	0.51	0.11
L	2	5	200	0.19	0.30	0.16
L	2	6	200	0.11	0.25	0.07
N	1	1	200	2.16	1.73	0.25

traitement	réplicat	semaine	fraction	E	M	H
N	1	2	200	4.12	2.23	0.79
N	1	3	200	8.48	4.23	3.32
N	1	4	200	1.33	3.47	1.20
N	1	5	200	1.66	2.49	0.77
N	1	6	200	0.26	0.52	0.42
N	2	1	200	2.41	0.74	0.55
N	2	2	200	1.91	0.79	0.55
N	2	3	200	2.07	1.51	1.13
N	2	4	200	0.98	0.64	0.35
N	2	5	200	0.35	0.32	0.83
N	2	6	200	0.39	0.27	0.19
NF	1	1	200	2.44	13.18	4.80
NF	1	2	200	0.69	0.87	0.70
NF	1	3	200	0.43	4.20	0.48
NF	1	4	200	0.24	0.80	0.33
NF	1	5	200	0.21	0.26	0.28
NF	1	6	200	0.13	0.15	0.15
NF	2	1	200	2.26	1.97	1.28
NF	2	2	200	1.99	2.56	1.40
NF	2	3	200	2.38	4.15	1.41
NF	2	4	200	1.15	2.14	1.19
NF	2	5	200	0.60	2.80	1.26
NF	2	6	200	0.40	2.19	0.82
C	1	1	100	0.32	0.26	1.51
C	1	2	100	0.30	0.55	1.23
C	1	3	100	0.38	0.44	1.17
C	1	4	100	0.93	0.42	0.45
C	1	5	100	0.50	0.47	0.54
C	1	6	100	0.30	0.21	0.48
C	2	1	100	0.84	0.89	1.26
C	2	2	100	1.03	1.00	1.60
C	2	3	100	1.16	0.46	0.84
C	2	4	100	0.55	0.60	0.87
C	2	5	100	1.13	0.52	0.97
C	2	6	100	0.69	0.51	0.31
F	1	1	100	0.29	0.56	0.76
F	1	2	100	0.31	0.09	0.26
F	1	3	100	0.32	0.51	0.36
F	1	4	100	0.34	0.43	0.18
F	1	5	100	0.56	0.25	0.26
F	1	6	100	0.61	0.31	0.17
F	2	1	100	0.42	0.32	1.10
F	2	2	100	0.71	0.57	0.54
F	2	3	100	0.72	0.46	0.50
F	2	4	100	0.87	0.54	0.54
F	2	5	100	0.81	0.38	0.29
F	2	6	100	0.51	0.22	0.47
L	1	1	100	0.19	0.58	0.70
L	1	2	100	0.36	0.73	0.83
L	1	3	100	0.22	0.43	0.42

traitement	réplicat	semaine	fraction	E	M	H
L	1	4	100	0.21	0.43	0.32
L	1	5	100	0.33	1.09	0.22
L	1	6	100	0.38	0.57	0.29
L	2	1	100	0.24	0.82	0.41
L	2	2	100	0.34	0.91	0.45
L	2	3	100	0.22	0.21	0.18
L	2	4	100	0.26	0.76	0.52
L	2	5	100	0.31	1.03	0.21
L	2	6	100	0.14	1.65	0.15
N	1	1	100	0.88	1.65	0.24
N	1	2	100	0.87	0.52	2.10
N	1	3	100	0.76	1.02	2.17
N	1	4	100	0.72	1.36	1.67
N	1	5	100	1.15	1.20	1.38
N	1	6	100	0.41	0.34	0.27
N	2	1	100	1.04	0.56	0.77
N	2	2	100	0.42	0.77	0.92
N	2	3	100	0.27	0.62	1.47
N	2	4	100	0.19	0.46	0.75
N	2	5	100	0.21	0.34	3.89
N	2	6	100	0.21	0.25	0.52
NF	1	1	100	0.88	1.72	2.59
NF	1	2	100	0.32	0.90	0.67
NF	1	3	100	0.43	0.88	0.68
NF	1	4	100	0.29	0.30	0.59
NF	1	5	100	0.27	0.31	0.68
NF	1	6	100	0.36	0.44	0.30
NF	2	1	100	0.58	0.90	0.87
NF	2	2	100	0.82	0.81	0.90
NF	2	3	100	0.93	1.76	0.97
NF	2	4	100	0.82	1.00	0.73
NF	2	5	100	0.53	0.81	0.83
NF	2	6	100	0.42	0.68	0.61
C	1	1	53	0.39	0.44	1.23
C	1	2	53	0.32	0.55	0.76
C	1	3	53	0.37	0.43	0.49
C	1	4	53	0.38	0.55	0.22
C	1	5	53	0.65	0.38	0.50
C	1	6	53	0.44	0.28	0.32
C	2	1	53	0.96	1.25	0.96
C	2	2	53	0.74	2.23	1.04
C	2	3	53	0.73	0.37	0.46
C	2	4	53	0.22	0.72	0.37
C	2	5	53	1.18	0.35	0.33
C	2	6	53	0.49	0.33	0.19
F	1	1	53	0.37	0.65	0.68
F	1	2	53	0.56	0.54	0.30
F	1	3	53	1.11	0.84	0.53
F	1	4	53	0.90	0.80	0.28
F	1	5	53	1.77	0.84	0.61

traitement	réplicat	semaine	fraction	E	M	H
F	1	6	53	3.10	0.87	0.44
F	2	1	53	0.36	0.30	0.48
F	2	2	53	0.40	0.46	0.39
F	2	3	53	0.61	0.42	0.35
F	2	4	53	0.71	0.38	0.24
F	2	5	53	0.51	0.36	0.33
F	2	6	53	0.70	0.34	0.38
L	1	1	53	0.39	0.52	0.49
L	1	2	53	0.46	0.36	0.39
L	1	3	53	0.37	0.38	0.33
L	1	4	53	0.16	0.45	0.43
L	1	5	53	1.04	0.61	0.19
L	1	6	53	0.62	0.40	0.24
L	2	1	53	0.35	0.76	0.42
L	2	2	53	0.46	0.61	0.41
L	2	3	53	0.29	0.39	0.31
L	2	4	53	0.46	0.61	0.29
L	2	5	53	0.88	0.56	0.32
L	2	6	53	0.35	0.27	0.22
N	1	1	53	2.20	1.39	0.38
N	1	2	53	1.64	1.11	0.59
N	1	3	53	1.43	0.95	0.75
N	1	4	53	0.74	1.12	0.73
N	1	5	53	1.31	0.62	0.52
N	1	6	53	0.76	0.20	0.32
N	2	1	53	0.53	1.12	0.88
N	2	2	53	0.41	0.78	0.73
N	2	3	53	0.55	0.87	0.84
N	2	4	53	0.31	0.77	0.74
N	2	5	53	0.92	0.68	2.71
N	2	6	53	0.36	0.37	0.76
NF	1	1	53	0.99	1.30	1.63
NF	1	2	53	0.51	0.87	0.62
NF	1	3	53	0.86	0.93	0.76
NF	1	4	53	3.01	1.03	0.85
NF	1	5	53	5.68	1.11	0.77
NF	1	6	53	7.69	1.45	1.25
NF	2	1	53	0.95	1.67	1.11
NF	2	2	53	1.25	0.92	0.90
NF	2	3	53	1.11	2.53	1.35
NF	2	4	53	1.59	2.01	1.15
NF	2	5	53	2.08	0.84	0.72
NF	2	6	53	3.81	0.83	0.76

e :Épilimnion, m :Métalimnion, h :Hypolimnion

c :Contrôle, f :ajout de poissons, l :lac, n :ajout de nutriments, nf :ajout de poissons et de nutriments.

Tableau IM: Liste des espèces de zooplankton identifiées dans les enclos.
D: détritivores, G: brouteurs, R: carnivores

Group	Species	Size class	trophic niche
Calanoids	<i>Epichura lacustris</i>	>500	R
	<i>Leptodiaptomus minutus</i>	>500	D
Cladocerans	<i>Bosmina longirostris</i>	500-200	D
	<i>Camptocercus rectirostris</i>	500-200	D
	<i>Chydorus sp.</i>	500-200	D
	<i>Daphnia ambigua</i>	500-200	G
	<i>Daphnia catawba</i>	>500	G
	<i>Daphnia longiremis</i>	>500	G
	<i>Diaphanosoma birgei</i>	>500	D
	<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	>500	D
	<i>Eurycerca sp.</i>	500-200	D
	<i>Holopédium gibberum</i>	>500	D
	<i>Leptodera kindtii</i>	>500	R
	<i>Scapholeberis Kingi</i>	500-200	D
Cyclopoids	<i>Cyclops scutifer</i>	500-200	R
	<i>Mesocyclops edax</i>	500-200	R
	<i>Tropocyclops pracinus</i>	500-200	R
Rotifers	<i>Ascomorpha sp.</i>	100-53	
	<i>Asplanctna priodonta</i>	>500	R
	<i>Chonochiloides</i>	100-53	D
	<i>Chonochilus</i>	100-53	D
	<i>Colloteca pelagica</i>	100-53	D
	<i>Collotheca mutabilis</i>	100-53	D
	<i>Filinia longiseta</i>	200-100	D
	<i>Gastropus sp.</i>	100-53	D
	<i>Kellicotia bostoniensis</i>	100-53	D
	<i>Kellicotia longispina</i>	500-200	D
	<i>Keratella cochlearis</i>	100-53	D
	<i>Keratella quadrata</i>	100-53	D
	<i>Keratella taurocephala</i>	200-100	D
	<i>Lecane sp.</i>	100-53	D
	<i>Lepadella sp.</i>	100-53	D
	<i>Monostyla sp.</i>	100-53	D
	<i>Polyarthra major</i>	100-53	D
	<i>Polyarthra vulgaris</i>	100-53	D
	<i>Syncheta sp.</i>	100-53	D
	<i>Trichocerca elongata</i>	100-53	D
<i>Trichocerca multicrinis</i>	200-100	D	
<i>Vanoyella sp.</i>	100-53	D	