Les communautés microbiennes des phytotelmes des Broméliacées : structure et influence de l'habitat, des conditions environnementales et des interactions biologiques

Olivier Brouard

▶ **To cite this version:**

Olivier Brouard. Les communautés microbiennes des phytotelmes des Broméliacées : structure et influence de l'habitat, des conditions environnementales et des interactions biologiques. Sciences agricoles. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II, 2012. Français. NNT : 2012CLF22229 . tel-00741962

HAL Id: tel-00741962
https://theses.hal.science/tel-00741962

Submitted on 15 Oct 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE BLAISE PASCAL **Année 2012**
N° D.U. 2229

ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE, SANTE, AGRONOMIE, ENVIRONNEMENT
N° d'ordre 577

Thèse

Présentée à l'Université Blaise Pascal pour l'obtention du grade de
DOCTEUR D'UNIVERSITÉ

(Spécialité : **Écologie et Biologie des Populations**)

Soutenue le 16 mars 2012

BROUARD Olivier

Les communautés microbiennes des phytotelmes des Broméliacées: structure, et influence de l'habitat, des conditions environnementales et des interactions biologiques

Rapporteur : **Isabelle Domaizon**, Chargée de Recherche, INRA, Thonon-les-Bains
Rapporteur : **Laurence Gaume-Vial**, Chargée de Recherche, CNRS, Montpellier
Rapporteur : **Christine Dupuy**, Professeur, Université de La Rochelle
Examinateur : **Gilles Bourdier**, Professeur, Université Blaise Pascal, Clermont-Fd
Co-directeur de thèse : **Régis Céréghino**, Professeur, Université Paul Sabatier, Toulouse
Directeur de thèse : **Jean-François Carrias**, Professeur, Université Blaise Pascal, Clermont-Fd

Laboratoire Microorganismes: Génome et Environnement, UMR CNRS 6023,
24 avenue des Landais, BP 80026, 63171 Aubière Cedex France

Remerciements

Je remercie avant tout l'ensemble des membres du jury d'avoir accepté de juger ce travail de doctorat. Ainsi, je remercie Mme Isabelle Domaizon, Mme Laurence Gaume-Vial et Mme Christine Dupuy, en leur qualité de rapporteur, et Mr Gilles Bourdier en tant que président de ce jury.

Mes remerciements vont ensuite à mes deux encadrants, sans qui ce travail n'aurait pu se réaliser.

Ainsi, je tiens tout d'abord à remercier Jean-François Carrias pour m'avoir proposé, à la suite de mon Master II, ce sujet de thèse et qui m'a donc fait confiance pour mener à terme ce doctorat. Je le remercie également vivement pour ses conseils, son encadrement et sa disponibilité ainsi que pour ses remarques constructives et cela, tout au long de ces années. Sincèrement, je lui adresse un grand merci.

Je remercie Régis Céréghino d'avoir accepté de co-diriger ce travail, pour sa précieuse aide dans le traitement statistique des données, et pour son encadrement malgré la distance. Suite à un périple dans la ville rose, je suis très heureux d'avoir fait sa connaissance, qui a ensuite mené à notre collaboration.

Ce travail ne serait rien sans toute l'équipe "Broméliacées". Je pense en particulier à Bruno Corbara, Alain Dejean, Céline Leroy et Laurent Pélozuelo, avec qui j'ai passé 2 semaines inoubliables en Guyane, et à qui j'adresse mes sincères remerciements pour leur contribution dans ce travail. Au même titre, je remercie Alain Couté du Muséum National d'Histoire Naturelle, pour son aide dans la détermination taxonomique des algues.

Un grand merci également à Mr Amblard pour m'avoir accueilli dans son laboratoire et permis de réaliser ce travail de thèse au sein du LMGE.

Merci à Denis, Lionel et surtout Bashir pour leur gentillesse et pour avoir partagé mon quotidien pendant mes premières années au labo. La vie étant faite d'opportunités, votre place au sein du bureau "sans nom" n'est pas restée longtemps vacante, occupée depuis par Jo et Fanny (il va falloir par ailleurs remédier au fait que notre bureau n'ait pas de qualificatif). Merci à vous deux pour votre compagnie de tous les jours et pour nos discussions.

Je tiens à remercier les membres de l'équipe "RT" à laquelle j'ai été rattaché (Delphine, Alex…), ainsi que ceux appartenant à l'équipe "VMM" (Marie…), nos collègues de couloir.

Une pensée aussi pour les filles du rez-de-chaussée : les secrétaires (Yvette et Nathalie) pour leur aide dans tout ce qui est administratif, Clarisse et Isabelle pour leur gentillesse et leur bonne humeur et Corinne pour m'avoir initié et transmis son savoir faire en biomol.

Un grand merci à tous les "jeunes" du labo avec qui j'ai fait un bout de chemin, et avec qui j'ai passé de bons moments. Ceux du bureau bleu (Marion, Charles, Hélène), ceux du bureau jaune (Aurélie, Emilie, Jérémy), ceux du bureau infesté (Benj, Marlène, Stéphanie, Eléonore) et tous les autres répartis dans le labo (Eric, Jérémy, Pierre…).

J’aurais un mot plus particulier pour Jeff, Guillaume et Mélanie (mais non je ne vous ai pas oublié !!). J’ai passé d’excellents moments à vos côtés, de bonnes tranches de rigolade, au labo comme à l’extérieur. Je ne peux que vous souhaiter bonne chance à vous et bonne continuation et espérer que nos chemins se croiseront à nouveau dans le futur et qu’on gardera contact.

Il convient également d’inclure dans mes remerciements toutes les personnes extérieures au laboratoire mais qui ont pourtant (malgré eux) contribué de près ou de loin à la réalisation de ce doctorat. A toi Lydie, ma chérie qui me supporte depuis ces nombreuses années, à mes parents qui m’ont toujours soutenu, ainsi que Didier pour sa relecture, mes grands parents, oncles et tantes, cousins-cousines, ainsi que mes sœurs et leur moitié, toute la belle famille et les nombreux ptits neveux et nièces : MERCI.

Enfin, tous mes amis à ne pas oublier en particulier, Nico, Fran, Alex, Pierro, Ju, Ludo, Djé, Charlotte, Mic, Momotte… qui m’accompagnent depuis tant d’années (depuis le collège pour certains), et à qui j’adresse ma gratitude.

Et pour n’oublier personne, je remercie toutes celles et ceux qui ont participé de près ou de loin à la réalisation de ce doctorat, et qui pourront se reconnaitre dans cette formule.

A tous mes proches qui ne sont plus…

Résumé

Les Broméliacées sont une vaste famille de plantes à fleurs néotropicales dont certaines ont la capacité de retenir de l'eau et des détritus grâce à l'agencement de leurs feuilles qui forment un phytotelme (du grec *phyto* : plante et *telma* : mare). Elles fournissent ainsi un habitat pour de nombreux organismes aquatiques, depuis les micro-organismes jusqu'aux vertébrés. Dans cet écosystème aquatique, les détritus collectés sont le plus souvent de la litière qui constitue la base du réseau trophique dont dépend la Broméliacée pour l'acquisition des nutriments. Ces phytotelmes forment des microcosmes aquatiques naturels très nombreux et distribués dans des environnements très divers, allant du sous-bois de la forêt tropicale à des sites très exposés comme les inselbergs. De plus, certaines espèces entretiennent des relations mutualistes très poussées avec des invertébrés terrestres tels que les fourmis, alors que d'autres, qui ont évolué dans des environnements très pauvres en nutriments, ont eu recours à l'insectivorie. Si les communautés d'invertébrés de ces phytotelmes ont fait l'objet de nombreux projets de recherche en écologie, nos connaissances sur la structure des communautés de micro-organismes sont très parcellaires, et les facteurs de contrôle qui façonnent ces communautés sont le plus souvent déduits d'études réalisées dans d'autres écosystèmes aquatiques.

L'objectif général de ce travail de thèse a été d'analyser l'influence de facteurs environnementaux et biologiques sur la structure et la diversité des communautés microbiennes aquatiques des phytotelmes des Broméliacées localisées dans des environnements contrastés de Guyane française. Nous avons examiné les communautés aquatiques de 8 espèces de Broméliacées à réservoirs situées sur deux sites en Guyane française, en considérant différentes variables abiotiques et biotiques, tels que les traits végétatifs des plantes, la taille de l'habitat, les groupes fonctionnels d'invertébrés, l'association mutualiste avec des fourmis…etc.

Les résultats obtenus mettent en lumière l'ubiquité de différents groupes de micro-organismes (virus, bactéries, champignons, algues eucaryotes et cyanobactéries, protozoaires et micro-métazoaires) dans cet écosystème et l'importance fonctionnelle d'organismes autotrophes dans ce réseau trophique considéré jusque-là comme exclusivement détritique. Ces plantes procurent ainsi une grande variété d'environnements aquatiques, depuis des écosystèmes exclusivement hétérotrophes (*e.g. Guzmania lingulata*) jusqu'à des écosystèmes ayant un fonctionnement autotrophe dominant, en particulier chez les plantes les plus exposées (*e.g. Catopsis berteroniana*). La structure du réseau trophique microbien des Broméliacées dépend en grande partie (1) de la structure de l'habitat, c'est-à-dire des traits végétatifs des plantes tels que la taille de celles-ci et le nombre de réservoirs, et (2) des conditions environnementales dans lesquelles sont situées les plantes, à savoir l'exposition à la lumière et l'approvisionnement en ressources détritiques. Pour la Broméliacée de jardins de fourmis *Aechmea mertensii*, l'identité de la fourmi associée conditionne la structure de l'habitat et la localisation de la plante, ce qui influence indirectement la structure du réseau trophique microbien. Les invertébrés aquatiques sont impliqués dans le contrôle des communautés microbiennes de par leur filtration sur les micro-organismes. L'analyse des patterns de distribution suggère toutefois que leurs activités d'excrétion, de fragmentation des détritus et de recyclage de la matière organique ont un effet positif sur le réseau microbien. Les communautés bactériennes de la Broméliacée insectivore *Catopsis berteroniana*, sont principalement modulées par le nombre de carcasses de fourmis, qui constituent l'essentiel des proies de cette plante.

Ces travaux mettent en lumière la très grande diversité des écosystèmes aquatiques créés par les Broméliacées, et l'importance de ces dernières pour le maintien de la diversité taxonomique et fonctionnelle des micro-organismes en forêt tropicale.

Mots clés : micro-organismes ; réseau trophique aquatique ; Broméliacées à réservoirs ; phytotelmes ; Guyane française ; forêt tropicale.

Abstract

Bromeliads are a large family of neotropical flowering plants. The leaves of many bromeliads are tightly interlocking, forming wells that collect water and organic detritus. These phytotelmata (plant-held water) provide habitat for numerous aquatic organisms ranging from microorganisms to vertebrates. In this aquatic ecosystem, detritus (usually leaf litter) form the basis of a food web upon which depends the nutrition of the bromeliad. In tropical forests, these phytotelmata form abundant natural aquatic microcosms, distributed in a large range of tropical environments, from understory to overstory. In addition, some species of tank-bromeliads share mutualistic relationships with terrestrial invertebrates such as ants, while others have evolved in nutrient-poor environments and have become insectivorous. Although numerous ecological studies have dealt with invertebrates communities, analyses of the structure of microbial communities in tank-bromeliads remain very scarce and factors that shape these communities derived mostly from studies of others aquatic ecosystems.

Here, we analyzed the impact of environmental and biological factors on the structure and the diversity of aquatic microbial communities in tank-bromeliads located in contrasted environments in French Guiana. We examined aquatic communities inhabiting tanks of 8 bromeliad species located in two sites of French Guiana, and analyzed the impact of different abiotic and biotic variables, such as vegetative traits of plants, habitat size, functional feeding groups of invertebrates, mutualistic association with ants…etc.

Our results highlight the ubiquity of microbial groups (virus, bacteria, fungi, eukaryotic algae and cyanobacteria, protozoans and micrometazoans) in this ecosystem and the significance of autotrophic organisms in this detritus-based system. These plants provide a wide variety of aquatic environments; from strict heterotrophic systems (*e.g. Guzmania lingulata*) to mixed systems in which the autotrophic compartment sometimes dominates (*e.g. Catopsis berteroniana*). The structure of the microbial food web in tank-bromeliad largely depends on (1) the habitat structure (*i.e.* the vegetative traits of the plants such as plant height and the number of wells), and (2) the environmental conditions of the plants (*i.e.* light exposure and input of detrital organic matter). For the ant-garden bromeliad *Aechmea mertensii*, we found that the identity of the associated ant affects both habitat structure and plant location, which in turn influence the structure of the microbial food web. Through their filtration, aquatic invertebrates are involved in the control of microbial communities. However, the analysis of the distribution patterns suggests that their activities of excretion, detrital processing and nutrient cycling positively affect the microbial food web. In the insectivorous tank-bromeliad *Catopsis berteroniana*, bacterial communities were mostly driven by the number of dead ants, which represent the main trapped preys in this plant.

This work highlights the huge diversity of aquatic ecosystems that are created by bromeliads, and their significance for the maintenance of taxonomic and functional diversity of microorganisms in tropical forests.

Key words: microorganisms; aquatic food web; tank-bromeliads; phytotelmata; French Guiana; rainforest.

SOMMAIRE

LISTE DES ABRÉVIATIONS 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE 3

SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE ET OBJECTIFS DE LA THÈSE 9

I. SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE 11

1. Le réseau trophique microbien 11

1.1. Les micro-organismes et leur biodiversité 11

1.2. Rôle des micro-organismes dans les cycles biogéochimiques 13

1.3. Le concept de boucle microbienne 14

1.4. Evolution des concepts en milieu pélagique 16

1.5. Les principaux acteurs du réseau et leur rôle 18

1.5.1. Les producteurs primaires et secondaires 18

1.5.1.1. Le phytoplancton 18

1.5.1.2. Bactéries, archées et champignons 18

1.5.2. Les consommateurs intermédiaires 19

1.5.3. Les virus 20

1.5.4. Les parasites eucaryotes 21

1.5.5. Les prédateurs métazoaires des micro-organismes 22

1.5.5.1. Les rotifères 22

1.5.5.2. Les micro-crustacés métazoaires : copépodes et cladocères 23

1.6. Les micro-organismes dans les réseaux trophiques non pélagiques 25

1.6.1. Milieux lotiques 25

1.6.1.1. Fonctionnement général 26

1.6.1.2. Communautés associées aux litières 27

1.6.1.3. Communautés des biofilms 29

1.6.1.4. Micro-organismes et réseau trophique en milieu lotique 30

1.6.1.5. Spécificités des milieux lotiques 33

1.6.2. Autres milieux 33

1.7. Les micro-organismes et les écosystèmes tropicaux 35

1.8. Les microcosmes : intérêts et limites pour l'étude des réseaux trophiques 36

1.8.1. Les microcosmes artificiels 36

1.8.2. Les microcosmes naturels 37

2. Les phytotelmes : des microcosmes naturels encore peu étudiés 38

2.1. Introduction 38

2.2. Les différents types de phytotelmes 41

2.2.1. Les dendrotelmes 41

2.2.2. Les entre-nœuds de bambou 45

2.2.3. Les feuilles, bractées ou pétales de plantes 46

2.2.4. Les plantes pichets 49

2.2.4.1. Cephalotaceae 49

2.2.4.2. Nepenthaceae 50

2.2.4.3. Sarraceniaceae 51

2.2.5. Les Broméliacées à réservoirs 53

2.2.6. Autres exemples de phytotelmes 56

2.3. Un phytotelme très étudié : *Sarracenia purpurea* 56

2.3.1. Fonctionnement général du phytotelme 56

2.3.2. L'écosystème aquatique 57

2.3.2.1. Le réseau trophique 57

2.3.2.2. Composition et densité des micro-organismes 59

2.3.3. Décomposition de la matière organique 62

2.3.4. Intérêt de l'utilisation de *S. purpurea* en écologie des populations et des communautés 62

2.4. Les Broméliacées épiphytes: fonctionnement du phytotelme et structure des communautés aquatiques associées 63

2.4.1. Absorption foliaire et nutrition azotée 63

2.4.2. L'écosystème aquatique bromélien 66

2.4.2.1. Un habitat aquatique particulier 66

2.4.2.2. Macro-faune aquatique : biodiversité et interactions 68

2.4.2.3. Abondance et diversité microbienne 69

2.4.2.4. Réseau trophique 70

2.4.2.5. Importance des Broméliacées épiphytes 73

2.5. Des Broméliacées originales 73

2.5.1. Une association particulière : Broméliacées à réservoirs et fourmis 73

2.5.1.1. Les jardins de fourmis 73

2.5.1.2 Une association à bénéfices réciproques 75

2.5.1.3. Les jardins à *Aechmea mertensii* 76

2.5.2. Les Broméliacées insectivores 77

2.5.2.1. Les *Brocchinia* insectivores 78

2.5.2.2. *Catopsis berteroniana* 79

2.5.2.3. La Proto-carnivorie 80

2.6. Rôle des Broméliacées à réservoirs pour la biodiversité tropicale 81

2.6.1. Faune aquatique 81

2.6.2. Faune terrestre 81

2.7. Les microcosmes naturels, des outils indispensables en écologie 82

II. OBJECTIFS DE LA THÈSE 84

MATÉRIEL ET MÉTHODES 87

I. PRÉSENTATION DES SITES D'ÉTUDES 89

1. La Guyane 89

1.1. Géographie et climat 89

1.2. Biodiversité 92

1.3. Espaces naturels protégés 93

2. Réserve Naturelle et station de recherche des Nouragues 94

2.1. Création et objectifs de la station de recherche 94

2.2. Principales caractéristiques du site de recherche 95

3. Le site de Petit-Saut 97

II. ÉCHANTILLONNAGES ET ANALYSES *IN SITU* **98**

1. Broméliacées échantillonnées **98**

2. Prélèvement des échantillons **101**

3. Traits des plantes **101**

4. Lumière incidente **102**

5. Autres paramètres **102**

III. ANALYSES AU LABORATOIRE **102**

1. Matière organique détritique **102**

2. Dénombrement des micro-organismes **103**

2.1. Préparation des échantillons **103**

2.2. Bactéries totales et particules virales **104**

2.3. Nanoalgues et flagellés hétérotrophes **105**

2.4. Ciliés, rhizopodes, microalgues et rotifères **106**

2.5. Evaluation des biovolumes et des biomasses **106**

3. Macro-invertébrés **107**

IV. ANALYSES STATISTIQUES **108**

RÉSULTATS **113**

PUBLICATION 1 : INFLUENCE DE GRADIENTS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA DIVERSITÉ FONCTIONNELLE DANS LES PHYTOTELMES DES BROMÉLIACÉES **115**

Préambule **117**

Understory environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems **119**

PUBLICATION 2 : IMPORTANCE DES ALGUES DANS LA CHAÎNE ALIMENTAIRE DÉTRITIQUE DES BROMÉLIACÉES **133**

Préambule **135**

Are algae relevant to the detritus-based food web in tank-bromeliads? **137**

PUBLICATION 3 : UN MUTUALISME PLANTE-FOURMI INFLUENCE LES GROUPES FONCTIONNELS DE PROTISTES DANS UN ÉCOSYSTÈME BROMÉLIEN **155**

Préambule **157**

An ant-plant mutualism influences protist communities in a bromeliad ecosystem **159**

PUBLICATION 4 : LES CARCASSES DE FOURMIS ET LA STRUCTURE DE L'HABITAT FAÇONNENT LES COMMUNAUTÉS MICROBIENNES DANS LA BROMÉLIACÉE À RÉSERVOIRS INSECTIVORE, *CATOPSIS BERTERONIANA* **177**

Préambule **179**

Ant carcasses and habitat structure shape microbial communities in the protocarnivorous bromeliad *Catopsis berteroniana* **181**

DISCUSSION GÉNÉRALE, CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES **195**

I. STRUCTURE DU RÉSEAU TROPHIQUE MICROBIEN DANS LES RÉSERVOIRS DES BROMÉLIACÉES **197**

1. Abondance et distribution des communautés aquatiques microbiennes **197**

2. Importance des algues et structure du réseau trophique microbien **201**

II. PRINCIPAUX FACTEURS DE RÉGULATION DES COMMUNAUTÉS MICROBIENNES **203**

1. La matière organique particulaire (MOP) **204**

2. La lumière **205**

3. Structure de l'habitat **207**

4. Invertébrés aquatiques **209**

5. Mutualisme plante-fourmi **210**

III. CONCLUSIONS ET PERPECTIVES **212**

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES **217**

ANNEXES **257**

LISTE DES ABRÉVIATIONS

Am-Cf : *Aechmea mertensii* associée à *Camponotus femoratus*

Am-Pg : *Aechmea mertensii* associée à *Pachycondyla goeldii*

ANOVA : Analyse de variance

COD : Carbone Organique Dissous

COP : Carbone Organique Particulaire

DCA : Analyse des correspondances redressées ("Detrended Correspondence Analysis")

FPOM : Matière Organique Particulaire Fine

HNF : Nano-flagellés hétérotrophes

MOD : Matière Organique Dissoute

MOP : Matière Organique Particulaire

RDA : Analyse de redondance ("Redundancy Analysis")

SOM : Self Organizing Map, technique d'analyse statistique utilisant les réseaux de neurones

UV : Ultraviolet

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'écologie a été référencée par **Likens (1992)** comme la science des interactions, où les organismes sont à la fois affectés par leur environnement et affectent celui-ci. Parmi les nombreux environnements qui composent notre planète, les écosystèmes aquatiques représentent des milieux substantiels, recouvrant plus de 70% de la surface de la Terre. A travers l'étude des flux de matière et d'énergie, la compréhension du fonctionnement des écosystèmes aquatiques a conduit les scientifiques à théoriser et modéliser le fonctionnement de ces systèmes. Or, si depuis les travaux de **Lindeman (1942)** de nombreuses études ont cherché à comprendre les processus de régulation des réseaux trophiques, nombreuses sont celles qui ont gardé un cadre de chaîne trophique linéaire et négligé "l'arène des interactions". En outre, des travaux récents montrent la nécessité de lier le fonctionnement de l'écosystème à la biodiversité dans nos schémas fonctionnels **(Srivastava *et al.*, 2004 ; Duffy *et al.*, 2007 ; Woodward, 2009)**. Ainsi, d'une conception de chaîne trophique simple et linéaire, les progrès scientifiques des quarante dernières années ont permis d'améliorer les modèles trophiques, *via* les concepts de boucle et réseau microbien. De ce fait, en révélant l'importance du compartiment microbien, l'écologie microbienne aquatique a été propulsée comme une discipline majeure de l'écologie aquatique **(Pomeroy *et al.*, 2007)**.

Au cours des années 80, plusieurs modèles concernant la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques ont vu le jour **(Pinel-Alloul *et al.*, 1998)**, en particulier la théorie des cascades trophiques (**Carpenter *et al.*, 1985)**, le modèle "Bottom-up-Top-down" **(McQueen *et al.*, 1986, 1989)**, le modèle "Proie-dépendant" **(Persson *et al.*, 1988)** et le modèle "Ratio-dépendant" **(Arditi & Ginzburg, 1989)**. Malgré les nombreux travaux sur ces différents modèles, peu relatent les réponses du réseau microbien dans ces approches **(Pinel-Alloul *et al.*, 1998)**. Par exemple, les mécanismes de cascades trophiques semblent mal connus au niveau microbien tant les études disponibles, soit se contredisent, soit indiquent des résultats non significatifs. Les approches en milieu pélagique montrent une atténuation des effets en cascade de la prédation sur les micro-organismes, provoquée par la présence de particules détritiques (ayant une fonction de refuge, en plus de celle de ressource) et induisant des phénomènes de rétroactions **(Passow, 2002)**. Ceci constitue un des exemples soulignant l'action synergique des différents facteurs de contrôle, et illustre la difficulté d'élucider les mécanismes écologiques, qui façonnent les réseaux trophiques **(Kitchell & Carpenter, 1988)**. En outre, les possibilités d'application de ces modèles restent controversées, notamment lorsque les organismes mixotrophes et omnivores sont intégrés, et en particulier en zone tropicale **(Pinel-Alloul *et al.*, 1998 ; Danger *et al.*, 2009)**. De même, l'opposition de deux paradigmes [*i.e.* réseaux trophiques basés sur la dégradation de la

matière organique ("brown") et ceux basés sur la production primaire ("green")] est récurrente en écologie aquatique. Pourtant, les schémas conceptuels actuels tendent à lier ces deux modes de fonctionnement. La détermination de leur contribution respective au sein des réseaux trophiques est devenu un enjeu crucial **(Moore *et al.*, 2004 ; Butler *et al.*, 2008)** car la forte variabilité du couplage bactérie-production primaire affecte fortement le fonctionnement des écosystèmes **(Azam & Malfatti, 2007)**.

L'étude des réseaux trophiques peut être appréhendée par différentes approches. L'une d'entre elles, proposée initialement par **Lindeman (1942)**, consiste à regrouper les organismes en niveaux trophiques ou groupes fonctionnels. Il est bien connu que des taxons différents peuvent avoir les mêmes fonctions au sein de l'écosystème **(Hall *et al.*, 2000)**, de même que des processus différents peuvent mener à des patrons similaires **(Levin, 1992)**. Agréger les taxons en groupes fonctionnels permet d'obtenir moins de catégories que les listes d'espèces ne le font **(Bonada *et al.*, 2007)**, ce que simplifie *a priori* les prédictions des réponses des communautés aux fluctuations environnementales, et cela sur des patrons d'échelles spatiales différentes. Aux vues de la littérature, les connaissances sur les réseaux trophiques aquatiques émanent principalement des milieux pélagiques marins et lacustres et des biotopes lotiques, où le compartiment microbien est souvent partiellement intégré et représente une "boite noire".

Découverts au XVII^{e} siècle, les micro-organismes n'ont été que récemment admis comme une composante importante et essentielle du vivant. Potentiellement cosmopolites, ils ont un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes en intervenant dans tous les cycles biogéochimiques **(Falkowski *et al.*, 2008)**. Apparus il y a plus de 3,5 milliards d'années, ce qui leur a permis ainsi une longue évolution, les micro-organismes ont su s'adapter à des conditions environnementales diverses et contribuent inexorablement à la biodiversité de notre planète **(Weisse, 2006 ; Pedrós-Alió, 2006)**. Dans la plupart des écosystèmes, la minéralisation de la matière organique est en grande partie liée à leur activité et ils sont le plus souvent une source de nourriture essentielle pour les métazoaires, formant ainsi la base de nombreux réseaux trophiques **(Pomeroy *et al.*, 2007 ; Falkowski *et al.*, 2008)**. Ainsi, compte tenu de leur impact sur l'environnement, la santé et l'économie, les services qu'ils fournissent à la société humaine sont considérables **(*e.g.* Berthelin, 1987 ; Edwards *et al.*, 2001 ; Daily *et al.*, 2000)**. Malgré les avancées technologiques et méthodologiques réalisées au cours des trente dernières années **(Amblard *et al.*, 1998 ; Azam & Malfatti, 2007)**, nos connaissances sur les micro-organismes, tant en terme de quantification que dans les estimations de diversité microbienne, restent minces face au gigantesque réservoir qu'ils constituent **(Weisse, 2006 ;**

Pedrós-Alió, 2006). Dans le contexte actuel de réchauffement climatique et d'érosion de la biodiversité, les micro-organismes nous offrent des modèles d'études à des échelles temporelles et spatiales compatibles avec les enjeux présents. Néanmoins les travaux sur les micro-organismes se heurtent à certaines difficultés, notamment méthodologiques. De plus, en dépit de l'existence de plusieurs définitions qui existent pour qualifier un micro-organisme **(Caron *et al.*, 2009)**, et la notion d'espèce rare **(Pedrós-Alió, 2006 ; Caron & Countway, 2009)**, aucune n'est vraiment satisfaisante ce qui alimente de nombreux débats au sein de la communauté scientifique **(Mayden, 1997)**.

Afin de contribuer au développement d'un cadre conceptuel intégrant les micro-organismes dans un continuum trophique, il est nécessaire d'analyser les patrons de distribution et de diversité des micro-organismes en relation avec les conditions environnementales, mais aussi de mettre en évidence la nature des interactions qui régissent la structure des communautés. Selon **Pomeroy (2001)**, les mesures empiriques au sein de systèmes naturels et complexes demeurent, à l'heure actuelle, la meilleure façon d'intégrer tous les processus des écosystèmes. Les réservoirs d'eau formés par les feuilles des Broméliacées, représentent un écosystème à la fois original et tout à fait adapté à l'analyse des patrons de distribution et de diversité des micro-organismes en relation avec les conditions environnementales. En effet, avec plus de 3000 espèces décrites **(Luther, 2008)**, les Broméliacées couvrent un vaste ensemble d'habitats et de gradients environnementaux au sein des forêts néotropicales, dont elles contribuent à l'extraordinaire diversité. Elles représentent l'une des catégories les plus diversifiées des phytotelmes (du grecque *phyto* : plante et *telma* : mare), terme qui regroupe tous les végétaux capables de retenir durablement de l'eau. Ces microcosmes naturels forment des écosystèmes aquatiques bien délimités spatialement, très nombreux et comparables à des îles **(Srivastava, 2006)**. Facilement manipulables, ce sont des microsystèmes pertinents pour étudier la variabilité de leurs communautés associées et de leurs interactions **(Armbruster *et al.*, 2002)** et pour tester différentes théories écologiques **(Srivastava, 2006 ; Srivastava & Bell, 2009)**.

L'utilisation du phytotelme des Broméliacées peut être appréhendée selon plusieurs approches, dont deux ont été utilisées dans le cadre des travaux conduits au cours de cette thèse, à savoir : (1) comme modèle d'étude pour tester des concepts écologiques, en particulier, par la réalisation de manipulations des communautés et (2) par une approche écosystémique. Celle-ci a consisté à analyser la distribution et la structure des communautés microbiennes aquatiques des phytotelmes des Broméliacées localisées dans des environnements contrastés de Guyane française.

La première partie de ce manuscrit est consacrée à une revue bibliographique traitant des réseaux trophiques microbiens et des phytotelmes. La présentation des sites d'études, des méthodes employées et des objectifs de ce travail font suite à cette synthèse bibliographique. La troisième partie du manuscrit, présente les résultats obtenus et est divisée en quatre parties, exposées en autant d'articles. Les deux premières études traitent plus particulièrement de la structure des communautés et des réseaux trophiques dans différentes espèces de Broméliacées se répartissant selon des gradients environnementaux. Dans la troisième publication, une attention particulière a été portée à l'influence indirecte de fourmis mutualistes d'une Broméliacée sur les communautés de protistes. Enfin, la quatrième étude se focalise sur la structure des communautés microbiennes au sein des réservoirs d'une plante insectivore d'un unique site aux conditions environnementales particulières. Dans cette dernière publication, nous avons ainsi cherché à savoir si l'origine de la matière organique animale pouvait influencer les communautés aquatiques microbiennes.

SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

ET

OBJECTIFS DE LA THÈSE

I. SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

1. Le réseau trophique microbien

1.1. Les micro-organismes et leur biodiversité

Les micro-organismes (ou microorganismes ou microbes) sont définis comme étant les organismes procaryotes et eucaryotes invisibles à l'œil nu, c'est-à-dire de taille inférieure à 1 mm **(Caron *et al.*, 2009)**. Ainsi, les micro-organismes comprennent des représentants dans chacun des trois domaines du vivant, à savoir Bacteria, Archeae et Eukarya **(Fig. 1)** et dans presque tous les principaux phylums. Leur répartition et leur diversité (taxonomique et phyllogénétique), couplées à de fortes abondances, font que les micro-organismes, et particulièrement les formes aquatiques, sont virtuellement cosmopolites.

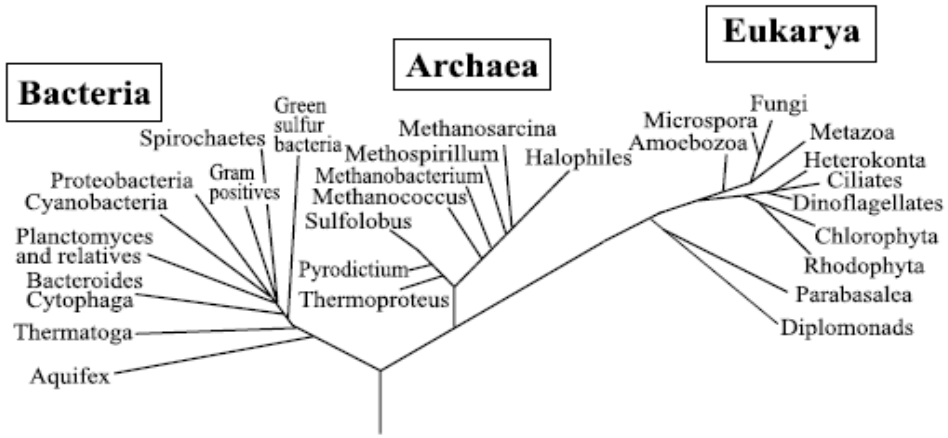


Figure 1. Arbre phylogénétique présentant les trois domaines du vivant (Selon **Weisse, 2006**).

Cette large distribution amena le biologiste hollandais Lourens Bass-Becking à formuler en 1934 le concept selon lequel "tout le monde est partout, c'est l'environnement qui sélectionne" ("*everything is everywhere, the environment selects*") illustrant le fait que les micro-organismes sont cosmopolites mais ne se développent que si un habitat approprié existe **(**cf. **Quispel, 1998** pour une courte revue des publications de Baas-Becking ; **Whitfield, 2005)**. Cette vision, à laquelle les biologistes se sont tenus pendant environ un siècle, induit, entre autres, que la dispersion n'est achevée que si au moins quelques taxons sont mieux adaptés à un environnement local spécifique que les taxons déjà présents. Cela sous-entend aussi que les micro-organismes sont fortement tolérants au stress, et qu'ils peuvent donc survivre sur de longues distances **(Hughes Martiny *et al.*, 2006).**

Bien qu'il n'y ait aucun doute sur le fait que la majorité de la diversité du vivant soit représentée par les micro-organismes, cette diversité microbienne reste peu connue par rapport à celle des plantes et des animaux. En effet on estime que moins de 10%, voir moins de 1%, des espèces procaryotes ont été décrites **(Weisse, 2006)**. Les micro-organismes ont souvent été négligés dans les études écologiques traditionnelles, en raison d'un manque de méthodes adéquates pour les quantifier et les caractériser. Ainsi, l'évaluation de leur diversité est limitée à cause de leur petite taille, de l'absence de diagnostic de caractères phénotypiques et également du fait que beaucoup d'entre eux sont difficiles à isoler et à cultiver **(Dorigo *et al.*, 2005).** L'émergence des nouvelles techniques d'analyses, comme par exemple la microscopie à épifluorescence, la cytométrie de flux, l'analyse d'images… et plus récemment les outils moléculaires, a révolutionné le domaine de l'écologie microbienne au cours des trente dernières années tant au niveau de la quantification, que dans l'estimation de la biodiversité **(Amblard *et al.*, 1998 ;** revue de **Weisse, 2003 ; Dorigo *et al.* 2005)**. Par exemple, les techniques moléculaires (PCR, fingerprint) ont révélé que chaque lac et étang comportait ses propres communautés de bactérioplancton **(Yannarell & Triplett 2004 ; Hahn *et al.*, 2005 ; Schauer & Hahn 2005 ; Langenheder *et al.*, 2006)**. De nombreuses études montrent que certains taxons ont une distribution cosmopolite alors que d'autres ont une distribution plus restreinte **(Coleman, 2002 ; Richards *et al.*, 2005 ; Mitchell & Meisterfeld, 2005 ; Langenheder *et al.*, 2006).**

L'estimation de la biodiversité des micro-organismes se heurte à un problème de taille : la définition d'espèce. Plus de 20 concepts existent dans la littérature pour définir une espèce **(**revue de **Mayden, 1997)**. Si la prise en compte des guildes fonctionnelles (par exemple les bactéries hétérotrophes ou les protistes algivores) est une approche adéquate pour quantifier les voies métaboliques, elle demeure inappropriée pour relater la diversité des micro-organismes aquatiques. De plus, la notion d'espèce n'est pas sans conséquence sur l'interprétation des données moléculaires lorsque l'on considère que les "espèces" microbiennes sont cosmopolites **(Finlay, 2002)**. En effet, beaucoup d'études assignent les différentes espèces de micro-organismes d'après leur ADN ribosomal avec un pourcentage de similarité inférieur à 97%. Or si ce taux était appliqué à des organismes de plus grande taille, il correspondrait à affirmer qu'une famille d'oiseaux ou encore que les primates appartiennent tous à la même espèce et sont ubiquistes **(Whitfield, 2005 ; Hughes Martiny *et al.*, 2006)**.

Le principal problème du concept "*everything is everywhere*" est qu'il ne repose pas sur une hypothèse vérifiable. De même, il est inconvenant de statuer sur le vrai nombre d'espèces de protistes aussi longtemps que des continents entiers comme l'Amérique du Sud

resteront sous-échantillonnés **(Foissner, 2008)**. Considérant les nombreux travaux réalisés au cours des dernières années, l'ubiquité des micro-organismes n'apparaît pas si évidente **(Lachance, 2004)**. En revanche, ces travaux confirment que le milieu de vie ("*the environment selects*") est responsable en grande partie de la variation spatiale de la diversité microbienne **(Hughes Martiny *et al.*, 2006)**. La biogéographie microbienne n'en est toutefois qu'à ses débuts et ne nous permet pas, à l'heure actuelle, d'apprécier les patterns de distribution des micro-organismes **(Whitfield, 2005 ; Youseph *et al.*, 2007)**.

1.2. Rôle des micro-organismes dans les cycles biogéochimiques

La Terre possède des systèmes naturels de recyclage des éléments essentiels à la vie, que l'on nomme cycles biogéochimiques. Un cycle biogéochimique est le processus de transport et de transformation cyclique d'un élément ou composé chimique circulant au travers des grands réservoirs que sont la géosphère (écorce terrestre et sol), l'atmosphère (air), l'hydrosphère (eau de mer, rivières et lacs, glaciers), dans lesquels se retrouve la biosphère (l'ensemble des êtres vivants). Les divers cycles confèrent à la biosphère une capacité de régulation qui est à la base de la pérennité des écosystèmes grâce à la grande stabilité qu'elle assure (tout du moins en dehors des interventions humaines et phénomènes géoclimatiques exceptionnels). Ces cycles biogéochimiques sont en interaction les uns avec les autres et lient les différents écosystèmes entre eux. Les six éléments principaux (hydrogène, carbone, azote, oxygène, soufre et phosphore) auxquels il convient d'ajouter les métaux lourds, forment les éléments constitutifs majeurs de toutes les macromolécules biologiques **(Schlesinger, 1997)**.

Au sein des réseaux trophiques et, plus généralement, dans le fonctionnement des écosystèmes, les micro-organismes (essentiellement bactéries, archées et champignons) du sol, des eaux, des sédiments, des océans, interviennent comme les principaux agents dans le fonctionnement des cycles biogéochimiques de divers éléments **(Ehrlich, 2002 ; Falkowski *et al.*, 2008)** dont ils régulent et déterminent même totalement certaines étapes. A titre d'exemple, au sein du cycle de l'azote, la production de nitrate (NO_3^-) en présence d'oxygène [oxydation de l'ammonium (NH_4^+) en NO_3^-] n'implique que des bactéries ou archées très spécialisées, pour la plupart chimioautotrophes. Dans cette voie à deux étapes, on a dans un premier temps une oxydation de l'ammonium en nitrites (NO_2^-) *via* l'hydroxyamine, et ensuite les nitrites sont oxydés en nitrates par un ensemble de bactéries nitrifiantes **(Falkowski, 1997)**.

Les micro-organismes contribuent également au couplage des cycles biogéochimiques (par exemple, C et N, C et Fe…). En effet, ces processus requièrent une coopération synergique d'assemblages d'espèces multiples, phénomène typique dans la plupart des transformations biogéochimiques. Ainsi, en faisant intervenir des couples de réactions d'oxydoréduction conduit par différents micro-organismes (souvent séparés spatialement ou temporellement), ces processus influencent le fonctionnement des écosystèmes **(Fennel *et al.*, 2005)**. En raison des commodités physiologique et biochimique, les cycles élémentaires ont généralement été étudiés de manière isolée, bien qu'ils aient co-évolué et que chacun influence le résultat des autres **(Gerlt *et al.*, 2001)**.

1.3. Le concept de boucle microbienne

Parmi les cycles des différents éléments, celui du carbone apparaît comme primordial dans le fonctionnement des écosystèmes et demeure le plus étudié. En effet, le carbone étant l'une des molécules les plus abondantes de la biosphère, il est considéré comme l'élément fondamental impliqué dans les processus de transfert d'énergie et de matière au sein des réseaux alimentaires. Ces derniers ont été très étudiés en milieu aquatique pélagique, mais ce n'est qu'à partir des années 1980, que l'on a intégré au sein de ces réseaux le compartiment microbien. Ainsi, en s'interrogeant sur les facteurs de contrôle des bactéries en milieu marin, **Pomeroy (1974)** fût le principal précurseur de l'écologie microbienne aquatique et est à l'origine du concept de boucle microbienne ("microbial loop" ; **Azam *et al.*, 1983**). Les études des milieux aquatiques ont alors pris un nouvel essor, propulsant l'écologie microbienne aquatique comme une discipline majeure de l'écologie aquatique. D'une conception classique de chaîne trophique linéaire pélagique (phytoplancton → zooplancton → poissons) basée sur la production primaire, nous sommes passés à une vision plus complexe du fonctionnement des réseaux trophiques aquatiques en considérant l'importance et le rôle des micro-organismes dans les transferts de matière (allochtone et autochtone) et d'énergie **(Fig. 2)**.

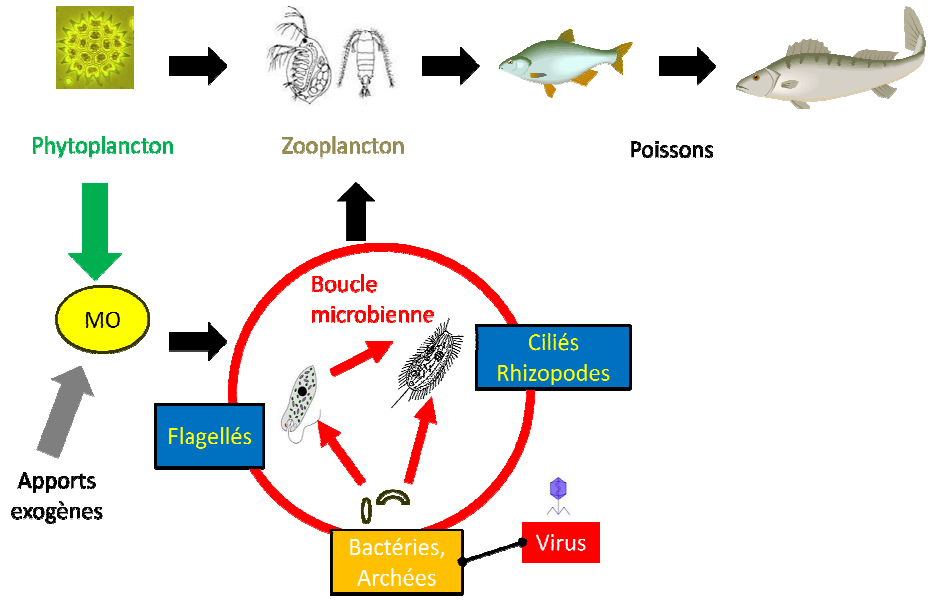


Figure 2. Représentation simplifiée du réseau trophique pélagique incluant la boucle microbienne. MO : Matière Organique.

Ainsi, les flux de matière et d'énergie transitent également *via* les micro-organismes (matière organique dissoute → bactéries hétérotrophes → protistes hétérotrophes (flagellés, ciliés, rhizopodes) → métazooplancton) pour former un véritable réseau trophique (**Azam *et al.*, 1983)**. La boucle microbienne a été définie comme l'ensemble des flux de carbone et d'énergie, et des processus microbiens associés, qui permettent à la matière organique dissoute de rejoindre la chaîne alimentaire dite classique. Ce concept de boucle microbienne souligne l'importance des organismes planctoniques de petite taille dans le cycle du carbone notamment, dont le transfert s'effectue par la prédation des organismes supérieurs sur les bactérivores (principalement les protistes flagellés et ciliés). Les bactéries hétérotrophes se développent par catabolisme de la matière organique allochtone et autochtone, cette dernière étant issue à la fois de l'activité métabolique du phytoplancton et de la matière organique dissoute ou particulaire résultant des activités de prédation des consommateurs **(Amblard *et al.*, 1998)**. En milieu pélagique une grande partie de la production primaire se retrouve sous forme dissoute ce qui la rend directement accessible aux bactéries **(Ducklow & Carlson, 1992)**, constituant la principale voie de flux de carbone. Ainsi la biomasse bactérienne représente une source de carbone pour l'écosystème pélagique, source qui serait perdue par sédimentation sans ce réseau trophique microbien.

1.4. Evolution des concepts en milieu pélagique

Au cours des trente dernières années, la vision du réseau trophique pélagique s'est considérablement complexifiée, menant à un modèle d'interactions plus abouti. Considérés dans un premier temps comme des organismes typiquement bactérivores, les protistes exhibent, en réalité, une très grande diversité de modes de nutrition, ce qui les placent à différents niveaux du réseau trophique **(Fig. 3) (Berninger *et al.*, 1993 ; Arndt *et al.*, 2000)**. De plus, suite au constat que la prédation ne pouvait expliquer à elle seule l'ensemble des pertes bactériennes en milieu aquatique **(McManus & Fuhrman, 1988)**, la découverte de fortes abondances virales **(Bergh *et al.*, 1989)** a révolutionné la conception des réseaux trophiques aquatiques. Ainsi, l'intégration des virus et du concept de "viral loop" (revue de **Weinbauer, 2004)** a permis de mieux appréhender leur rôle notamment dans le recyclage de la matière organique, essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes **(Fig. 3)**.

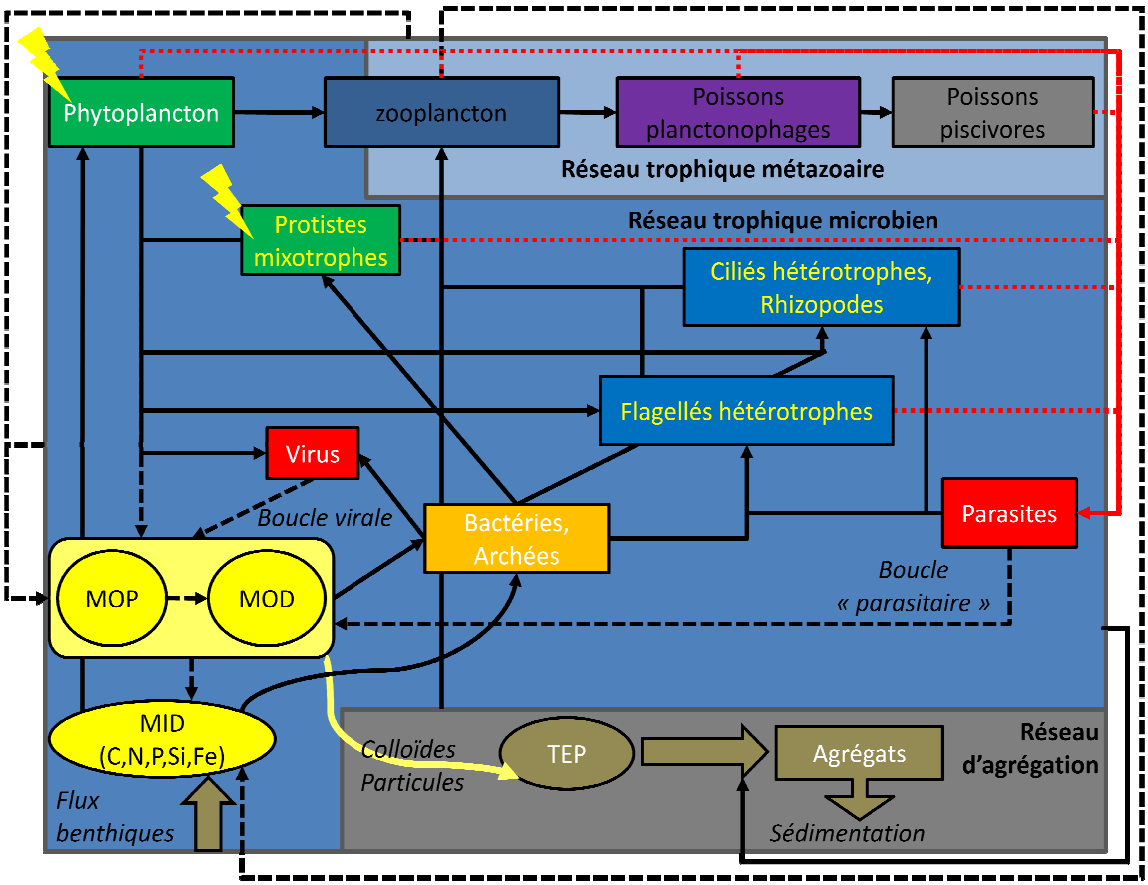


Figure 3. Le réseau trophique pélagique incluant la boucle microbienne, la boucle virale, les parasites et le réseau d'agrégation (Réalisé à partir de **Amblard *et al.*, 1998** ; **Passow, 2002** ; **Azam & Malfatti, 2007** et **Guillou *et al.*, 2008**).

De plus, une partie du carbone organique dissous provenant de l'excrétion algale se retrouve sous forme de particules polysaccharidiques qui conduisent à la formation de gels **(Chin *et al.*, 2004)** et représentent un pool de carbone plus important que tout le carbone présent comme biomasse dans les océans **(Verdugo *et al.*, 2004)**. Ces substances sont classées en trois catégories (les biofilms, les tapis microbiens et les agrégats organiques) et sont essentiellement des substances polymériques extracellulaires (EPSs). Les agrégats les plus petits, les particules organiques détritiques de nature polysaccharidiques (TEP : Transparent Exopolymer Particles ; **Passow, 2002)**, demeurent les plus étudiées. Ces derniers forment d'innombrables surfaces d'attache pour les micro-organismes et peuvent contenir aussi bien des micro-organismes que des matières colloïdales et des débris cellulaires. Généralement microscopiques, ces particules ont tendance à s'agréger entre elles aboutissant ainsi à la formation de neige marine ou lacustre **(Carrias & Sime-Ngando, 2009)**. Ces agrégats sont le lieu d'une intense activité microbienne (*hot spots*) associant bactéries, flagellés, ciliés et rhizopodes, et expliquent la grande diversité génétique retrouvée par exemple chez les bactéries marines **(Johnson *et al.*, 2006 ; Youseph *et al.*, 2007)**. Ils fourniraient également de nombreuses niches dans l'apparente homogénéité de l'écosystème pélagique. Enfin, cette voie d'agrégation est un processus fondamentalement important dans le fonctionnement des écosystèmes pélagiques, car elle accélère le processus de sédimentation de la matière organique **(Turley & Stutt, 2000)**, créant ainsi un flux d'exportation du carbone depuis la surface vers les profondeurs **(Fig. 3).**

Enfin plus récemment, suite au concept de "viral loop", celui de "myco loop" est maintenant considéré **(Kagami *et al.*, 2007a)**, grâce, notamment, à la prise en compte des activités des espèces parasites eucaryotes **(Fig. 3)**. Bien que leur importance fonctionnelle dans les flux de matière soit déjà démontrée **(Kagami *et al.*, 2011)**, leur(s) relation(s) avec les autres organismes ainsi que leur(s) rôle(s) restent largement méconnus **(Lafferty *et al.*, 2008)**.

Ainsi, en raison des nombreuses interactions qui existent au sein du réseau trophique aquatique, la vision initiale d'une boucle microbienne comme un réseau parallèle à la chaîne alimentaire linéaire a complètement été bouleversée.

1.5. Les principaux acteurs du réseau et leur rôle

1.5.1. Les producteurs primaires et secondaires

1.5.1.1. Le phytoplancton

Les producteurs primaires sont représentés par les cyanobactéries et les algues eucaryotes. Les espèces phytoplanctoniques regroupent des organismes d'une grande diversité morphologique et de taille, allant de formes unicellulaires de quelques micromètres à des colonies de l'ordre du centimètre. Bien que les communautés microphytoplanctoniques soient étudiées depuis plus d'un siècle **(Haeckel, 1904)**, la prise en compte des micro-organismes pico- et nanoplanctoniques autotrophes est plus récente, et il apparaît que ces derniers forment l'essentiel des producteurs primaires aquatiques. Les densités cellulaires du picophytoplancton varient généralement entre 10^2 et 10^5 cellules.mL^{-1}. Le genre *Synechococcus* et des Chlorophycées sont les principaux représentants respectivement des picocyanobactéries et des picoeucaryotes en milieu dulcicole **(Callieri & Stockner, 2002)**. Le rôle du phytoplancton est de convertir les éléments nutritifs en matière organique autochtone dont une fraction importante (10-60%), élaborée lors de la photosynthèse est excrétée sous forme dissoute dans le milieu **(Larsson & Hagström, 1982 ; Obernosterer & Herndl, 1995)**. Les espèces phytoplanctoniques constituent également des proies pour les protozoaires et les organismes métazoaires des niveaux trophiques supérieurs **(Amblard *et al.*, 1998)**. Compte tenu de leur position, de leurs fonctions et de leurs implications dans les relations avec les autres organismes, le phytoplancton demeure historiquement un des groupes de micro-organismes les plus étudiés **(***e.g.* **Reynolds, 2006 ; Van Donk *et al.*, 2011)**.

1.5.1.2. Bactéries, archées et champignons

Les procaryotes hétérotrophes rencontrés dans les écosystèmes aquatiques se répartissent en deux domaines, celui des Archaea et celui des Bacteria **(Woese *et al.*, 1990)**, que l'on considère généralement comme des producteurs secondaires. De part leur position basal au sein des réseaux trophiques, ces procaryotes entretiennent des interactions particulières avec les autres acteurs du réseau, interactions essentielles au fonctionnement des écosystèmes **(Azam & Malfatti, 2007)**. Leur capacité à utiliser la matière organique leur confère un rôle primordial dans le fonctionnement des réseaux trophiques, car ils participent au recyclage des éléments nutritifs et constituent une source de carbone pour les organismes

bactérivores. Les bactéries hétérotrophes utiliseraient entre 30 et 60% de la production phytoplanctonique en milieu aquatique **(Cole *et al.*, 1988 ; Ducklow & Carlson, 1992)**.

En association avec les champignons, les bactéries interviennent aussi dans la dégradation de la matière organique allochtone telle que la litière, parfois présente en grande quantité dans certains milieux aquatiques d'eau douce. Les champignons sont particulièrement efficaces dans la dégradation des polymères de haut poids moléculaire tels que la lignine, la cellulose et la chitine **(Sigee, 2005)**. Ils sont impliqués dans les premiers stades de la décomposition de la biomasse foliaire. En formant des substrats de plus grande surface et en libérant des substances labiles, ils permettent aux bactéries de coloniser efficacement ces substrats. Dans les systèmes lotiques, la dégradation de la matière organique par ces associations de micro-organismes est un processus majeur **(**cf. **paragraphe 1.6.1, p.25)**.

1.5.2. Les consommateurs intermédiaires

Ce groupe fonctionnel se compose des protistes flagellés, ciliés et des rhizopodes (amibes nues et thécamoebiens). En milieu pélagique marin et lacustre, les protistes phagotrophes interviennent dans la régulation de la dynamique des peuplements bactériens, dans le recyclage des éléments nutritifs limitant la croissance algale et constituent une ressource trophique importante pour le macrozooplancton **(Sherr & Sherr, 2002)**. Leur position au sein des réseaux trophiques démontre leur rôle clé d'intermédiaire dans le transfert de matière et d'énergie entre le picoplancton et le macrozooplancton **(Conover, 1982)**. Les protistes phagotrophes sont généralement considérés comme le principal agent de contrôle de l'abondance et de la production bactérienne **(Sanders *et al.*, 1992)**. Cependant, le mode de nutrition des ces protistes est à l'image de leur variabilité morphologique. Ainsi, bien que les protistes flagellés hétérotrophes (= non pigmentés) aient été considérés dans un premier temps comme les principaux prédateurs des bactéries hétérotrophes **(Sherr & Sherr, 2002)**, l'activité de prédation des protistes flagellés mixotrophes en milieu naturel peut être prépondérante **(Sanders *et al.*, 2000 ; Domaizon *et al.*, 2003)**. De même, les protistes ciliés pélagiques peuvent également avoir un impact sur les communautés bactériennes **(Šimek *et al.*, 1999)**, mais de nombreux protistes sont capables également d'ingérer des cellules phytoplanctoniques (des picocyanobactéries jusqu'aux algues filamenteuses de grande taille), et ainsi de créer un lien trophique direct entre la production primaire et les niveaux trophiques supérieurs **(Sherr & Sherr, 1994, 2002 ; Weisse, 2002)**.

Les flagellés hétérotrophes sont dominées par des formes nanoplanctoniques (dénommés communément HNF : "Heterotrophic Nano-Flagellates") de taille comprise entre 2 et 20 µm et sont les principaux protistes bactérivores **(Carrias *et al.*, 1996 ; Boenigk & Arndt, 2002)**. Les ciliés, qui peuvent représenter une part importante de la biomasse des consommateurs dans les réseaux trophiques microbiens **(Mathes & Arndt, 1994 ; Finlay & Esteban, 1998)** restent difficiles à appréhender d'un point de vue fonctionnel en raison de la diversité de leurs modes d'alimentation (mixotrophie, prédation, filtration) et de leurs régimes alimentaires (herbivore, omnivore, carnivore) **(Šimek *et al.*, 2000 ; Taylor & Johannsson, 1991 ; Zingel & Ott, 2000 ; Weisse, 2006)**, mais la majorité sont aussi des bactérivores importants en milieu pélagique (**Carrias *et al.*, 1996 ; Šimek *et al.*, 2000)**.

Les protistes amoeboïdes peuvent ponctuellement être très importants en milieu pélagique **(Mathes & Arndt, 1995 ; Murzov & Caron, 1996 ; Rogerson & Gwaltney, 2000)** et participer notamment au contrôle des communautés bactérienne et phytoplanctonique **(Dryden & Wright, 1987)**. Il apparaît que certaines espèces soient douées de mixotrophie car elles pouvent contenir des algues endosymbiotiques dans leur cytoplasme **(Schönborn, 1965)**. Néanmoins, ces protistes sont rarement pris en considération dans les milieux planctoniques **(Hauer & Rogerson, 2005 ; Kiss *et al.*, 2009)**, notamment parce qu'ils sont difficiles à observer **(Arndt, 1993a)**. De plus, bien que des études aient montré que les rhizopodes colonisent une grande variété d'habitats (**Mathes & Arndt, 1995 ; Gilbert *et al.*, 1998 ; Ettinger *et al.*, 2003 ; Anderson, 2007)**, la plupart d'entre eux sont des organismes benthiques, vivant en association avec les plantes aquatiques ou au fond des lacs, des marres et des eaux courantes ou encore dans les tourbières **(Han *et al.*, 2008)**.

1.5.3. Les virus

Les virus sont des entités biologiques constituées au minimum d'un acide nucléique (ADN ou ARN simple ou double brins) entouré d'une capside de nature protéique **(Valentine *et al.*, 1966)** et ne sont pas considérés comme des êtres vivants au sens propre du terme, en raison de l'absence de traceurs évolutifs comme l'ARN ribosomal qui fait que leur classification ne peut être intégrée à celle réalisée pour les êtres vivants. On estime qu'il existe sur notre planète près de 10^{31} particules virales **(Rohwer & Edwards, 2002)**, pour la plupart aquatiques, ce qui représente une abondance largement supérieure à celle de l'ensemble des organismes des trois domaines du vivant. Les virus aquatiques seraient d'une importance fonctionnelle essentielle dans divers processus structurant la dynamique de la

biodiversité microbienne aquatique : mortalité cellulaire, cycles biogéochimiques, transferts horizontaux de gènes … (**Weinbauer, 2004 ; Hamilton, 2006 ; Suttle, 2007)**. Bien que l'on considère que la majorité des virus soient bactériophages **(Wommack & Colwell, 2000)**, de nombreuses études suggèrent qu'une fraction significative de particules virales peut être associée aux algues et aux cyanobactéries **(Bettarel *et al.*, 2002 ; Dorigo *et al.*, 2004).**

De part leurs activités (cycle lytique, cycle lysogénique et cycle chronique), les virus ont un rôle écologique majeur dans les écosystèmes aquatiques. En effet, ayant leur propre mode d'action, ces trois processus induisent des conséquences différentes pour le fonctionnement de l'écosystème, impliquant les virus comme des agents de mortalité microbienne, des agents structurant la diversité microbienne et des agents impliqués dans le transfert de matière et d'énergie **(Weinbauer, 2004 ; Colombet, 2008)**.

1.5.4. Les parasites eucaryotes

Si les connaissances sur les parasites aquatiques restent limitées, il apparaît néanmoins qu'aucune catégorie d'organismes, qu'ils soient uni- ou pluricellulaires, pro- ou eucaryotes, n'échappe au parasitisme, probablement en raison de la diversité écologique et taxonomique des parasites et de leur ubiquité dans la plupart des environnements **(Lafferty *et al.*, 2006)**. Les parasites interviennent dans de nombreuses interactions au sein des réseaux trophiques en influençant la richesse spécifique, le nombre de liens et de niveaux trophiques ainsi que la longueur des chaînes alimentaires **(Thompson *et al.*, 2005)**. La plupart d'entre eux semblent fortement spécialisés ce qui peut les rendre sensibles à la disparition de leur espèce hôte. L'incorporation des parasites au sein des réseaux trophiques reste difficile à appréhender. En effet, ils peuvent avoir des cycles de vie complexes, se nourrissant sur différents niveaux trophiques comme le font les espèces omnivores, mais, à la différence de ces dernières, cette omnivorie peut se produire à travers différents stades de leur développement **(Lafferty *et al.*, 2008)**. Par ailleurs, les espèces parasites peuvent être considérées à la fois comme consommateurs et ressources, puisque une grande diversité d'organismes prédateurs se nourrissent des différents stades libres des parasites **(Schotthoefer *et al.*, 2007)**. Enfin, l'utilisation des marqueurs isotopiques pour indiquer la position trophique d'un organisme est problématique pour les parasites, tant les données de la littérature indiquent des résultats divergents **(**revue de **Lafferty *et al.*, 2008)**.

Le développement des outils moléculaires a considérablement amélioré nos connaissances sur les populations procaryotiques et eucaryotiques dans les écosystèmes

pélagiques **(Diez *et al.*, 2001 ; Demergasso *et al.*, 2004)**, et un grand réservoir de parasites eucaryotes a récemment été mis en évidence dans les environnements marins **(Guillou *et al.*, 2008)** et lacustres **(Lefèvre *et al.*, 2007, 2008)**. En milieux marin, c'est au sein des groupes des Straménophiles et des Alvéolés que l'on retrouve la majorité des abondances et de la diversité des microparasites eucaryotes, et notamment dans les ordres des Perkinsida et Syndiniales **(Guillou *et al.*, 2008)**. Ces derniers sont des parasites obligatoires et infectent une grande variété d'organismes (dinoflagellés, ciliés, cnidaires, crustacés…). En milieu lacustre, les chytrides parasites représentent un des groupes fongiques intervenant majoritairement dans le contrôle des espèces phytoplanctoniques résistantes à la prédation du zooplancton **(Kagami *et al.*, 2007a)**. Comme les virus, les parasites eucaryotes jouent un rôle important dans les réseaux trophiques aquatiques **(Gleason *et al.*, 2008)**, particulièrement dans le contrôle des populations hôtes et dans les flux de carbone et de nutriments **(Kagami *et al.*, 2007b ; Guillou *et al.*, 2008)**.

1.5.5. Les prédateurs métazoaires des micro-organismes

Par définition les micro-organismes correspondent aux communautés de taille inférieure à 1 mm, ce qui inclut les rotifères et les plus petites espèces de copépodes et de cladocères, bien que ces derniers soient majoritairement à la marge de cette définition. Ces trois groupes représentent l'essentiel du métazooplancton (0,2-2 mm) dans les écosystèmes pélagiques et ils constituent un lien trophique entre les producteurs primaires et les populations de poissons **(Sommer *et al.*, 2001)**. Ils sont aussi des prédateurs importants des micro-organismes, notamment des protistes et des bactéries. En raison de leur mode de développement et d'alimentation différents, ils ont un impact important sur la structure et la dynamique de toutes les communautés microbiennes, qu'elles soient auto- ou hétérotrophes, pro- ou eucaryotes **(Arndt, 1993b ; Jürgens *et al.*, 1994 ; Sommer *et al.*, 2001 ; Zöllner *et al.*, 2003)**.

1.5.5.1. Les rotifères

Les rotifères forment un groupe fonctionnel et structural essentiel des communautés pélagiques des milieux dulcicoles, particulièrement en milieu lotique et estuarien, où ils peuvent dominer la biomasse zooplanctonique **(Telesh, 1995)**. Le phylum des Rotifera se compose de deux classes principales qui diffèrent fortement. La classe des Monogonontes

(environ 1800 espèces) comportent des membres à durée de vie relativement courte. Ils vivent dans des milieux où les conditions environnementales changent de manière cyclique et prévisible **(Arndt, 1993b)**, et survivent aux conditions hivernales par la production d'œufs sexués **(Ricci & Perletti, 2006)**, mais la parthénogénèse reste le mode de reproduction habituel de ces animaux **(Pourriot & Francez, 1986)**. De part le grand nombre d'espèces, ce groupe de rotifères présente une grande diversité morphologique, écologique, alimentaire et comportemental.

La classe des Bdélloides (environ 350 espèces) se caractérise par une reproduction parthénogénétique obligatoire et leur capacité à surmonter les conditions difficiles **(Ricci & Perletti, 2006)**. Ces organismes sont capables d'entrer dans une phase de dormance appelée anhydrobiose **(Ricci, 1998 ; Ricci, 2001)**, puis de reprendre normalement leur cycle de vie et leur activité après une période de réhydratation **(Ricci & Covino, 2005)**. Ces métazoaires sont très répandus dans les milieux temporaires ou les habitats semi-aquatiques tels que les mousses, lichens et les sols, milieux pour lesquels les conditions peuvent changer de manière imprévisible et radicale sur une courte durée **(Devetter, 2009)**. La plupart des Bdélloides sont capables de nager, mais tous ont tendance à ramper sur les surfaces. Bien que certains soient trouvés occasionnellement dans le plancton, l'environnement typique des rotifères Bdélloides reste le benthos, le périphyton lotique et lentique ainsi que les phytotelmes, où ils peuvent être numériquement important **(Schmid-Araya, 1993 ; Devetter, 2009)**.

L'importance des Bdélloides et leur rôle dans les réseaux trophique restent peu étudiés **(Devetter, 2009)**, alors qu'ils jouent probablement un rôle clé dans ces écosystèmes **(Ward *et al.*, 1998 ; Błędzki & Ellison, 1998)**. Ce sont des organismes essentiellement filtreurs, racleurs ou brouteurs, se nourrissant principalement d'algues, de bactéries et de levures (**Melone *et al.*, 1998 ; Devetter, 2009)**, bien que certaines espèces soient décrites comme carnivores **(Ricci *et al.*, 2001)**.

1.5.5.2. Les micro-crustacés métazoaires : copépodes et cladocères

Les cladocères comprenent entre 400 et 500 espèces réparties dans 86 genres, et sont des organismes vivant essentiellement en eau douce, très communs dans le plancton des lacs et des mares **(Havel, 2009)**. De taille variable (en générale moins de 1 mm), les cladocères exerce une filtration non sélective sur l'ensemble des communautés autotrophes et hétérotrophes en ingérant des proies à large spectre de taille (de quelques µm à 50 µm ; **(Wickham, 1998 ; Zöllner *et al.*, 2003 ; Sommer & Sommer, 2006)**. Ces organismes (par

exemple le genre *Daphnia*) sont connus pour être d'importants algivores, mais ils se nourrissent également de détritus et de bactéries. Ces filtreurs peuvent présenter des taux de broutage relativement élevés et être responsables du phénomène "d'eau clair" que l'on observe en milieu pélagique lacustre **(Havel, 2009)**. Les cladocères sont caractérisés par d'importantes activités métaboliques et un cycle de vie particulier, lié, en partie, à leur mode de reproduction parthénogénétique. Lorsque les conditions environnementales sont favorables, cette reproduction permet ainsi une croissance très rapide de la population **(Sommer & Stibor, 2002)** qui peut ainsi exploiter l'ensemble des ressources microbiennes.

Les copépodes comptent environ 13500 espèces, principalement rencontrées en milieu marin, mais ils peuvent être aussi très abondants en milieu dulcicole. Bien que la plupart soient associés au substrat benthique, on trouve également des espèces planctoniques lacustres **(Williamson & Reid, 2009)**. Généralement de longueur comprise entre 0,5 et 2 mm, les copépodes sont des organismes prédateurs sélectionnant activement leurs proies **(DeMott, 1988)**. Contrairement aux cladocères, ils ont un impact réduit sur le phytoplancton et privilégient des proies mobiles de taille généralement supérieure à 20 µm, comme les protistes (essentiellement les ciliés), les rotifères, les nauplii et les petits cladocères **(Weisse, 2006 ; Williamson & Reid, 2009)**. Ce comportement sélectif repose sur la présence de mécanorécepteurs leur permettant de détecter les mouvements des proies, ainsi que de chémorécepteurs, impliqués dans la détection de la qualité nutritive et de la toxicité des proies **(Turriff *et al.*, 1995)**. Les copépodes ne se reproduisent que par voie sexuée et leur développement implique plusieurs stades (stade nauplius et plusieurs stades copépodites) conduisant à un développement plus lent que celui des cladocères **(Hairston & Bohonak, 1998)**.

Le régime alimentaire des copépodes et des cladocères varie en fonction de l'espèce, de la taille des individus et de leur stade de développement **(Adrian & Frost, 1993 ; Hansen & Bjørnsen, 1997)**. La domination de l'un de ces deux groupes induit des effets contrastés sur la structure des communautés planctoniques, en raison de leurs spécificités en termes de mode de vie et de stratégie alimentaire **(Sommer *et al.*, 2001 ; Sommer & Sommer, 2006)**. Ainsi, copépodes et cladocères opèrent un fort contrôle descendant sur les communautés de protistes ciliés **(Wickham, 1998 ; Zöllner *et al.*, 2003)**, alors que leur impact sur le bactérioplancton implique d'un coté, des effets trophiques indirects pour les copépodes et, de l'autre, des effets directs pour les cladocères **(Sommer & Sommer 2006)**. Ces derniers peuvent exercer une pression de broutage efficace sur les communautés bactériennes **(Zöllner *et al.*, 2003)** qui peut même excéder celle des protistes bactérivores **(Thouvenot *et al.*, 1999)**.

Enfin, les copépodes sont généralement plus riches en azote, et les cladocères en phosphore **(Sommer & Sommer, 2006)**.

1.6. Les micro-organismes dans les réseaux trophiques non pélagiques

Les réseaux trophiques aquatiques microbiens et la boucle microbienne ont surtout été étudiés dans les environnements pélagiques lacustres et marins, milieux où les connaissances sont les plus abouties, et où les protistes photosynthétiques et les cyanobactéries représentent la principale source de carbone. Cependant, dans de nombreux écosystèmes, la majorité de la production primaire n'est pas transférée vers les niveaux trophiques supérieurs et une partie importante de la matière organique a une origine allochtone. Cette matière organique supporte un réseau où les niveaux trophiques de consommateurs sont liés à une ressource détritique **(Moore *et al.*, 2004)**. Au sein de ces réseaux détritiques ("brown food webs") les micro-organismes (bactéries et champignons) forment un lien essentiel entre le carbone détritique et les niveaux trophiques supérieurs. Ces micro-organismes ont un rôle équivalent aux formes autotrophes des réseaux trophiques verts ("green food webs"), permettant de lier le CO_2 atmosphérique aux consommateurs supérieurs **(Chen & Wise, 1999)**.

Dans les paragraphes qui suivent, une attention particulière sera portée aux rôles des micro-organismes dans les environnements lotiques, en raison, notamment, du fonctionnement hétérotrophe de ces derniers. Le rôle des micro-organismes dans les réseaux trophiques des phytotelmes sera abordé dans la deuxième partie de cette synthèse bibliographique (cf. **p.38**).

1.6.1. Milieux lotiques

A la différence des systèmes lentiques où l'entrée de carbone au sein du réseau trophique a une origine autochtone *via* la photosynthèse du phytoplancton, les systèmes lotiques sont dominés par les communautés benthiques **(Kiss *et al.*, 2009)** et les apports allochtones constituent la principale source d'énergie et de nutriments **(Abelho, 2001 ; Graca, 2001)**. Ainsi, la majorité des écosystèmes d'eau courante sont considérés comme des écosystèmes détritiques, à mode de fonctionnement hétérotrophe, où la production bactérienne excède la production primaire **(Vannote *et al.*, 1980 ; Findlay *et al.*, 1991, 1996 ; Soetaert & Herman, 1995 ; Power & Dietrich, 2002)**. On considère que les cours d'eau d'ordre 1 à 3 selon la classification de **Strahler (1952)**, représentent plus de 70% du linéaire

cumulé des chenaux des réseaux hydrographiques et de la surface de bassin versant **(Gomi *et al.*, 2002 ; Lowe & Likens, 2005)**. De plus, la végétation riveraine contribue à minimiser l'activité autotrophe dans ces cours d'eau en réduisant la quantité d'énergie lumineuse disponible pour les producteurs primaires **(Kiffney *et al.*, 2003)**, en plus de l'instabilité du substrat causé par le courant. Néanmoins, la production phytoplanctonique peut être significative, notamment dans les grands fleuves **(Sellers & Buckaveckas, 2003)**, les estuaires **(Muylaert *et al.*, 2000)**, ou encore dans les cours d'eau de montagne sans couverture végétale **(Ward, 1994 ; Rott *et al.*, 2006)**.

Parce que les apports allochtones sont une composante vitale dans les réseaux trophiques lotiques dont dépend directement la production secondaire dans ces écosystèmes **(Hall *et al.*, 2000)**, beaucoup d'études se sont attachées à l'étude du processus de décomposition de cette matière organique **(Wright & Covich, 2005)**, mais relativement peu ont considéré les réseaux trophiques microbiens dans ces systèmes **(Carlough & Meyer, 1991 ; Garstecki *et al.*, 2000 ; Weitere & Arndt, 2002 ; Kiss *et al.*, 2009)**.

1.6.1.1. Fonctionnement général

La principale source de carbone à la base des réseaux trophiques lotiques est constituée par les litières végétales (feuilles mortes, brindilles et bois) dont la plupart sont directement déposées dans les eaux depuis la végétation environnante **(Vannote *et al.*, 1980 ; Power & Dietrich, 2002)**. Cette matière organique peut contribuer à plus de 95% des flux de carbone dans les cours d'eau **(Hall *et al.*, 2000, 2001)**. L'entrée de carbone dans le système se fait sous forme de Carbone Organique Particulaire (COP) et sous forme de Carbone Organique Dissous (COD), dont les concentrations varient selon les cours d'eau et le cycle annuel **(Sigee, 2005)**. Ce carbone, sous sa forme majoritaire, demeure un matériel réfractaire, peu disponible, alors que sous sa forme labile il devient utilisable par les bactéries. Le COP est constitué de particules de diamètre supérieur à 0,2 µm, comprenant le matériel finement dispersé (incluant les bactéries) jusqu'à la matière particulaire plus grossière comme la litière de feuilles et autres débris végétaux. Cette matière organique particulaire est une importante source de carbone pour le réseau trophique microbien, puisque cette litière sert de substrat pour la croissance bactérienne et fongique mais également comme source de COD. En plus d'un pulse initial résultant du lessivage rapide de matériel soluble dans l'eau provenant de la litière fraîchement tombée, une faible libération de COD se produit due à la dégradation microbienne **(Meyer, 1994)**. Cette libération, couplée à la dégradation du matériel organique,

est accélérée par les activités alimentaires des invertébrés (**Meyer & O'Hop, 1983)**. La lumière peut également jouer un rôle dans la dégradation du COD, notamment par l'action des rayonnements UV, ayant un rôle, par exemple, dans la conversion des acides humiques en des formes plus labiles **(DeHaan, 1993 ; Häder, 2000).**

Ainsi, le carbone et les nutriments des litières sont convertis directement en biomasse animale (invertébrés déchiqueteurs se nourrissant des litières) et microbienne (bactéries et champignons), en gaz (CO_2), en substances solubles et en Matière Organique Particulaire Fine (FPOM) **(Fig. 4) (Gessner *et al.*, 1999 ; Lecerf, 2005)**. **Cummins (1974)** fût le premier à souligner le rôle indispensable des bactéries et des champignons comme décomposeurs, comme ressources nutritives pour les insectes se nourrissant des feuilles en décomposition, comme consommateurs de Matière Organique Dissoute (MOD), et comme partie intégrante d'un pool de FPOM consommé par les larves d'insectes.

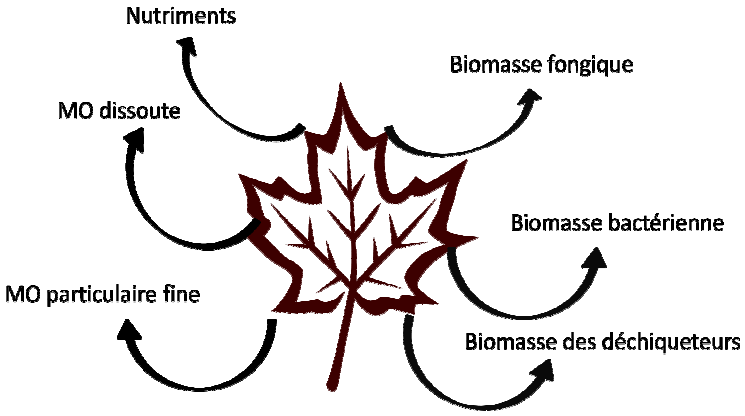


Figure 4. Devenir des constituants foliaires en milieu lotique (Extrait de **Lecerf, 2005**).
MO : Matière Organique.

1.6.1.2. Communautés associées aux litières

Les micro-organismes impliqués dans le processus de décomposition, essentiellement des bactéries, des champignons et des protozoaires, colonisent rapidement les litières entrant dans les cours d'eau **(Badly *et al.*, 1995)**, et les champignons saprophytes dominent quantitativement les assemblages microbiens **(Badly *et al.*, 1995 ; Gullis & Suberkropp, 2003)**. Les champignons sont principalement impliqués dans les premiers stades de la décomposition. Ils conditionnent le matériel foliaire avant son utilisation par les invertébrés, alors que les bactéries ne jouent qu'un rôle secondaire dans ces premiers stades **(Findlay *et al.*, 2000 ; Sigee, 2005)**. Ce conditionnement de la matière organique par les micro-

organismes est une phase nécessaire avant son utilisation par les invertébrés **(Fig. 5) (Arsuffi & Suberkropp, 1989 ; Gessner *et al.*, 1999 ; Graça *et al.*, 2001)**. En effet, cette action microbienne améliore le transfert d'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs en augmentant la valeur nutritionnelle et la palatabilité de la litière **(Cummins, 1973 ; Arsuffi & Suberkropp, 1989)**. Les champignons métabolisent les composés foliaires récalcitrants tels que la lignine et l'hémicellulose **(Sinsabaugh *et al.*, 1985 ; Abdullah & Taj-Aldeen, 1989 ; Pusch *et al.*, 1998)** et contribuent à la dégradation physique de la matière organique et à la production de particules rendant cette matière organique disponible pour les invertébrés **(Rader & McArthur, 1994)**.

Les interactions entre les bactéries et les champignons dans les processus de transformation de la litière restent peu connus **(Mille-Lindblom & Tranvik, 2003)**. Il en est de même quant à l'implication des protozoaires dans ce processus de décomposition, même s'il semble que leur interaction avec les bactéries puisse moduler l'activité microbienne **(Ribblett *et al.*, 2005)**.

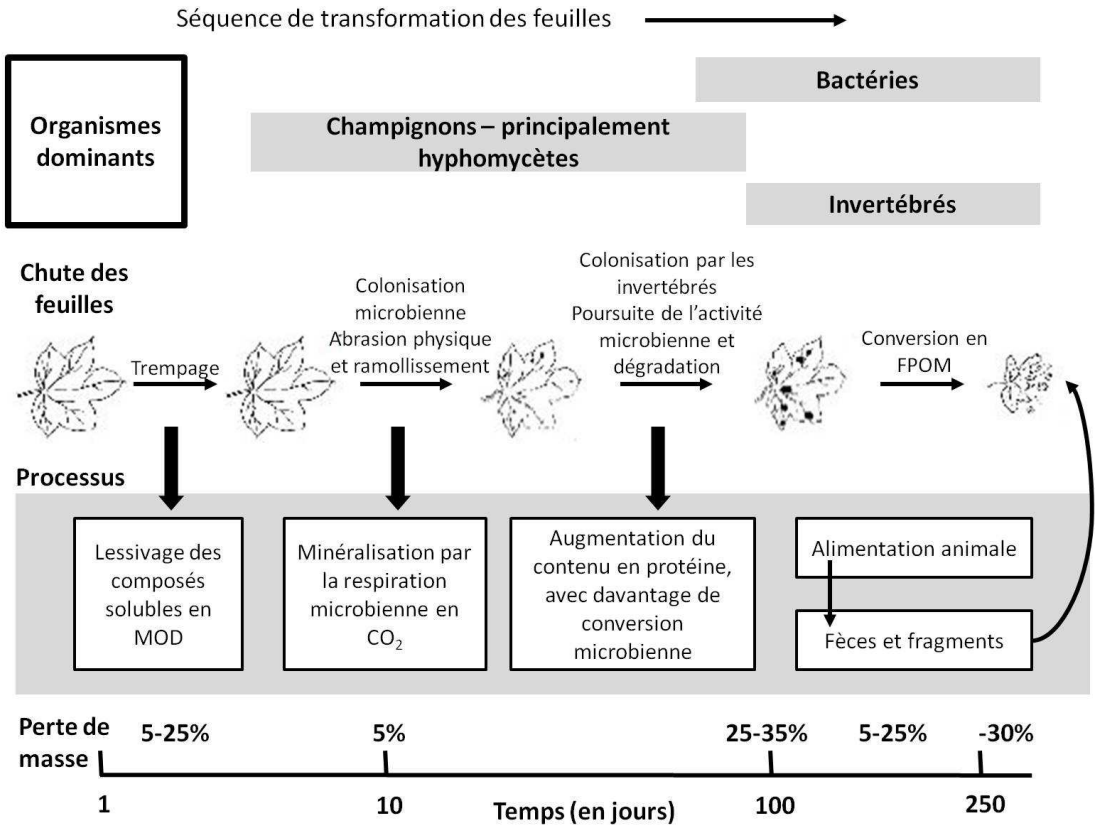


Figure 5. Séquence de décomposition de la litière de feuilles en milieu lotique tempéré (Selon **Sigee, 2005)**.
MOD : Matière Organique Dissoute ; FPOM : Matière Organique Particulaire Fine.

1.6.1.3. Communautés des biofilms

Les systèmes lotiques sont caractérisés par la présence d'organismes formant des matrices et aboutissant à la création de véritables tapis microbiens **(Hall *et al.*, 2000 ; Chessman *et al.*, 2009)**. Ces biofilms sont particulièrement importants dans les cours d'eau car les surfaces solides sont rapidement colonisées par les micro-organismes. Les communautés des biofilms sont dominées par les bactéries et les algues périphytiques (= périphyton). La composition biologique dépend du niveau de développement, de la localisation des biofilms, et varie selon les conditions environnementales (lumière, flux d'eau…). Ainsi ces biofilms peuvent être entièrement bactériens alors que d'autres sont initiés par les algues (diatomées surtout) et sont donc plus largement dominés par le périphyton. Les biofilms matures sont généralement composés d'un mélange complexe de bactéries, d'algues, de champignons, de protozoaires et de matière organique, et sont une source de nourriture importante pour les prédateurs invertébrés et vertébrés **(Feminella & Hawkins, 1995 ; Finlay & Esteban, 1998)**. Le périphyton lotique semble être régulé principalement par les interactions entre l'apport de ressources (nutriments et lumière), le broutage et la fréquence des perturbations associées au régime hydrographique **(Biggs *et al.*, 1998 ; Hillebrand, 2008)**.

Les biofilms produisent typiquement de grosses quantités de matrices extracellulaires* créant ainsi un environnement particulier au sein duquel se développent les communautés **(Fig. 6) (Carrias & Sime-Ngando, 2009)**. Les bactéries des biofilms sont impliquées dans de nombreux processus clés de l'écosystème, incluant la minéralisation de la matière organique, l'assimilation des nutriments inorganiques et comme ressources pour les organismes de niveaux trophiques supérieurs **(Sigee, 2005)**.

* composées essentiellement d'exopolysaccharides (EPS), c'est-à-dire de polysaccharides, d'ADN extracellulaire et de protéines.

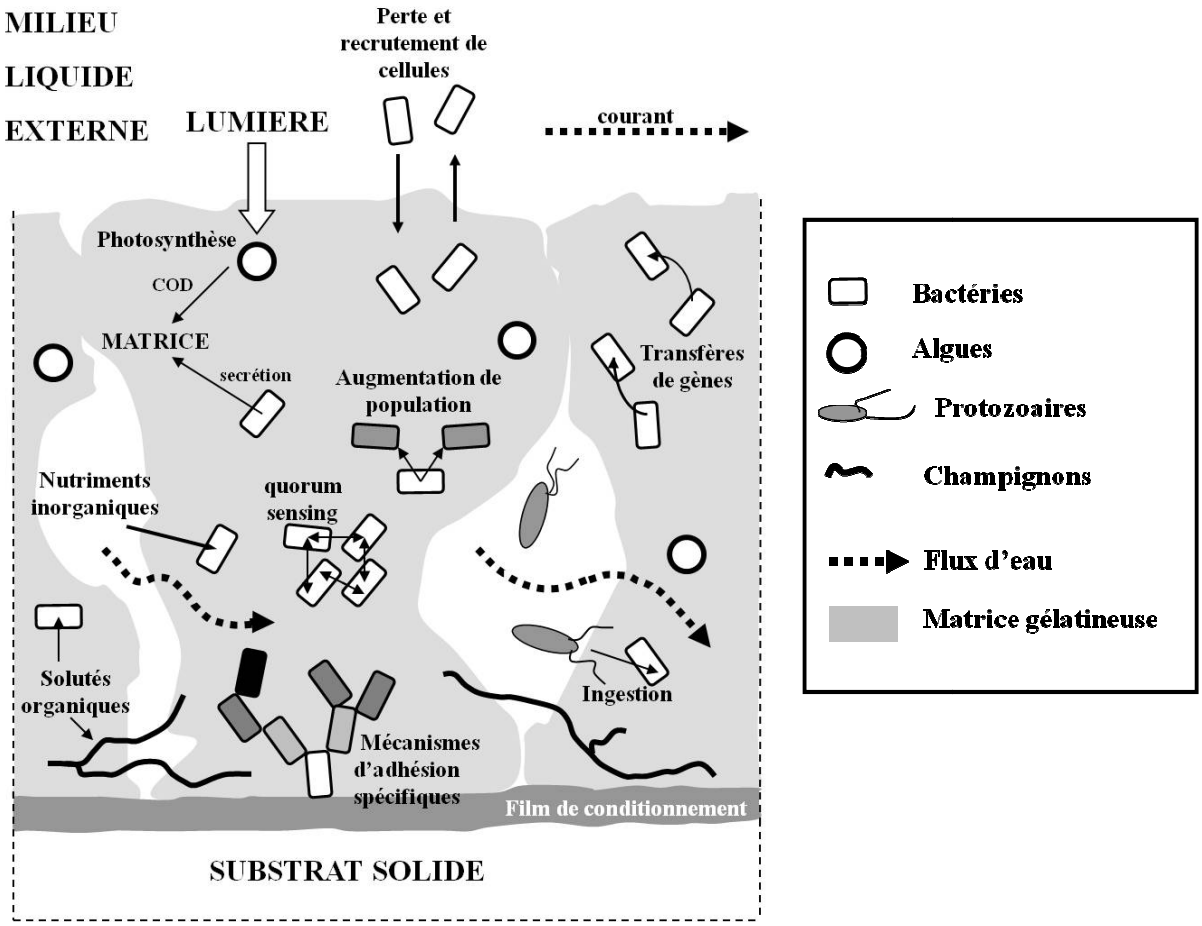


Figure 6. Représentation des interactions biologiques au sein d'un biofilm à l'échelle de l'écosystème microbien en milieu lotique. COD : Carbone Organique Dissous (Selon **Sigee, 2005**).

1.6.1.4. Micro-organismes et réseau trophique en milieu lotique

Si la boucle microbienne a peu d'importance dans la majorité des écosystèmes lotiques en raison de la faible importance fonctionnelle des zones pélagiques, les communautés microbiennes benthiques sont essentielles pour le cycle du carbone et le transfert de cet élément vers les organismes supérieurs **(Fig. 7)**. Le réseau microbien benthique est initié par les apports de Matière Organique Dissoute et Particulaire (MOD et MOP). Cette dernière est dégradée par les invertébrés qui la convertissent en FPOM. Ensuite, elle est digérée par les exo-enzymes bactériennes et fongiques pour former du COD, alors assimilable par ces deux groupes de micro-organismes. Comme cela a été signalé précédemment, la fragmentation et l'ingestion de la litière par les invertébrés requièrent sa dégradation partielle par les champignons. La colonisation, l'invasion, et la macération du substrat par les communautés fongiques favorisent en effet l'ingestion de la matière organique par les invertébrés **(Fig. 7)**.

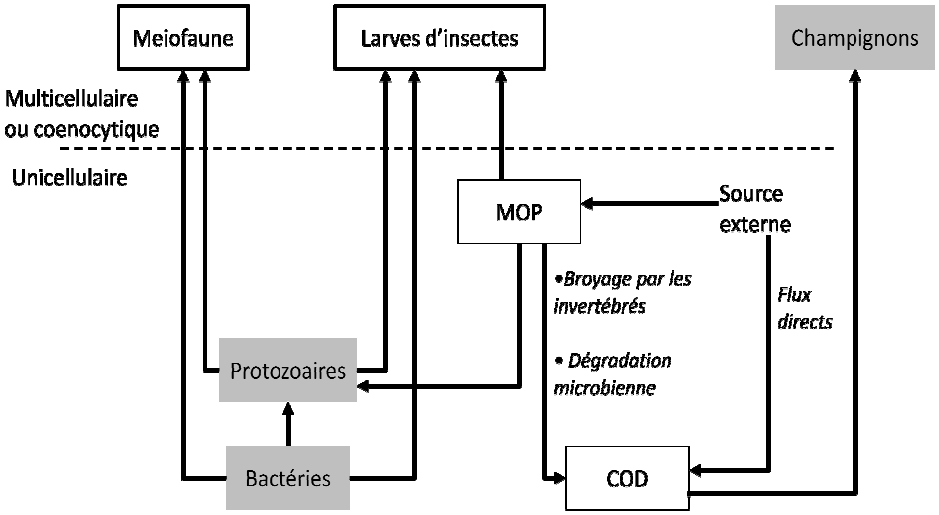


Figure 7. Réseau trophique benthique en milieu lotique. MOP : Matière Organique Particulaire ; COD : Carbone Organique Dissous (Traduit de **Sigee, 2005**).

Les bactéries forment la principale biomasse microbienne ingérable en milieu benthique et sont consommées à la fois par les protozoaires, les larves d'insectes et la méiofaune, trois groupes d'organismes bactérivores aux efficacités d'ingestion très différentes **(Meyer, 1994)**. Les protistes flagellés et ciliés sont d'importants consommateurs de biofilms et de bactéries et sont également impliqués dans l'ingestion directe du matériel particulaire **(Bott & Kaplan, 1990 ; Carlough & Meyer, 1991 ; Finlay & Esteban, 1998 ; Parry, 2004 ; Norf *et al.*, 2009)**. Ils sont probablement parmi les médiateurs les plus importants des flux de matière et d'énergie en milieu lotique **(Norf *et al.*, 2009)**. Les bactéries ne constituent pas la principale ressource de nourriture des insectes qui s'alimentent essentiellement de litières végétales. Cependant, les larves d'insectes aquatiques sont considérées comme à la fois des prédateurs et des compétiteurs des micro-organismes. En effet, elles consomment directement les bactéries et les champignons mais ingèrent aussi les détritus, ressource principale des bactéries **(Meyer, 1990)**. Les copépodes, nématodes et rotifères sont d'importants filtreurs et brouteurs de biofilms **(Meyer, 1994)** et sont considérés comme des bactérivores importants au sein de la méiofaune des eaux courantes. La consommation des micro-organismes au sein des communautés lotiques implique donc l'ingestion :

- des taxons libres de populations de bactéries et de protozoaires localisées autour des débris organiques par la méiofaune et les protozoaires,

- de bactéries et de champignons présents au sein des débris organiques par les invertébrés déchiqueteurs et collecteurs, principalement représentés par des larves d'insectes,
- de biofilms et des micro-organismes associés par les organismes déchiqueteurs, brouteurs et racleurs.

Le lien entre bactéries et consommateurs peut donc être direct dans les eaux courantes, les insectes pouvant directement consommer les bactéries. Dans ce type d'écosystème, le réseau trophique microbien semble être principalement contrôlé par les facteurs descendants plutôt que par la disponibilité des ressources **(Muylaert *et al.*, 2000)**. Cependant, ce réseau fait partie d'un réseau trophique plus complexe **(Fig. 8)** impliquant la production de carbone photosynthétique par les algues et les plantes supérieures, les activités saprophytiques et parasitiques des champignons et des virus ainsi que la prédation des invertébrés et des vertébrés **(Meyer, 1994 ; Sigee, 2005)**.

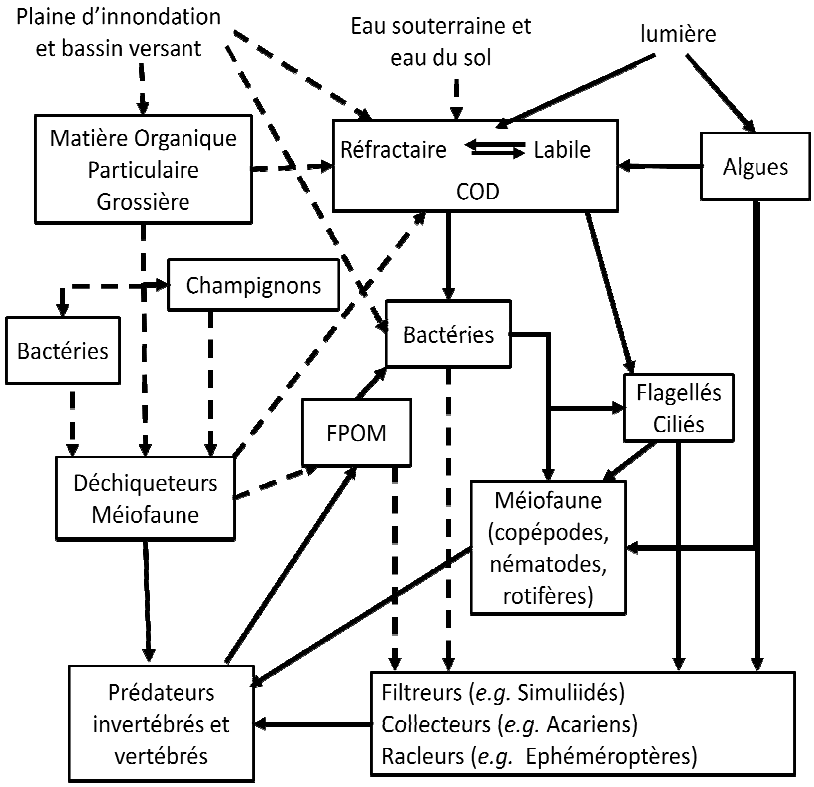


Figure 8. Réseau trophique lotique simplifié montrant les sources et les principales voies du carbone. Les flèches en pointillées indiquent les flux faisant partie du réseau microbien en milieu lotique. COD : Carbone Organique Dissous ; FPOM : Matière Organique Particulaire Fine (Selon **Meyer, 1994** et **Sigee, 2005**).

1.6.1.5. Spécificités des milieux lotiques

Les faibles abondances relatives du phytoplancton et du zooplancton dans les systèmes lotiques induisent des réseaux trophiques différents de ceux du milieu pélagique. Ainsi, la chaîne linéaire (phytoplancton-zooplancton-poisson), la production de COD par le phytoplancton et le couplage bactéries-phytoplancton qui caractérisent les réseaux trophiques pélagiques, sont peu importants en milieu lotique. Dans l'ensemble les réseaux microbiens lotique et pélagique se distinguent par :

- des sources de carbone allochtone et des bactéries plus importantes dans les eaux courantes,
- un meilleur couplage entre les réseaux microbiens benthique et planctonique en milieu lotique,
- des bactéries et des champignons associés avec des grosses particules directement disponibles pour les organismes supérieurs dans les environnements lotiques,
- des transferts trophiques entre les bactéries et les consommateurs plus courts en milieu lotique en raison de l'abondance d'organismes se nourrissant de bactéries.

Le réseau microbien en eau courante fonctionne donc davantage comme un lien vers les niveaux trophiques supérieurs par rapport au réseau microbien des écosystèmes pélagiques **(Meyer, 1994)**.

1.6.2. Autres milieux

Bien que les systèmes précédemment abordés constituent l'essentiel des connaissances sur le réseau trophique microbien, ce dernier a également été étudié dans d'autres écosystèmes. De nombreuses études se sont intéressées aux micro-organismes dans les sédiments, en milieu dulcicole **(Wieltschnig *et al.*, 2003 ; Wieltschnig *et al.*, 2008)**, mais surtout en milieu marin **(Dietrich & Arndt, 2000 ; Pusceddu *et al.*, 2005 ; Lei *et al.*, 2010)**. Notons toutefois que le milieu sédimentaire présente, dans son fonctionnement général, de nombreuses similarités avec le milieu benthique lotique. Ainsi, il apparaît que les couches superficielles des sédiments présentent des abondances bactériennes, virales et de protozoaires plus importantes que celles retrouvées dans les colonnes d'eau **(Gasol, 1993 ; Hewson *et al.*, 2001)**. La première étape du réseau microbien benthique est représentée par l'assimilation de la MOD, produite par hydrolyse enzymatique des particules organiques. Les molécules organiques disponibles transitent ensuite vers les niveaux trophiques supérieurs, directement

par l'alimentation de la méiofaune et la macrofaune sur les sédiments, et/ou indirectement par l'assimilation par les bactéries et la consommation de celles-ci par les organismes bactérivores, les protozoaires et la méiofaune. Par conséquent, les micro-organismes jouent un rôle crucial dans le fonctionnement de ces écosystèmes **(Manini *et al.*, 2003)** et contribuent en grande partie au cycle de la matière organique.

Le réseau trophique microbien a également été étudié dans des écosystèmes tels que les tourbières **(Gilbert *et al.*, 1998 ; Lamentowicz & Mitchell, 2005 ; Lamentowicz *et al.*, 2010 ; Paine, 2010)** et dans les sols **(Clarholm, 1994 ; Ekelund & Rønn, 1994 ; Clarholm, 2002 ; Muraze & Frenzel, 2007 ; Muraze & Frenzel, 2008 ; Ekelund *et al.*, 2009)**. Dans ces écosystèmes, auxquels nous pouvons ajouter les zones humides et les lacs aux eaux brunes, la MOD issue de la décomposition du matériel végétal contient généralement des quantités importantes de substances humiques et de molécules de structure complexe. En dépit de l'importance des ces écosystèmes en termes de productivité et dans les cycles biogéochimiques, peu d'études traitent des réseaux trophiques microbiens dans ces environnements **(Johnson & Ward, 1997)**. Dans ces milieux, ainsi qu'en environnement benthique lacustre, les protozoaires amoeboïdes (essentiellement les amibes nus et à thèque) semblent cosmopolites et dominent les communautés de protistes **(Gilbert *et al.*, 1998)**. Ils sont reconnus pour avoir un régime alimentaire varié incluant la matière organique, les bactéries, les champignons, les algues, les protozoaires et les rotifères **(Rodriguez-Zaragoza, 1994 ; Gilbert *et al.*, 2000)**. Ils constituent le principal facteur de régulation des populations bactériennes **(Ekelund & Rønn, 1994)** et forment un important lien vers les niveaux trophiques supérieurs. L'importance relative des micro-organismes hétérotrophes est plus élevée dans les tourbières que dans les environnements lacustres et marins et la structure des communautés de protistes est différente **(Gilbert *et al.*, 1998**). Dans les sols, le rôle des protozoaires reste mal connu car la plupart des études se sont focalisées sur les processus de décomposition et de minéralisation **(Clarholm, 2005)**. Dans cet écosystème, l'abondance des micro-organismes semble extrêmement variable spatialement et temporellement **(Clarholm, 2005)**.

Les micro-organismes et leur rôle dans le réseau trophique ont également fait l'objet d'études dans des biotopes particuliers, tels que les marais salants (**Pedrós-Alió *et al.*, 2000 ; Olsen *et al.*, 2011)**, les milieux lagunaires et autres étendues d'eau de faible profondeur (**Salonen *et al.*, 2005 ; Trottet *et al.*, 2007)** ou encore dans des environnements non permanents telles que des mares temporaires (**Schädler *et al.*, 2005)**. A ceci, s'ajoutent les études portant sur les réseaux microbiens dans les biotopes dits extrêmes, tels que la glace et

les lacs de l'Antarctique **(Archer *et al.*, 1996 ; Allende, 2009)**, les fosses océaniques et autres milieux abyssaux **(Turley & Carstens, 1991 ; Arnrdt *et al.*, 2003)**, ainsi que les milieux très acides **(Packroff & Woelfl, 2000 ; Brake & Hasiotis, 2010)** et les environnements hydrothermaux **(Brown & Wolfe, 2006)**.

Bien que la plupart de ces études ne considèrent que certains groupes de micro-organismes, ou ne se soit focalisée que sur un seul processus microbien, toutes ces recherches démontrent néanmoins, le cosmopolitisme des micro-organismes, ainsi que leur importance fonctionnelle dans tous ces environnements. Cependant, à la vue de ces nombreux travaux, il n'apparaît qu'une vision fragmentée du réseau trophique microbien, ce qui ne permet pas une réelle généralisation de ce dernier, soulignant ainsi les difficultés de son étude et l'ampleur du travail qu'il reste à effectuer **(Gasol & Duarte, 2000 ; Caron *et al.*, 2009)**.

1.7. Les micro-organismes et les écosystèmes tropicaux

La plupart des concepts et des théories écologiques en milieu aquatique émanent de travaux réalisés dans les milieux tempérés, où les connaissances sont les plus abouties **(Roland *et al.*, 2010)**, et l'application de ces concepts reste difficile à transposer aux écosystèmes tropicaux **(Danger *et al.*, 2009)**. Bien que ces derniers représentent les principaux contributeurs en matière de biodiversité **(Myers *et al.*, 2000 ; Tylianakis *et al.*, 2006)**, les connaissances sur les micro-organismes à ces faibles latitudes restent minces **(Wright & Covich, 2005)**.

Les systèmes tropicaux se caractérisent notamment par l'absence de variations saisonnières marquées du rayonnement solaire et de la température. Les variations à l'échelle saisonnière sont principalement provoquées par l'évaporation et les précipitations atmosphériques entre les saisons sèches et humides **(Pourriot & Meybeck, 1995 ; Sigee, 2005)**. Ainsi, les lacs tropicaux présentent généralement une plus faible variabilité saisonnière de leurs caractéristiques physiques et chimiques que les lacs en milieu tempéré **(Melack, 1979)**. Ces caractéristiques peuvent être comparables aux conditions estivales qui règnent en zone tempérée **(Sigee, 2005)**. Cependant, des différences fondamentales apparaissent entre les deux systèmes en termes de dynamiques physique et biologique, notamment dans le cycle des éléments nutritifs, qui est généralement contrôlé par les facteurs physiques en milieu tempéré et par les facteurs biologiques en milieu tropical. Ainsi les communautés des lacs tempérés sont principalement dépendantes du brassage physique de la colonne d'eau au début et à la fin de la saison de croissance, alors que dans les lacs tropicaux les processus biologiques de

recyclage sont rapides et déterminants en raison des températures élevées qui favorisent constamment l'activité biologique et les réactions enzymatiques **(Gardner *et al.*, 1998 ; Crowl *et al.*, 2001 ; Sigee, 2005)**.

Le rôle des micro-organismes dans le fonctionnement des écosystèmes tropicaux serait donc accru par rapport aux milieux tempérés, notamment dans les processus de décomposition des litières végétales **(Irons *et al.*, 1994 ; Ramirez *et al.*, 2003)**. D'après **Irons *et al.* (1994)**, la contribution des invertébrés déchiqueteurs décroit en se rapprochant des faibles latitudes, jusqu'à devenir insignifiante dans les régions tropicales **(Dodson *et al.*, 2002 ; Mathuriau & Chauvet, 2002)**, alors qu'en régions tempérées, ils peuvent induire plus de 50% de la perte de masse des litières dans les cours d'eau forestiers **(Hiebert & Gessner, 2002)**. De plus, le phosphore constitue le principal facteur limitant pour la production primaire dans la plupart des lacs tempérés **(Schindler, 1977 ; Phlips *et al.*, 1997)**, alors que dans les lacs tropicaux c'est l'azote qui remplit ce rôle **(Henry *et al.*, 1985 ; Thornton, 1987 ; Phlips *et al.*, 1997)**. Ces facteurs peuvent donc conduire à des différences de fonctionnement des réseaux trophiques microbiens entre systèmes tempérés et tropicaux, et l'extrapolation des résultats des milieux tempérés aux systèmes tropicaux est hasardeuse **(Lau *et al.*, 2008)**. Les travaux sur les réseaux trophiques microbiens des milieux aquatiques continentaux tropicaux restent très limités, qu'ils s'agissent des lacs, des rivières, ou bien des phytotelmes. L'importance de ces derniers pour les études d'écologie microbienne sera traitée dans la deuxième partie de cette synthèse biliographique.

1.8. Les microcosmes : intérêts et limites pour l'étude des réseaux trophiques

1.8.1. Les microcosmes artificiels

L'abondance des micro-organismes, leur diversité, le nombre d'interactions qu'ils engendrent…, rendent l'étude des réseaux trophiques complexe. D'études descriptives et régionales dans un premier temps, les travaux de recherche en milieu aquatique ont évolué au cours des décennies vers le domaine expérimental, notamment par la reproduction d'écosystèmes en laboratoire. Ainsi, l'utilisation de microcosmes (employé comme terme générique ici) s'est considérablement généralisée au cours du temps, jusqu'à devenir des outils importants pour les études en écologie **(Carpenter, 1996)**. En effet, bien que les expériences conduites sur des écosystèmes naturels présentent un fort degré de réalisme, la taille de ces écosystèmes induit des études faiblement réplicables, de longue durée et mécanistiquement simples (soit une faible traçabilité). Ainsi, l'utilisation de sous-systèmes

artificiels, relativement répandue en écologie aquatique, a sensiblement contribué au développement de l'écologie contemporaine ainsi qu'à l'émergence de nombreuses théories, appliquées par la suite à des échelles spatiales plus vastes **(Drake *et al.*, 1996)**. De même, l'utilisation des micro-organismes en microcosmes, et particulièrement l'utilisation des protistes, a été essentielle dans l'expérimentation de nombreuses théories écologiques comme par exemple celles concernant les réseaux trophiques **(Holyoak & Lawler, 2005)**. Néanmoins, à la différence des écosystèmes naturels précédemment cités, le principal reproche fait envers ces microcosmes artificiels, est justement leur artificialité, et donc leur manque de réalisme ; ce qui conduit à une faible généralisation des résultats qui en découlent par rapport aux conditions retrouvées en milieu naturel **(Carpenter, 1996)**.

Ce débat "réplication contre réalisme", récurant en écologie, pourrait éventuellement trouver un médiateur par l'utilisation de microsomes naturels qui fournirait un compromis entre artificialité et traçabilité **(Srivastava *et al.*, 2004)**.

1.8.2. Les microcosmes naturels

La plupart des disciplines de la biologie utilisent des systèmes modèles (par exemple, *Arabidopsis thaliana* et *Drosophila melanogaster* pour les études de génétique et de génomique fonctionnelle, *Escherichia coli* en biologie moléculaire, *Mus musculus* en immunologie, le phage *lambda* pour la virologie…), alors que l'écologie semble, quant à elle, manquer de systèmes de références. Trois caractéristiques sont toutefois nécessaires pour faire d'un système, un modèle ; à savoir, traçabilité, généralité et réalisme **(Srivastava *et al.*, 2004)**, caractéristiques auxquelles les microsomes naturels répondent. Cependant, un des problèmes majeur en écologie, est cet écart croissant entre le développement de théories écologiques et les connaissances empiriques. En partageant des caractéristiques communes avec les autres écosystèmes naturels, mais aussi avec les modèles théoriques, les microcosmes naturels constituent des outils appropriés afin (1) de tester les modèles conceptuels, mais également (2) de vérifier ces théories en les soumettant à la réelle complexité des écosystèmes (et c'est là, la différence avec les microcosmes artificiels).

Ainsi, des écosystèmes tels que les "rockpools", les patchs de mousses… sont des exemples de microcosmes naturels déjà utilisés dans un certains nombres de travaux (*e.g.* revue sur les "rockpools" de **Jocqué *et al.*, 2010a**). Il convient toutefois d'ajouter à ces microcosmes naturels, ceux constitués par les phytotelmes.

2. Les phytotelmes : des microcosmes naturels encore peu étudiés

2.1. Introduction

C'est en 1928 que le biologiste allemand Ludwig Varga a inventé le terme de "phytotelma", du grec *phyto* : plante et *telma* : mare, pour désigner des réservoirs d'eau formés par des plantes. Initialement, Varga effectuait des recherches sur la faune et la flore associées à l'eau retenue par les aisselles des feuilles de la cardère européenne, *Dipsacus silvestris* Mill. Cet intérêt de Varga pour les phytotelmes fît suite aux travaux de **Müller (1879)**, **Picado (1913)** et **van Oye (1921, 1923).** Ces précédentes recherches portaient notamment sur les réservoirs formés par l'emboitement des feuilles de Broméliacées pouvant ainsi retenir l'eau et fournir un habitat à de nombreux organismes d'eau douce et terrestres. Parmi ces derniers auteurs, citons l'ouvrage relativement conséquent et complet de **Picado (1913)**, qui représente le premier document décrivant l'ensemble de la faune "bromélicole" au sein des Broméliacées-citerne du Costa Rica.

Varga mentionne également, au travers des travaux sur les genres *Nepenthes* et *Sarracenia* réalisés par **Sarasin & Sarasin (1905)**, **Jensen (1910)**, **Günther (1913)** et **van Oye (1921)**, l'existence d'une faune aquatique au sein de ces "plantes pichets". Sa désignation de "phytotelma" inclue aussi bien l'eau contenue dans les trous d'arbres, qu'il étudie chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.), que l'eau recueillie par les aisselles de feuilles de plantes variées, ou encore l'eau collectée par les pétioles autour des inflorescences d'*Angelica sylvestris* L. émanant des travaux du russe **Alpatoff (1922)**. Varga n'était donc pas le premier auteur à tenter d'attirer l'attention générale sur cette catégorie d'habitats, mais les désignations antérieures de **Müller (1879)** ("Miniatür-Gewässern"), **Brehm (1925)** ("Hängende Aquarien") et **Alpatoff (1922)** ("Mikrogewässern") ont toutes été remplacées par le terme "phytotelma" de Varga. La plus ancienne donnée de la littérature sur les phytotelmes est sans doute chinoise et date d'avant le premier millénaire (entre 600 et 900 après J.C.) (**Frank & Lounibos, 1983)**.

"Au-delà de la Grande Muraille il y a un *wen mu t'sai* (littéralement : une plante produisant des moustiques), dans les feuilles il y a des d'insectes vivants qui se transforment en moustiques. "

(Pen T'sao Shih-yi)

Suite aux travaux de **Varga (1928)**, **Albrecht Thienemann,** en **1932**, s'intéresse à la faune contenue dans les urnes de *Nepenthes*. Ce travail a précédé une véritable encyclopédie

publiée en **1934**, *Die Tierwelt der tropischen Planzengewässer*, qui a été la base d'un ouvrage conséquent intitulé *Chironomus*, publié en **1954** par ce même auteur. Ainsi, les travaux de Varga ont suscité l'intérêt des écologistes européens sur la biologie des phytotelmes dès les années 1930. Outre Atlantique, les travaux de **Downs & Pittendrigh (1946)**, **Pittendrigh (1948)** sur la malaria, ceux de **Jenkins & Carpenter (1946)** sur les larves de moustiques des dendrotelmes, montrent également l'intérêt de ces chercheurs pour les moustiques vivant dans les phytotelmes. **Maguire *et al.* (1968)** ont étudié l'impact des larves de moustiques sur les communautés de protozoaires et de micro-métazoaires. **Lackey (1940)** dresse une liste de l'ensemble des micro-organismes retrouvés dans 26 dendrotelmes des Etats-Unis. **Laessle (1961)** est l'un des premiers à décrire entièrement la faune aquatique vivant dans les réservoirs de Broméliacées, en considérant micro- et macro-organismes. Dans cette étude s'intitulant "*A Micro-Limnological Study of Jamaican Bromeliads*", il réalise des mesures physico-chimiques de l'eau contenue dans les réservoirs de Broméliacées afin de comprendre comment de telles structures pouvaient abriter un si grand nombre d'organismes différents. **Maguire (1971)** utilise les phytotelmes pour étudier les phénomènes de colonisation et de dispersion et souligne l'utilité de telles structures pour fournir des informations comparatives et généralisables sur les processus écologiques fondamentaux.

Addicott (1974), au travers de son étude sur les relations trophique entre protozoaires et larves de moustique, décrit l'ensemble des communautés de la plante-pichet *Sarracenia purpurea* L., travaux poursuivis notamment par **Heard (1994)** et **Cochran-Stafira & von Ende (1998),** menant à de nombreuses études de ce système dans les années 2000 **(**Revue de **Adlassnig *et al.*, 2011).** A partir des années 1980, plusieurs ouvrages de référence voient le jour. Dans le livre de **Frank & Lounibos (1983)**, **Fish (1983)** consacre un chapitre aux invertébrés aquatiques des phytotelmes en général, et **Frank (1983)** s'intéresse plus particulièrement aux moustiques des réservoirs des Broméliacées. Tous ces travaux sont repris et synthétisés par **Kitching (2000)** dans son livre consacré aux invertébrés aquatiques dans les réseaux trophiques des phytotelmes ("*Food webs and container habitat: the natural history and ecology of phytotelmata*"). Les connaissances sur la biologie des Broméliacées et des épiphytes sont traitées aux travers des différents ouvrages de **Benzing (1980, 1990, 2000)**. A partir des années 2000, un certain engouement est né pour ces écosystèmes. Ainsi à partir des inventaires d'invertébrés aquatiques et de l'étude de leur distribution **(Richardson *et al.*, 2000a ; Armbruster *et al.*, 2002 ; Frank & Fish, 2008)**, de la découverte de nouvelles espèces d'invertébrés **(Ruivo *et al.*, 2006 ; Rotheray *et al.*, 2007)** et de protistes **(***e.g.* **Foissner & Wolf, 2009 ; Foissner, 2010)**, de l'étude des relations trophiques (**Yee &**

Juliano, 2006 ; Kneitel, 2007) ou encore de l'application de concept écologique (**Srivastava *et al.*, 2008 ; Srivastava & Bell, 2009)**, en passant par l'étude des micro-organismes **(Torres-Stolzenberg, 2000 ; Carrias *et al.*, 2001)**, les connaissances sur les phytotelmes se sont accrues.

Les phytotelmes se répartissent sur un très large éventail d'écosystèmes sur tous les continents du globe, des tourbières subarctiques (*Sarracenia*) aux accotements anthropiques (aisselles de feuilles de *Dipsacus*, d'*Angelica*…) en passant par les forêts de feuillus (trous d'arbres). On retrouve des phytotelmes également au niveau de régions plus inhospitalières et inaccessibles, comme dans les zones marécageuses pauvres en éléments nutritifs. Mais c'est au sein des forêts tropicales, écosystèmes les plus diversifiés de la planète, que les phytotelmes affichent la plus grande diversité et ubiquité. Ainsi **Kitching (2000)** recense pour la région de Labi (Brunei, au Nord de la Malaisie) un vaste ensemble de réservoirs composé : de *Nepenthes*, de trous d'arbres (*i.e.* dendrotelmes), d'entre-nœuds de bambou, de ceux formés à l'aisselle des feuilles et des bractées d'inflorescences de nombreuses plantes, mais aussi de feuilles de palmier tombées au sol, ou encore au niveau de fruits ligneux endommagés tels que des noix de coco.

Dans les forêts tropicales, les lacs et mares sont rares, car la majorité de l'eau de pluie est immédiatement collectée par les racines des arbres. Les sols, quant-à eux, ne contiennent que peu d'humus car la matière organique est rapidement minéralisée à cause de la grande humidité de l'air et de la température. La variété des types de phytotelmes et des espèces les constituant modifie l'hétérogénéité de ces habitats et de la faune les occupant. Ils sont en outre plus dynamiques que des mares permanentes car ce sont des systèmes vivants, où l'eau, régulièrement renouvelée, a pour origine la condensation atmosphérique et les pluies. Ces phytotelmes font ainsi office de mares forestières là où les mares terrestres font défaut et différents animaux aquatiques, tout particulièrement les insectes à larves aquatiques, trouvent dans ces réservoirs l'eau nécessaire à leur développement **(Picado, 1913)**. Ces biotopes constituent des habitats aquatiques propices au développement d'un pool d'organismes aquatiques, puisque la plupart des taxons d'organismes d'eau douce sont retrouvés dans les phytotelmes, incluant bactéries, protistes, microcrustacés, rotifères, arthropodes et vertébrés **(Kitching, 2000 ; Carrias *et al.*, 2001 ; Haubrich *et al.*, 2009)**.

Bien que probablement sous-estimé **(Kitching, 2000)**, **Fish (1983)** évalue le nombre total d'espèces de plantes ayant une capacité de rétention d'eau à plus de 1500. La densité des phytotelmes peut donc être potentiellement forte en forêt tropicale, et plus spécialement en forêt néotropicale où les Broméliacées dominent la flore épiphyte **(Leroy *et al.*, 2010)**. Ainsi,

en ne considérant que les Broméliacées à réservoirs, des densités de 45 à 32000 plantes.ha^{-1} sont reportées pour différents secteurs de la forêt de Luquillo à Puerto Rico **(Richardson, 1999 ; Richardson *et al.*, 2000a)**. De plus, les phytotelmes, et notamment les Broméliacées-citerne, sont présents depuis le sol jusqu'aux plus hautes branches de la canopée, ce qui assure un apport en eau constant pour l'ensemble de la faune arboricole, et, sans aucun doute, participe au maintien de la biodiversité des forêts tropicales.

2.2. Les différents types de phytotelmes

Selon leur mode de formation, les phytotelmes peuvent être regroupés en cinq classes principales **(Kitching, 1987)** : (1) les eaux retenues par des cavités ou les dépressions des arbres (dendrotelmes ou "tree holes"), (2) l'eau collectée dans les entre-noeuds de bambous ("bamboo internodes"), (3) les eaux collectées par des feuilles, bractées ou pétales de plantes ("axil waters"), (4) les plantes pichets ("pitcher plants"), et (5) la dernière catégorie, la plus représentée en forêt néotropicale, constituée par les réservoirs des Broméliacées ("bromeliad tanks").

2.2.1. Les dendrotelmes

Les phytotelmes composés par les trous d'arbres ("tree holes") sont des cavités ou dépressions à l'intérieur ou sur un arbre, contenant de l'eau et des détritus organiques de feuilles, de bois et d'origine animale formant des biotopes pour les micro-organismes et les arthropodes **(Fig. 9) (Kitching, 1971, 2000 ; Bell et *al.*, 2005a)**. Les dendrotelmes ont fait l'objet de nombreuses études et sont un des exemples les plus communs de l'étendue des habitats référencés comme phytotelme **(Varga, 1928 ; Thienemann, 1934, 1954 ; Kitching, 1971, 2000)**, car, excepté en Antarctique, ils sont présents sur tous les continents. De tels habitats sont ubiquistes dans les forêts tropicales et tempérées où ils représentent la grande majorité des écosystèmes aquatiques **(Carpenter, 1982)**. L''eau peut être retenue de façon transitoire ou permanente selon les conditions climatiques. On les classe en deux catégories suivant leur formation : les premiers, maintiennent une doublure ininterrompue de l'écorce, les "casseroles" ou "cuvettes" (de l'anglais "pans") et les seconds, que l'on nomme "trous de putréfaction" ("rot-holes"), se forment quand des processus de putréfaction pénètrent plus profondément dans l'écorce et le cœur du bois des arbres. Les cuvettes peuvent être le résultat d'une déformation physique de l'arbre alors que les seconds apparaissent le plus souvent suite

à l'intervention d'un agent physique externe **(Kitching, 1971)**. Ces phytotelmes peuvent se former à tous les niveaux de l'arbre, mais plus particulièrement au niveau de ses racines et de sa couronne. Bien que certaines espèces d'arbres semblent plus sujettes à la formation de réservoirs d'eau, il ne semble pas y avoir d'espèces ligneuses qui ne soient pas capables de rentrer dans la catégorie des dendrotelmes **(Kitching, 1969)**. Cette diversité (espèces, formation, taille et forme) est probablement une des raisons, avec les conditions climatiques, qui explique la variabilité des volumes d'eau retrouvée au sein des dendrotelmes.

Figure 9. Illustration et photographies de dendrotelmes (**Kitching, 2000** et **Kitching, 2001**).

La contenance des dendrotelmes est sans doute la plus hétérogène de toutes les catégories de phytotelmes, puisque la littérature mentionne des volumes d'eau s'échelonnant de quelques mL à plus de 30 L **(Kitching, 2000)**. Ceci a des conséquences évidentes sur la temporalité des ces écosystèmes. Ainsi **Kitching (2000)** signale que dans le Queensland, au sein d'un peuplement de *Lophostemon conferta*, certains réservoirs contiendraient continuellement de l'eau depuis plus de 50 ans. L'eau provient directement des précipitations atmosphériques ou de l'écoulement le long des branches et des troncs. Au contact du feuillage et de l'écorce, l'eau va se charger progressivement en nutriments ce qui va influencer sa composition chimique. La nature de l'écorce **(Eaton et *al.*, 1973 ; Carpenter, 1982)** et les apports atmosphériques influent également sur la composition chimique de l'eau des dendrotelmes.

La principale source d'énergie de ces systèmes reste la litière apportée par les feuilles permettant le développement d'organismes décomposeurs. La qualité de la litière varie selon l'espèce d'arbre **(Fish & Carpenter, 1982 ; Carpenter, 1983)**. A cela s'ajoutent les cadavres d'animaux constituant la source de nutriments pour la faune saprophage **(Yee & Juliano, 2006)**. Ainsi, décomposeurs et saprophages constituent la base du réseau trophique de ces biotopes particuliers **(Yee & Juliano, 2006). Bradshaw & Holzapfel (1986)** montrent que les facteurs environnementaux physico-chimiques tels que l'exposition, la taille, l'orientation, le pH et la température, la conductivité et le contenu en tanin-lignine influencent l'occurrence des moustiques dans les dendrotelmes européens du Nord de la France et du Sud de l'Angleterre. **Schmidl et *al*. (2007)** montrent que l'espèce d'arbre ne semble pas influer la composition faunistique contrairement aux facteurs physicochimiques. Cette étude, effectuée au sein d'une forêt tempérée allemande, montre une chaîne alimentaire relativement simple, apparemment régie uniquement par les facteurs environnementaux ascendants ("bottom up"), et aucun rôle joué par les processus descendants ("top down"). Cela s'explique probablement par l'absence de prédateurs d'arthropodes, ce qui réduit la chaîne trophique. Les changements saisonniers dans les forêts tempérées imposent des fluctuations saisonnières aux communautés des phytotelmes, fluctuations que l'on ne retrouve pas chez leurs homologues des forêts tropicales **(Kitching & Pimm, 1985)**.

La taille du dendrotelme affecte les conditions de l'habitat et la structure des communautés de métazoaires puisque les plus grands dendrotelmes reçoivent plus de litière, maintiennent des conditions plus stables et abritent plus d'espèces avec une biomasse plus élevée **(Sota *et al.*, 1994 ; Sota, 1996)**, qu'ils soient naturels ou artificiels **(Yanoviak, 1999).** Cependant, en raison de la stabilité de l'habitat, les dendrotelmes les plus productifs semblent contenir plus d'espèces mais pas plus d'individus **(Srivastava & Lawton 1998)**. Contrairement à la plupart des études, **Paradise (2004)** montre que la quantité de litière n'affecte pas la richesse spécifique des insectes dans les dendrotelmes de Pennsylvanie. La couleur du conteneur, ainsi que sa position au sein de la canopée influence également l'abondance et la richesse spécifique des macro-invertébrés **(Yanoviak, 2001a)**. Ceci suggère que les conditions de diffusion de la lumière influence leur perception des couleurs. D'une manière générale, la taille de l'habitat et la disponibilité des ressources sont les principaux facteurs qui structurent les communautés d'invertébrés **(Yanoviak, 2001b ; Paradise, 2004)**, mais d'autres facteurs abiotiques, comme par exemple la concentration en oxygène dissous, interviennent également **(Harlan & Paradise, 2006).** Bien qu'un grand nombre d'informations soient disponibles sur les populations de moustiques des dendrotelmes,

relativement peu d'études intègrent la totalité de la faune métazoaire au sein des ces structures **(Kitching, 2000)**, et la plupart d'entre elles traitent de l'effet de la taille de l'habitat sur les communautés d'invertébrés **(Sota, 1996 ; Sota, 1998 ; Yanoviak, 1999 ; Yanoviak, 2001a ; Paradise, 2004 ; Harlan & Paradise, 2006).** Le compartiment microbien des dendrotelmes est peu connu. En appliquant la théorie biogéographique des îles **(MacArthur & Wilson 1967)** sur ce type de milieu, **Bell *et al.* (2005b)** montrent que la diversité génétique des bactéries est positivement corrélée à la taille de l'île (correspondant au volume d'eau du dendrotelme). Néanmoins, les résultats de cette étude sont critiqués. En effet, aucune espèce bactérienne est exclusive des dendrotelmes, et la diversité bactérienne semble, non pas suivre la fonction $S=2.11V^{0.26}$ (S= nombre d'espèces, V= volume d'eau), mais plutôt augmenter par paliers **(Fenchel & Finlay, 2005)**.

En utilisant différents types de réservoirs (naturels et artificiels), **Ponnusamy *et al.* (2008a)** identifient 5 principaux taxons bactériens [Proteobacteria (Alpha-, Beta-, Gamma- et Delta-), Actinobacteria, Bacteroidetes, Cyanobacteria, Firmicutes)], parmi lesquels les Proteobacteria et les Bacteroidetes représentent les groupes majoritaires. La composition des espèces bactériennes semble indépendante du type de conteneur et de leur distribution spatiale. Le catabolisme de la matière organique par ces bactéries est responsable de la production de métabolites (kairomones) qui stimulent la ponte des moustiques du genre *Aedes* **(Ponnusamy *et al.*, 2008b)**, vecteurs de la dengue et de la fièvre jaune. Ainsi, l'espèce de plante, la biomasse de feuilles et le temps de fermentation influence les bactéries (abondance et diversité) qui elles-mêmes, influencent le comportement des femelles de moustiques **(Ponnusamy *et al.*, 2010)**.

Bien que peu de travaux portent sur les micro-organismes des dendrotelmes, il convient de mentionner ceux de **Lackey (1940)**, et surtout ceux de **Kaufman *et al.* (1999, 2002)** et de **Kneitel & Chase (2004)**, qui ont utilisé des microcosmes artificiels pour étudier les effets de larves de moustiques, en relation avec d'autres paramètres, sur les micro-organismes. Dans ces microcosmes, les micro-organismes (plus précisément l'abondance et la production bactérienne, les abondances et les biovolumes des protozoaires et des rotifères et la biomasse fongique) sont davantage impactés par les effets descendants des prédateurs (larves de moustiques) que par les effets ascendants (nutriments solubles) (**Kaufman *et al.*, 1999, 2002)**. **Kneitel & Chase (2004)** ont élaboré une expérience en manipulant perturbations, densités de prédateurs et niveau de ressources, afin d'examiner la richesse, l'abondance et la composition des communautés de micro-organismes (protozoaires et rotifères). Ils montrent que chacun de ces traitements peut influencer l'abondance et la

richesse spécifique des micro-organismes, mais que la combinaison de ces derniers dévoile la complexité de la structure des communautés et de la composition des espèces.

2.2.2. Les entre-nœuds de bambou

Les tiges des bambous sont composées de compartiments imperméables ce qui facilite la formation de phytotelmes, dans lesquels l'eau entre par des phénomènes naturels. Les entre-nœuds se remplissent d'eau suite à divers accidents, dont les plus courants sont dus à certains insectes phytophages (Coléoptères par exemple), aux fentes produites par l'action de la sécheresse et de la chaleur, ou à des causes anthropiques (tiges cassées), et à des événements climatiques **(Fig. 10).** Les quantités d'eau qu'ils contiennent varient, selon l'espèce et l'âge du bambou, de quelques mL à plus d'un litre **(Kitching, 2000)**. La faune aquatique au sein de ces structures est, d'une manière générale, relativement similaire à celle retrouvée au niveau des dendrotelmes environnants. Ces phytotelmes sont plus ou moins cosmopolites, bien que leur occurrence soit largement restreinte aux régions tropicales, où environ 80 genres ont été recensés **(Kitching, 2000)**. En Amérique centrale et en Malaisie, **Kovac & Streit (1996)** rapportent une chaîne alimentaire complexe dont la composition spécifique varie en fonction du degré d'ouverture du phytotelme et de la quantité de nutriments. Les fortes probabilités d'occurrence de certains taxons (Scirtidés, Chironomidés) se retrouvent au niveau des plus larges unités d'habitats de bambous **(Sota & Mogi, 1996),** et l'altitude a un effet positif sur les communautés d'invertébrés. Dans leurs travaux sur les communautés de métazoaires, **Kitching (1990)** et **Kitching & Beaver (1990)** décrivent le réseau trophique des entre-nœuds de bambou de Sulawesi et de Nouvelle Guinée qu'ils comparent à d'autres conteneurs similaires dans le monde, et montrent des variations locales dans la structure des communautés des macro-invertébrés.

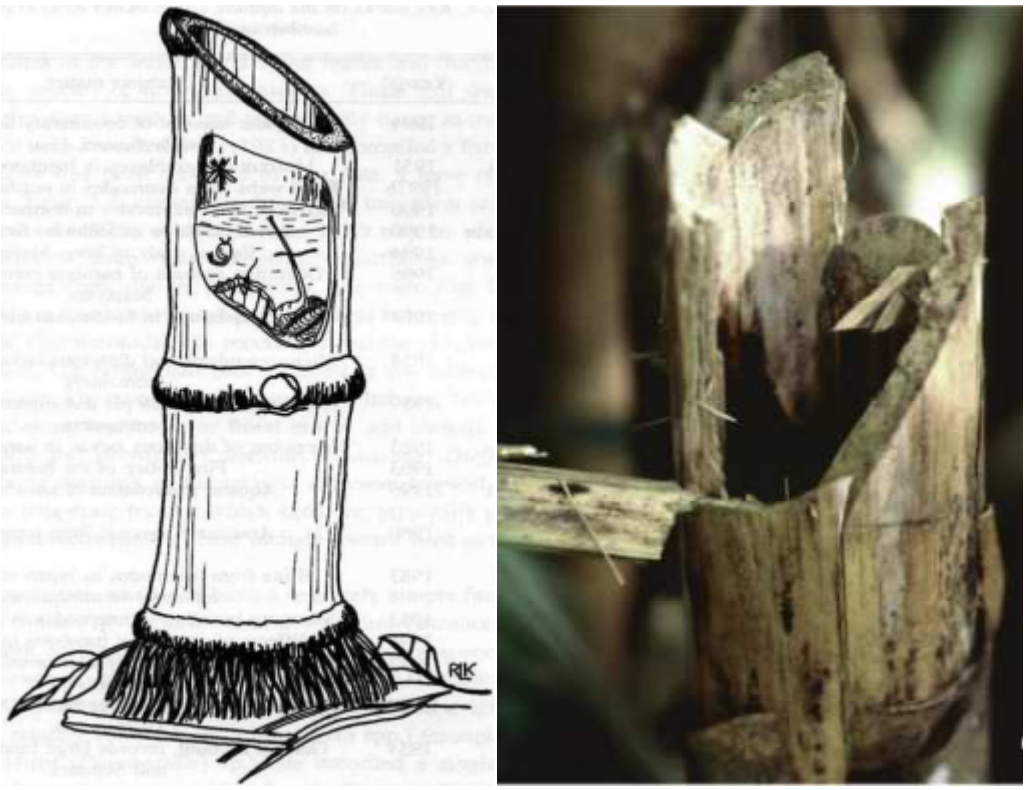


Figure 10. Illustration et photographie du phytotelme composé par les entre-nœuds de bambou (**Kitching, 2000** et **Kitching, 2001**).

2.2.3. Les feuilles, bractées ou pétales de plantes

Les phytotelmes formés par les feuilles ou par les bractées florales ("axil waters") sont majoritairement présents chez des monocotylédones, parmi lesquelles les Commélinidées, les Arécidées et les Liliidées sont les trois superordres dominant cette catégorie. Bien que les espèces tropicales et sub-tropicales représentent les principaux individus, on note, dans les milieux tempérés, une dominance de plantes dicotylédones comme les angéliques et les cardères, sur lesquelles certains auteurs se sont penchés au début du siècle dernier, comme par exemple **Alpatoff (1922)** sur *Angelica sylvestris* et **Varga (1928)** sur *Dipsacus sylvestris*, ou plus récemment **Fish (1983)**. D'une manière générale les réservoirs d'eau formés par ces parties de plantes sont de petite taille, limitant ainsi le volume d'eau captée (quelques mL à quelques centaines de mL). Le réseau trophique qui se met en place dans ces milieux est par conséquent simple et linéaire **(Kitching, 1987)**. En Nouvelle Guinée, **Kitching (1990)** montre que 100% des inflorescences de *Curcuma australasica* Hook. f. (Zingiberaceae) examinées contiennent des larves d'insectes hématophages.

Parmi les espèces tropicales, le genre *Heliconia* est probablement celui qui a été le plus étudié en tant que phytotelme. La famille des Heliconiaceae est composé d'un seul genre,

Heliconia, comprenant environ 250 espèces originaires de l'Amérique tropicale, depuis le Nord du Mexique jusqu'au Sud du Brésil, incluant certaines îles tropicales du Pacifique et les Caraïbes **(Santos, 1978 ; Dahlgren *et al.*, 1985; Kress, 1990)**. La plupart des ces monocotylédones sont des plantes pérennes vivant au niveau des sous-étages des forêts tropicales. La morphologie générale comprend une cyme de fleurs de couleur vive qui se développe sur la partie apicale de la tige, composée, selon l'espèce, de 10 à 25 bractées environ **(Fig. 11)**.

Figure 11. Photographie et illustration des bractées d'*Heliconia* sp. (Photographie de J.-F. Carrias et illustration selon **Kitching, 2000**).

Ces bractées, d'âges différents, se remplissent d'eau et chacune d'entre elles est surplombée d'une série de fleurs, qui, après floraison, vont tomber dans le fluide de la bractée **(Naeem, 1990b)**. Une des caractéristiques de genre *Heliconia* est la rapide décomposition de ces pièces florales au sein des bractées, qui elles, subsistent. Le nectar contenu dans ces bractées est probablement à l'origine du développement de communautés bactériennes et de levures **(Schnittler & Stephenson, 2002)**. Les volumes d'eau retenus par bractée demeurent faibles (maximum de 20 mL, **Richardson & Hull, 2000 ; Richardson *et al.*, 2000b)** et la quantité de liquide par plante dépasse rarement les 200 mL. La composition du fluide inclut du nectar, des micro-organismes, divers parties de fleurs en décomposition et la lignine des bractées **(Naeem, 1990b ; Seifert 1982)**. En revanche, très peu de litière provenant de la

canopée entre dans le phytotelme car chaque bractée est protégée par celle du dessus. Des gastéropodes sont fréquemment associés aux *Heliconia* **(Yee & Willig, 2007)**, dont les fèces viennent enrichir la composition du fluide **(Maguire *et al.*, 1968)**. De plus, certaines *Heliconia* sécrètent un nectar riche en sucre dans leurs bractées **(Bronstein, 1986; Wootton & Sun, 1990)**. Les bractées des *Heliconia* constituent ainsi un milieu propice au développement de micro-organismes **(Vandermeer *et al.*, 1972 ; Ruivo *et al.*, 2006)**, d'invertébrés **(Seifert, 1982; Naeem, 1990a ; Richardson & Hull, 2000 ; Richardson *et al.*, 2000b)** mais également d'amphibiens **(Summer, 1999)**.

Un certain nombre d'études se sont focalisées sur les communautés d'invertébrés aquatiques vivant dans ce type de phytotelme **(**Revues de **Seifert, 1982** et **Kitching, 2000)**. Il apparaît que les bractées d'*Heliconia* sont colonisées principalement par des larves détritivores de diptères et de coléoptères. **Richardson & Hull (2000)** montrent que l'abondance des différentes espèces d'invertébrés diffère selon l'âge des bractées, et répondent positivement à l'augmentation des détritus organiques et des parties de fleurs **(Naeem, 1990a)**, ce qui indique les effets limitants des ressources dans ce système. De même, l'abondance, la richesse et l'équitabilité des invertébrés augmentent avec la biomasse de fèces **(Yee & Willig, 2007)**. Dans son étude menée au Costa Rica, **Naeem (1990a)** conclut que l'hétérogénéité des ressources dans les bractées joue un rôle important dans la détermination de la structure des communautés, bien que l'ampleur de la réponse puisse dépendre du niveau de ressources.

La littérature concernant les micro-organismes est faible comparativement aux travaux concernant les invertébrés. **Vandermeer *et al.* (1972)** rappellent l'existence au sein des bractées d'*H. caribaea*, du cilié *Paramecium*, précédemment mentionné dans les travaux de **Maguire & Belk (1967)** et de **Maguire *et al.* (1968)**. L'abondance de ce cilié est contrôlée par le nombre de larves de moustique. La dispersion du protiste d'une bractée à l'autre est réalisée par un escargot (genre *Caracolus*) mais d'autres agents comme les oiseaux-mouches ou les insectes sont supposés également intervenir par des phénomènes de phorésie. Cette étude montre que la distribution de ce protozoaire est restreinte aux bractées d'*H. caribaea* bien que d'autres phytotelmes (réservoirs d'eau de Broméliacées) soient largement présents aux alentours. **Ruivo *et al.* (2006)** mettent en évidence la présence de trois nouvelles espèces de levures dans les réservoirs de *H. velloziana* au Brésil. Il apparaît ainsi que les études des communautés aquatiques vivant dans les bractées d'*Heliconia* restent très limitées alors que cette plante est très commune en Amérique tropicale.

2.2.4. Les plantes pichets

Les plantes pichets ("pitcher plants") sont des plantes qui possèdent des feuilles modifiées ou des prolongements de feuilles imperméables recueillant l'eau. La mise en place de ce réservoir d'eau est une condition *sine qua none* à leur survie, puisque ces plantes sont insectivores. Grâce à leurs phytotelmes, elles capturent des insectes et autres invertébrés qui se noient et sont digérés par des enzymes lytiques et/ou sont décomposés par des bactéries qui permettent la mise à disposition de nutriments pour la plante **(Buckley *et al.*, 2003 ; Butler *et al.*, 2008).** Ces enzymes peuvent être secrétées par la plante mais également être des enzymes autolytiques libérées par les individus piégés et les micro-organismes. Ces plantes renferment donc un milieu riche en matière organique, qui profite à une grande variété d'organismes aquatiques, pour certains spécifiques de ce genre de plantes. Selon leur répartition biogéographique, on peut distinguer trois familles de plantes pichets : les Céphalotacées (Australie), les Népenthes (Asie du Sud), et les Sarracéniacées (Amérique du Nord).

2.2.4.1. Cephalotaceae

Les Cephalotaceae représente une famille monospécifique au sein de laquelle, *Cephalotus follicularis* **(Fig. 12)** représente le seul membre formant un phytotelme. On trouve cette plante dans les marais tourbeux de l'Ouest de l'Australie **(Erickson, 1968)**. **Hamilton (1904)** fut un des premiers à explorer le contenu du réservoir de cette petite plante australienne d'une quinzaine de cm de hauteur. Il mentionne la présence de larves d'invertébrés et d'algues unicellulaires, probablement du genre *Protococcus,* "*qui peuvent certainement vivre et se multiplier dans le liquide*". **Clarke (1985)** s'intéresse au développement des communautés d'invertébrés dans ces réservoirs, et **Yeates (1992)** découvre une espèce endémique de diptère, *Basisis ambulans*.

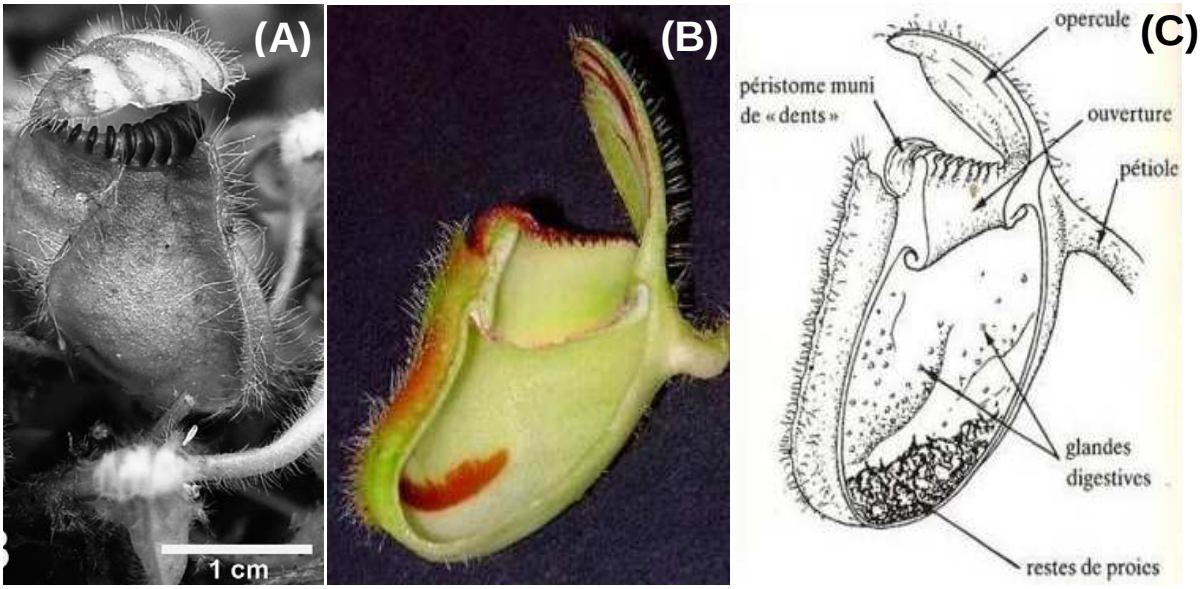


Figure 12. Photographie (A) et coupes sagittales (B et C) de *Cephalotus follicularis* **(Lecoufle, 1989 ; Adlassnig *et al.*, 2009)**.

2.2.4.2. Nepenthaceae

Les Nepenthaceae forment une famille d'environ 120 espèces de plantes insectivores , regroupées au sein d'un seul genre **(Fig. 13)**. Bien que les différentes espèces aient une grande aire de distribution dans le monde, on les trouve plus particulièrement dans le sud de l'Asie (Nouvelle Guinée, Malaisie, nord de l'Australie, Nouvelle Calédonie…) et à Madagascar. Toutes les Népenthes possèdent sur leur surface interne des glandes sécrétrices d'enzymes qui modifient la composition du liquide contenu dans l'urne. La couleur de l'urne, le nectar sécrété et l'odeur de ce liquide vont ainsi permettre d'attirer les insectes **(Ratsirarson & Silander 1996)**. La capacité des ces plantes varie de quelques mL à plus de deux litres **(Kitching, 2000)**. Hormis les travaux de **Günther (1913)** sur les insectes associés à *Nepenthes distillatoria* du Sri Lanka, **Thienemann (1932)** fut le premier à mener une investigation majeure sur la faune vivant dans les urnes de *Nepenthes* de Sumatra et Java. **Van Oye (1921)** mentionne la présence de 7 espèces de rhizopodes dans le fluide de *N. melamphora* (*i.e. N. gymnamphora* Reinw.). Il identifie ainsi : *Centropyxis aculeata, Difflugia constricta, Lesquereusia epistomium, Arcella vulgaris, Cochliopodium bilimbosum, Amoeba guttula,* et enfin *Amoeba nepenthesi* qu'il qualifie de nouvelle espèce. Les travaux de **Ratsirarson & Silander (1996)** sur *N. madagascariensis* indiquent que le phytotelme des *Nepenthes* de Madagascar constitue un habitat temporaire et fonctionnel pendant 3 mois. Ainsi, les pichets ne contiennent de l'eau que pendant une durée limitée mais toutefois

suffisante pour le développement d'invertébrés, qui ensuite meurent. On assiste à la création régulière de nouveaux réservoirs et à la coexistence de pichets d'âge variable **(Mogi & Young, 1992)**. La stabilité du niveau d'eau semble être le facteur le plus important pour la survie de ses habitants. La colonisation de l'urne par les invertébrés diffère dans le temps et l'espace entre les urnes jeunes et matures **(Ratsirarson & Silander, 1996)**. La densité bactérienne et la nécromasse (= carcasses d'insectes) sont corrélées positivement avec la densité et la richesse spécifique des invertébrés **(Cresswell, 2000)** et augmentent avec l'âge du phytotelme **(Sota *et al.*, 1998)**. Tout comme la densité bactérienne, la densité, la biomasse et la richesse spécifique des métazoaires, ainsi que le nombre de niveaux trophiques, augmentent avec la quantité de détritus, elle-même corrélée avec le volume de fluide **(Sota *et al.*, 1998)**. La structure des chaînes trophiques au sein des réservoirs de *Nepenthes* montre des variations spatiales et temporelles **(Beaver, 1985 ; Kitching & Pimm, 1985 ; Kitching & Beaver, 1990**), probablement en relation avec le large éventail d'habitats que colonisent ces plantes dans les régions tropicales humides.

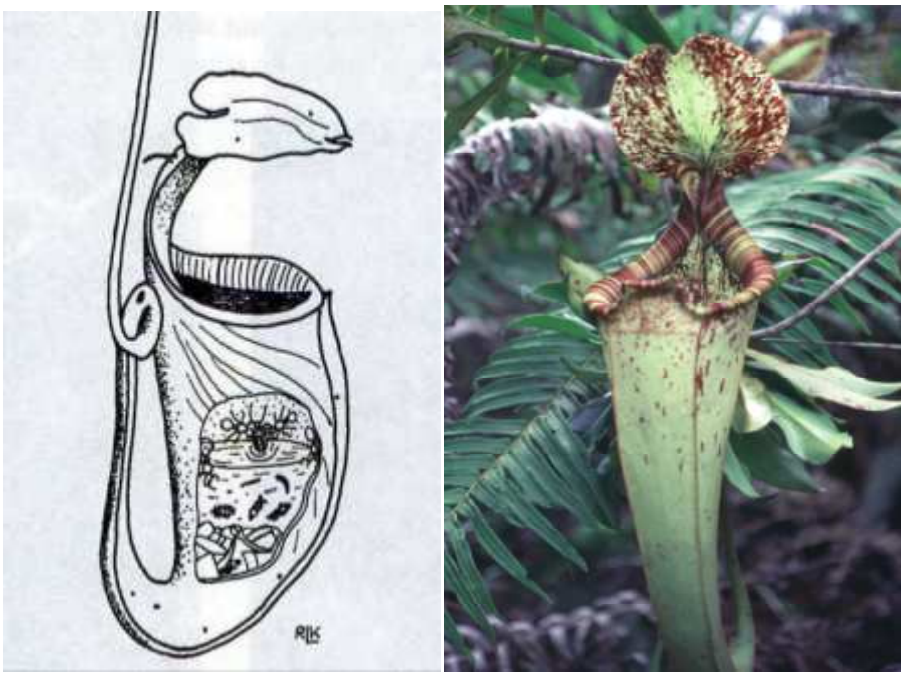


Figure 13. Illustration de Nepenthaceae et photographie de *Nepenthes rafflesiana* (**Kitching, 2000** et **Kitching, 2001**).

2.2.4.3. Sarraceniaceae

Les Sarraceniaceae sont localisées sur le continent américain et comprennent seulement trois genres (*Heliamphora*, *Darlingtonia* et *Sarracenia*). Elles possèdent toutes des feuilles

modifiées plus ou moins coniques, formant un pichet ou plus usuellement une urne. Six espèces du genre *Heliamphora* (parmi les 16 espèces décrites) se situent exclusivement sur les tépuys*, hauts plateaux du Venezuela. Peu d'informations sont disponibles pour ces espèces dont le réservoir est recouvert par un opercule qui rappelle celui des *Nepenthes*. Le genre *Darlingtonia* ne renferme qu'une seule espèce, *Darlingtonia californica*, nommée également plante cobra en raison de son capuchon qui recouvre son phytotelme. Cette plante se développe dans les marais acide de l'Ouest des Etats-Unis, depuis le sud-ouest de l'Oregon jusqu'à la Sierra Nevada de la Californie. Enfin, on dénombre dix espèces du genre *Sarracenia*, plantes typiques des tourbières américaines, depuis l'Est de l'Amérique du Nord et l'Est du Canada jusqu'en Floride **(Fig. 14)**.

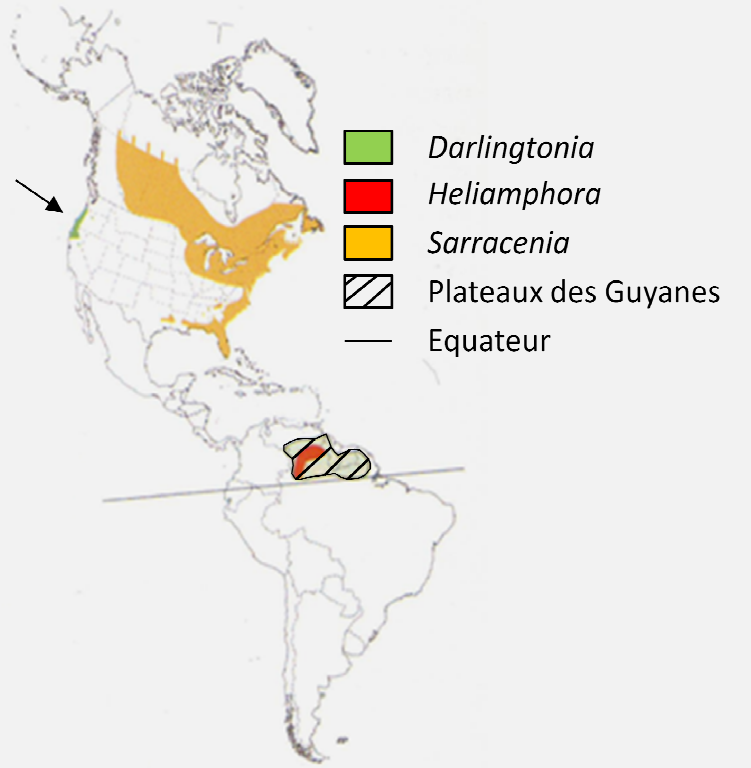


Figure 14. Aire de distribution des Sarraceniaceae (Selon **McPherson, 2007**). La faible distribution de genre *Darlingtonia* est soulignée par la flèche noire.

La plus commune et également la plus étudiée d'entre elles, *Sarracenia purpurea* **(Fig. 15)**, semble être la seule espèce à pouvoir abriter une communauté animale à la fois complexe et persistante, contrairement à ses homologues du Sud, qui ont tendance à s'assécher en été et mourir en hiver **(Bradshaw, 1983)**.

* Les tépuys ou tépuis, désignent des montagnes élevées au sommet tronqué formant un plateau, et aux parois verticales (de plusieurs centaines de mètres). Les tépuys sont des formations géologiques gréseuses d'origine précambrienne, dont le mont Roraima est probablement le plus célèbre.

Figure 15. Photographies de *Sarracenia purpurea* (**Adlassnig *et al.*, 2009** et **McPerson, 2007**).

2.2.5. Les Broméliacées à réservoirs

Les Broméliacées représentent une vaste famille de plantes de près de 3200 espèces reparties dans une soixantaine de genres **(Luther, 2008)**. On les trouve principalement au niveau des régions tropicales et subtropicales d'Amérique Centrale et du Sud **(Frank, 1983)**, exception faite d'une espèce, *Pitcairnia felicina*, localisée en Afrique tropicale **(Fig. 16) (Mabberley, 1997)**.

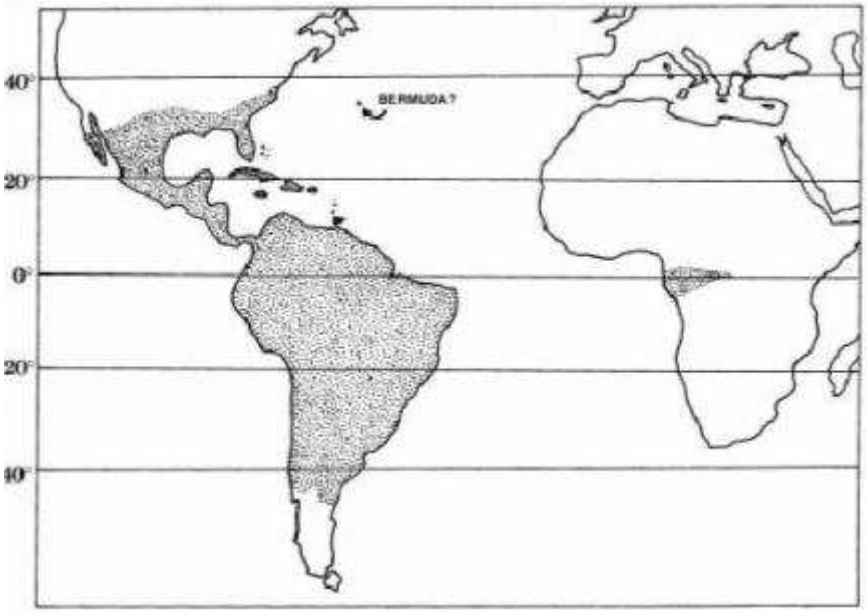


Figure 16. Distribution géographique des Broméliacées (**Benzing, 2000**).

Ce sont des plantes monocotylédones, terrestres ou épiphytes, généralement acaules, et présentant pour la plupart d'entre elles des feuilles en rosette. L'inflorescence est en grappe ou en épis, à fleurs à trois sépales coriacés, trois pétales, six étamines et trois carpelles soudés formant un ovaire tantôt libre, tantôt plus ou moins adhérent. La graine quant à elle, est à albumen farineux. L'appareil radiculaire est variable. Chez les plantes terrestres, les racines primaires ne sont jamais très longues et donnent naissance à des racines latérales qui se ramifient en houppe ; chez les espèces épiphytes les racines sont peu développées, grêles et dures ne possédant par conséquent qu'un rôle d'ancrage sur la plante hôte **(Picado, 1913 ; Puig, 2001**). Ces racines **(Fig. 17)** sont dans l'incapacité de prélever l'eau et les nutriments nécessaires à la croissance de la plante et elles ne pénètrent pas les structures de leurs arbres supports. Actuellement, aucune preuve n'a pu être apportée quant au parasitisme de ces plantes **(Benzing, 2000)**. Les Broméliacées épiphytes dominent la flore vasculaire épiphyte des forêts chaudes néotropicales **(Benzing, 1990 ; Puig, 2001)**.

Figure 17. Broméliacée épiphyte (*Catopsis berteroniana*) sur son support, rôle d'ancrage des racines (Photographie de J.-F. Carrias).

Le phytotelme trouve son origine dans l'agencement en rosette des feuilles. Celles-ci sont longues, apétiolées et simples, entières à dentées, larges et épaisses, plus ou moins concaves et à disposition alterne, et typiquement rassemblées au pied de la plante. La partie proximale du limbe étant plus large que la partie distale, il se forme soit des cornets qui s'emboîtent les uns dans les autres, soit une large concavité en forme de cuillère. Grâce à une faible distance interfoliaire, ces feuilles retiennent constamment de l'eau et des détritus et forment ainsi le phytotelme **(Fig. 18)**.

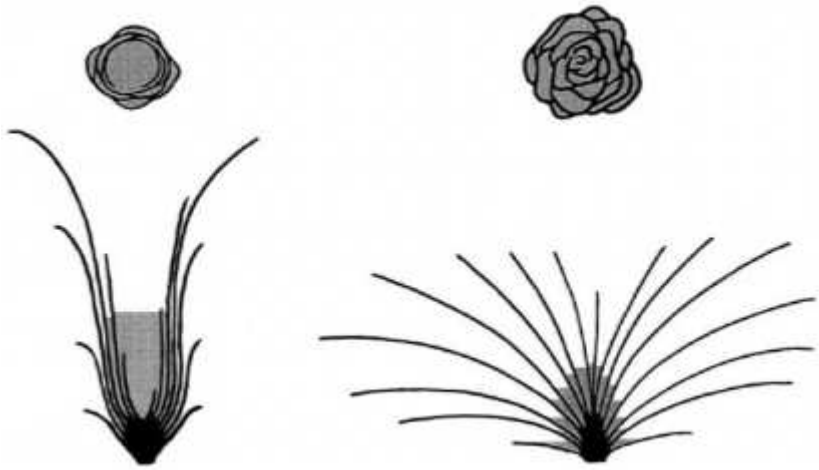


Figure 18. Coupes transversales (illustrations supérieures) et longitudinales (illustrations inférieures) de Broméliacées (**Zotz & Thomas, 1999**).

L'eau recueillie provient de l'eau de pluie, mais aussi de la condensation de l'humidité atmosphérique, phénomène permanent dans l'environnement immédiat de la plante en climat tropical humide. La récupération de cette eau est plus efficace au lever du jour, quand la température au niveau de la canopée est plus faible que celle de l'atmosphère, ce qui permet la condensation de l'eau atmosphérique qui sera alors récupérée par les épiphytes **(Puig, 2001)**. De plus, la perte d'eau est réduite par l'enfouissement des stomates et par l'épaisseur de la cuticule. Par conséquent, les Broméliacées à réservoirs contiennent de l'eau toute l'année, même pendant la saison sèche **(Dejean & Olmsted, 1997)**, période plus efficacement affrontée par les plantes les plus larges **(Zotz & Thomas, 1999)**, alors que les mares terrestres, quand elles existent, sont à sec. La rétention d'eau est par ailleurs plus efficace chez les individus les plus grands. Ces structures constituent donc une stratégie évolutive très efficace dans la prévention du stress hydrique. Les réservoirs bénéficient d'un renouvellement quasi constant de l'eau avec des volumes qui s'échelonnent de quelques centilitres à plusieurs litres **(Frank, 1983)**. Ces plantes permettent ainsi le développement durable de communautés

aquatiques très diversifiées **(Picado, 1913 ; Kitching, 2000)** et dont la structure et l'organisation seront abordées au **paragraphe 2.4.2 (p.66)** de cette revue bibliographique.

2.2.6. Autres exemples de phytotelmes

Certains auteurs ont analysé les communautés aquatiques des réservoirs d'eau que constituent les fruits tombés au sol. C'est le cas par exemple des coques de noix de coco (*Cocos nucifera* L.) **(Thienemann, 1934)**, des fruits du cacaoyer (*Theobroma cacao* Linn.) **(Soria *et al*., 1978)**, de même que certaines parties de plantes comme les feuilles ou les bractées **(Lounibos, 1980 ; Fincke, 1998 ; Kitching, 2000 ; Greeney, 2004)**, qui, une fois tombées au sol, servent au développement de divers larves d'invertébrés **(Caldwell, 1992 ; Kitching, 2000)** et même de dendrobates **(Caldwell, 1992 ; Summers, 1992)**. Le basidiocarpe concave de certains champignons **(Lounibos, 1980)** représente un autre exemple qui pourrait constituer une sixième catégorie de phytotelmes, dont la faune, exception faite des larves de moustiques **(Heinemann & Belkin 1977, 1978a, b ; Hutchings, 1994 ; Fincke, 1998)**, reste largement inconnue.

Enfin, **Beaver (1972, 1973)** et **Lounibos (1980)** se sont intéressés au développement de larves de diptères dans les réservoirs d'eau formés par les coquilles d'escargots. Ces micro-écosystèmes ont été nommés zootelmes (**Kitching, 2000)** et renferment des communautés analogues à celles que l'on trouve dans les phytotelmes.

2.3. Un phytotelme très étudié : *Sarracenia purpurea*

2.3.1. Fonctionnement général du phytotelme

Sarracenia purpurea est une plante carnivore, pérenne (d'une durée de vie supérieure à 50 ans), largement distribuée dans les milieux pauvres en nutriment comme les tourbières et les zones marécageuses d'Amérique du Nord **(Buckley *et al*., 2003; Ellison *et al*., 2004)**. La plante croît en rosette et produit chaque année un ensemble de 6 à 12 nouvelles feuilles tubulaires qui collectent l'eau de pluie dans laquelle les insectes vont tomber et se noyer. Bien que ces plantes attirent une grande variété d'insectes grâce à leur nectar ou à l'odeur qu'elle dégage, les fourmis constituent la majorité des proies **(Buckley *et al*., 2010)**. Dans ce microhabitat aquatique (communément 3 à 50 mL de fluide, et un pH variant de 3 à 6) la

densité de fourmis varie de 0 à 176 par pichet, mais généralement une dizaine de cadavres est retrouvée par pichet **(Hoekman *et al.*, 2007)**.

S. purpurea secrète des enzymes digestifs (protéases, phosphatases, RNAses et nucléases, mais pas de chitinases) à de très faibles concentrations **(Gallie & Chang, 1997)** et cette sécrétion survient uniquement lors des premières semaines après l'ouverture de chaque feuille. Par conséquent, les effets de ces enzymes sont considérés comme mineurs face à l'action des bactéries. Ainsi, contrairement aux autres plantes pichets, la dégradation et la digestion des proies sont accomplies principalement par les communautés inquilines des feuilles de *S. purpurea* **(Addicott, 1974 ; Bradshaw, 1983 ; Heard 1994 ; Cochran-Stafira & von Ende, 1998)**. Les composés azotés et phosphorés (et éventuellement de petites protéines et acides aminés) ainsi libérés dans le fluide vont être absorbés par la plante **(Bradshaw & Creelman 1984 ; Butler *et al.*, 2008)**, de même que l'azote inorganique provenant de retombées atmosphériques, qui lui est directement assimilé **(Ellison & Gotelli, 2002 ; Butler & Ellison, 2007)**. Les produits d'excrétion de la chaîne alimentaire et le dioxyde de carbone respiré sont absorbés par la plante, qui régule la concentration d'ions et d'oxygène de l'eau dans laquelle les communautés résident **(Bradshaw & Creelman, 1984 ; Joel & Gepstein, 1985 ; Juniper *et al.*, 1989, Meir *et al.*, 1991)**.

2.3.2. L'écosystème aquatique

2.3.2.1. Le réseau trophique

Les communautés inquilines des feuilles de *S. purpurea* ont été relativement bien décrites **(Addicott, 1974 ; Heard, 1994 ; Cochran-Stafira & von Ende 1998 ; Kneitel & Miller, 2002 ; Miller & Kneitel, 2005)**. La chaîne alimentaire est le plus souvent constituée de trois niveaux trophiques : un premier niveau constitué d'un assemblage de bactéries, un niveau intermédiaire composé de protozoaires et de rotifères, et un niveau supérieur, où la larve filtreuse du moustique *Wyeomyia smithii* Coq. (Culicidae) représente le top-prédateur. Ces larves, de même que celles de *Metriocnemus knabi* Coq. (Chironomidae), *Fletcherimyia fletcheri* (Aldrich) (Sarcophagidae) et l'acarien *Sarraceniopus gibsoni* (Nesbitt) (Histiostomatidae) sont des résidents obligatoires de ces phytotelmes. **Baiser *et al.* (2010)** décrivent un réseau avec 5 niveaux trophiques, où la place des micro-organismes est davantage mise en lumière **(Fig. 19)**.

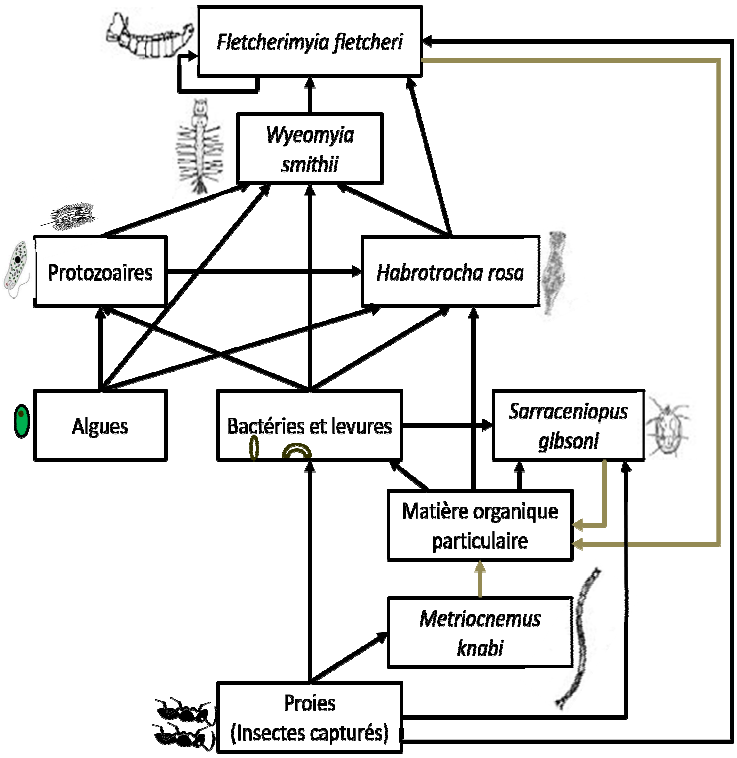


Figure 19. Réseau trophique aquatique de *Sarracenia purpurea*. Les flèches marrons soulignent l'action (déchiquetage de la matière organique) des invertébrés (Réalisé à partir de **Cochran-Stafira & von Ende, 1998 ; Butler *et al.*, 2008** et **Buckley *et al.*, 2010**).

Les proies capturées par les feuilles de *S. purpurea* représentent la ressource de base et sont dans un premier temps déchiquetées par les larves d'acariens et de moucherons, puis décomposées et minéralisées par les bactéries et les champignons. Les bactéries sont elles-mêmes consommées par les protozoaires et les rotifères, principalement *Habrotrocha rosa*, ainsi que par les larves de *Sarraceniopus gibsoni* **(Kneitel & Miller, 2002 ; Butler *et al.*, 2008 ; Karagatzides *et al.*, 2009)**. La larve de moustique *W. smithii* est une filtreuse omnivore qui ingère à la fois des cadavres, des protozoaires et des bactéries **(Cochran-Stafira & von Ende, 1998 ; Kneitel & Miller, 2002)**. Enfin, la larve de *F. fletcheri* est un organisme également omnivore, se nourrissant de *W. smithii* **(Butler *et al.*, 2008)**, de cadavres et elle est aussi capable de cannibalisme **(Forsyth & Robertson, 1975)**. Néanmoins, puisqu'elles sont relativement rares au niveau des plantes dans les régions du Sud **(Buckley *et al.*, 2010)**, les larves de *W. smithii* représentent le prédateur clé de voute ("keystone predator") dans ce système, modelant l'architecture du réseau trophique et les interactions entre bactérivores et bactéries **(Addicott, 1974 ; Cochran-Stafira & von Ende, 1998 ; Kneitel & Miller, 2002)**. **Miller & Kneitel (2005)** ont montré que les jeunes feuilles de *S. purpurea* sont préférentiellement utilisées comme site de ponte par *W. smithii*, probablement en raison d'un

meilleur taux de capture de proies à ce stade **(Fish & Hall, 1978)**, conduisant à des densités plus importantes de bactéries et de protozoaires qui seront alors consommés par les larves de moustiques **(Kneitel & Miller, 2002 ; Miller *et al.*, 2002 ; Hoekman, 2007)**. Ces travaux suggèrent que les moustiques choisissent les sites de ponte sur la base de leur potentiel en proies, dont le nombre est affecté par l'âge des feuilles et dans une moindre mesure, par la taille de la plante.

D'une manière générale, le niveau de ressources est un facteur de contrôle des abondances des micro-organismes (bactéries, protozoaires et rotifères) et du taux de croissance et du temps de pupation de *W. smithii*. Dans ce système, les facteurs bottom-up sont prépondérants : la plupart des espèces intermédiaires (protozoaires et rotifères) résistent à l'extinction grâce à l'apport de ressources **(Istock *et al.*, 1975 ; Kneitel & Miller, 2002 ; Miller *et al.*, 2002 ; Kneitel, 2007)**. Différents auteurs **(Addicott, 1974 ; Miller *et al.*, 1994 ; Błędzki & Ellison, 2003)** mentionnent des organismes moins fréquents, tels que des rotifères monogontes, des cladocères, des copépodes, des amphipodes, des nématodes et des algues.

2.3.2.2. Composition et densité des micro-organismes

L'abondance bactérienne chez *S. purpurea* est généralement élevée (10^4–10^8 bactéries.mL^{-1}; **Kneitel & Miller, 2002**) et peut varier à différentes échelles spatiales (**Harvey & Miller, 1996 ; Peterson *et al.*, 2008)**. Les bactéries sont généralement gram-négatives en bâtonnet **(Cochran-Stafira & von Ende, 1998 ; Miller *et al.*, 2002)** et peuvent comporter de fortes proportions de formes anaérobies **(Prankevicius & Cameron, 1991)**, notamment quand les proies, c'est-à-dire les carcasses de fourmis, sont abondantes. Bien que la plupart des bactéries se développent sur les proies en décomposition, certaines sont phototrophes **(Lindquist, 1975)**, ou assimilent l'azote atmosphérique, pouvant ainsi contribuer à la nutrition de la plante lorsque les proies viennent à manquer **(Prankevicius & Cameron, 1991)**. La densité bactérienne est positivement affectée par la disponibilité des proies et négativement par les effets directs de la prédation des rotifères et des protozoaires **(Addicott, 1974 ; Heard, 1994 ; Cochran-Stafira & von Ende, 1998 ; Kneitel & Miller, 2002; Miller *et al.*, 2002; Kneitel & Miller, 2003 ; Gotelli & Ellison, 2006; Gray *et al.*, 2006)**. La densité de larves de moustique affecte négativement l'abondance bactérienne, alors que les ressources l'augmente **(Kneitel, 2007)**. Cependant, **Kneitel & Miller (2002)** montrent que l'augmentation de la densité de larves de moustique, d'une part, accroît la densité bactérienne et sa richesse spécifique, et, d'autre part, diminue la densité des rotifères,

indiquant l'existence d'une cascade trophique larves de moustiques → rotifères → bactéries. Leurs travaux indiquent aussi que l'addition de ressources n'affecte pas la richesse spécifique bactérienne. Si les larves régulent à la fois l'abondance et la diversité des bactéries **(Gotteli & Ellison, 2006 ; Peterson *et al.*, 2008)**, les travaux de **Butler *et al.* (2008)** concernant l'importance relative des bactéries et des macro-invertébrés dans la minéralisation des nutriments et dans les processus d'excrétion, montrent que les bactéries sont les premiers agents de minéralisation de l'azote chez *S. purpurea*. Les bactéries sont limitées par le carbone organique et, dans une moindre mesure, par le phosphore inorganique **(Gray *et al.*, 2006)**.

Hegner (1926) a été un des premiers à s'intéresser aux protistes dans les feuilles de *S. purpurea*. Dans ces travaux il mentionne l'existence de protistes flagellés, de ciliés et de quelques amibes. Les densités de flagellés au sein du phytotelme de *S. purpurea* varient généralement de 10^3 à 10^4 cellules.mL^{-1} **(Trzcinski *et al.*, 2005a,b ; Gebühr *et al.*, 2006)**. **Trzcinski *et al.* (2008)** se sont focalisés sur un flagellé de petite taille du genre *Bodo* (5-12 µm), qui représente le protozoaire le plus abondant retrouvé dans les réservoirs de *S. purpurea*. Ce microflagellé occupe une place centrale dans le réseau trophique, se nourrissant de bactéries, et contribuant significativement au régime alimentaire des larves de *W. smithii* **(Addicott, 1974 ; Cochran-Stafira & von Ende, 1998 ; Kneitel & Miller, 2002)**.

Les densités de protozoaires ciliés peuvent être élevées et atteindre 10^3 cellules.mL^{-1} dans les réservoirs de *S. purpurea* allochtones **(Gebühr *et al.*, 2006)** mais il semble qu'ils soient plus rares dans les populations autochtones de *S. purpurea* où leur densité reste très variable (100-200 cellules.mL^{-1}, **Cochran-Stafira & von Ende, 1998)**. On retrouve notamment des espèces appartenant aux genres *Colpoda* et *Cyclidium*, considérés comme d'importants filtreurs bactérivores. Comme les bactéries, les protozoaires se développent avec l'augmentation des ressources et leur richesse spécifique augmente **(Kneitel & Miller, 2002)**. Plusieurs espèces de protozoaires semblent tolérants à la prédation, mais sont de faibles compétiteurs pour les ressources (par exemple *Bodo* et *Poterioochromonas* ; **Cochran-Stafira & von Ende, 1998 ; Kneitel, 2002)**. En revanche d'autres espèces semblent être de meilleurs compétiteurs pour les ressources, mais plus vulnérables à la prédation **(***Colpoda, Colpidium* ; **Cochran-Stafira & von Ende, 1998; Kneitel & Miller, 2002 ; Kneitel, 2002)**. Bien que des listes d'espèces de protozoaires soient disponibles (**Addicott, 1974 ; Buckley *et al.*, 2010)**, la plupart des études intégrant les protistes flagellés et ciliés les regroupent en une seule entité **(Fig. 20)** et les qualifient de consommateurs intermédiaires (**Kneitel & Miller,**

2002 ; Miller *et al.*, 2002 ; Gotelli & Ellison, 2006 ; Baiser *et al.*, 2010), quand ils ne sont pas regroupés avec les rotifères **(Kneitel, 2007)**.

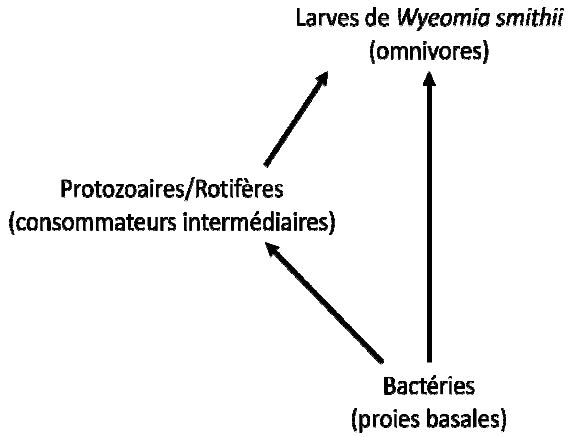


Figure 20. Le réseau trophique chez *S. purpurea* (D'après **Kneitel, 2007**).

Les rotifères sont des espèces communes parmi les communautés aquatiques des feuilles de *S. purpurea* **(Addicott, 1974 ; Petersen *et al.*, 1997)** et *Habrotrocha rosa* Donner peut être cantonné à cet habitat **(Petersen *et al.*, 1997)**. Ce rotifère bdélloide (généralement de taille supérieure à 150 µm) se retrouve ainsi dans les réservoirs de *S. purpurea* depuis l'Est des Etats-Unis jusqu'au Canada, avec une occurrence de l'ordre de 70% **(Bateman, 1987 ; Petersen *et al.*, 1997)**. En l'absence de larves de diptères, *H. rosa* peut atteindre des densités très élevées avec des valeurs moyennes avoisinant les 30 individus.mL^{-1} et des valeurs maximales de 900 individus mL^{-1}. **Błędzki & Ellison (1998)** indiquent que ces valeurs sont relativement fortes par rapport à celles trouvées dans les lacs ou les réservoirs, mais que des densités de 400 individus par pichet sont courantes en milieu naturel. *H. rosa* se nourrit principalement de bactéries et de particules organiques et est situé à la fin d'une "processing chain" (*sensu* **Heard, 1994** : type de facilitation dans laquelle au moins une espèce conditionne ou prépare, une ressource pour une autre espèce. Dans ce cas, l'action mécanique de *M. knabi* sur la matière organique favorise la décomposition de cette dernière par les bactéries… dont les effets se répercutent jusqu'au sommet du réseau trophique, c'est-à-dire sur *W. smithii*). Ce rotifère constitue ainsi une source de nourriture pour les larves de diptères et contribue significativement au budget azoté et phosphoré de *S. purpurea* en plus des apports provenant des cadavres d'insectes et de la pluie **(Błędzki & Ellison, 1998)**.

2.3.3. Décomposition de la matière organique

Il existe 3 voies directes de décomposition de la matière organique chez *S. purpurea*. La première correspond à la décomposition bactérienne qui est largement dominante **(Butler *et al.*, 2008 ; Mouquet *et al.*, 2008)**. Le déchiquetage des cadavres en particules organiques par *M. knabi* facilite la décomposition bactérienne et représente la seconde voie **(Heard, 1994 ; Hoekman *et al.*, 2009)**. Enfin la dernière voie, moins commune, correspond au déchiquetage réalisé par *F. fletcheri* **(Buckley *et al.*, 2010)**. Les voies indirectes incluent les effets des consommateurs sur la composition et la densité des bactéries (**Cochran-Stafira & von Ende, 1998 ; Kneitel & Miller, 2002 ; Mouquet *et al.*, 2008)** qui en retour influence la décomposition de la matière organique par ces dernières. Ce réseau trophique est donc considéré comme entièrement détritique, les producteurs primaires étant absents ou négligeables parmi les communautés aquatiques chez les populations autochtones de *Sarracenia* (**Cochran-Stafira & von Ende, 1998)**. Pour des populations allochtones d'Europe, **Gebühr *et al.* (2006)** rapportent une diversité et une densité élevées d'algues (de l'ordre de 10^5 cellules.mL^{-1}), suggérant une contribution potentielle des producteurs primaires au réseau trophique du phytotelme, probablement en raison de l'absence de prédateurs tels que les larves de *Wyeomyia*.

2.3.4. Intérêt de l'utilisation de *S. purpurea* en écologie des populations et des communautés

Le réseau trophique aquatique dans les réservoirs de *S. purpurea* montre la même complexité de liens trophiques que celle qui caractérise les réseaux trophiques plus connus, qu'ils soient aquatiques ou terrestres **(Polis & Strong, 1996)**. Certains travaux récents ont analysé cet écosystème à des échelles spatiales différentes, montrant qu'au sein des réservoirs les abondances des espèces sont contrôlées par une combinaison de processus, incluant interactions, disponibilité des ressources et phénomènes de dispersion **(Miller & Kneitel, 2005 ; Gotelli & Ellison, 2006 ; Hoekman *et al.*, 2009)**. **Harvey & Miller (1996)** montrent que les abondances des espèces varient à différentes échelles spatiales. Par exemple, les communautés bactériennes diffèrent dans leur composition entre les individus, mais pas entre les populations ou sous-populations. L'étude de **Buckley *et al.* (2010)** sur la variabilité des communautés aquatiques (arthropodes, rotifères, protozoaires et bactéries) de *S. purpurea*, d'une échelle locale à une échelle continentale, indique que ces communautés sont plus

variables au sein d'une même population de *S. purpurea* que pour l'ensemble des populations échantillonnées d'Amérique du Nord. Ils concluent que le réseau trophique contient deux groupes d'espèces : (1) un groupe central, principalement résident obligatoire des réservoirs de la plante, qui a évolué en parallèle des exigences de la plante hôte et qui apparaît régulièrement en Amérique du Nord, et (2) un groupe taxonomiquement plus large de taxons relativement peu communs, généralistes, qui lui apparaît de façon inégale.

L'ensemble des travaux réalisés sur les communautés aquatiques de *S. purpurea* souligne le formidable outil écologique que représente ce phytotelme. En effet, il fournit un microcosme naturel **(Srivastava *et al*., 2004)** avec des communautés relativement simples qui peuvent être manipulées afin de mieux comprendre les propriétés générales des réseaux trophiques et des écosystèmes, et de tester les concepts théoriques en écologie des populations et des communautés **(Addicott, 1974 ; Heard 1994 ; Cochran-Stafira & von Ende, 1998 ; Kneitel & Miller, 2002 ; Miller *et al.*, 2002 ; Kneitel & Miller, 2003 ; Trzcinski *et al.*, 2005a ; Gotelli & Ellison, 2006 ; Gray *et al*., 2006)**. Ainsi, récemment, cet écosystème a été utilisé pour répondre à des questions générales d'écologie mais aussi pour tester des théories déjà établies **(Gotelli & Ellison, 2006 ; Mouquet *et al.*, 2008 ; Baiser *et al.*, 2010)**, étudier le cycle de l'azote **(Butler & Ellison, 2007 ; Butler *et al.*, 2008)**, ou encore l'influence des changements globaux sur les écosystèmes **(Gotelli & Ellison, 2006 ; Shurin, 2006)**.

2.4. Les Broméliacées épiphytes: fonctionnement du phytotelme et structure des communautés aquatiques associées

2.4.1. Absorption foliaire et nutrition azotée

Les racines ne jouant qu'un rôle d'ancrage, les Broméliacées épiphytes ont dû développer une autre stratégie pour leur alimentation hydrique et minérale. Ainsi, la formation du phytotelme est d'une importance capitale dans la nutrition des Broméliacées épiphytes **(Frank, 1983 ; Endres & Mercier, 2001 ; Ngai & Srivastava, 2006)**, puisque l'eau et les nutriments vont être absorbés par la plante *via* des structures spécialisées, les trichomes **(Fig. 21)**, situées à la base des feuilles formant le réservoir **(Benzing, 1980)**.

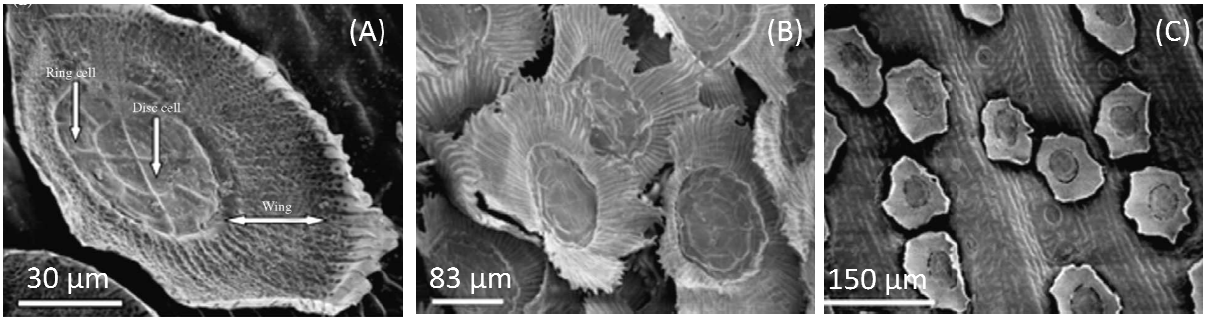


Figure 21. Observation au microscope électronique à balayage des trichomes de *Tillandsia* sp. (Bromeliaceae) illustrant leur morphologie (A) et leur densité (B et C) à la surface des feuilles (**Benz & Martin, 2006**).

Les nutriments nécessaires à la croissance de la plante proviennent de la litière qui est interceptée dans sa chute par les feuilles formant le réservoir. La matière organique entrant dans ce système est donc essentiellement d'origine végétale et sa quantité dépend à la fois de la densité végétale au niveau de la canopée et de la capacité d'interception du phytotelme. Elle comprend également des cadavres d'animaux (essentiellement d'invertébrés), des fèces, des retombées atmosphériques auxquelles il faut ajouter la matière issue du lessivage des feuilles et des troncs par l'eau de pluie. Cette matière organique est consommée par les macro-organismes détritivores (larves d'insectes, crustacés) et décomposée par les micro-organismes. Ces derniers constituent une ressource pour les niveaux trophiques supérieurs. Ainsi un lien trophique fort entre la production végétale, celle des micro-organismes décomposeurs, des métazoaires détritivores et de leurs prédateurs va s'opérer au sein du réservoir où les nutriments résultants de ces processus vont être libérés et absorbés par la plante.

Schimper (1888) et **Aso (1910)** furent les premiers à mettre en évidence que l'absorption d'eau retenue entre les feuilles est indispensable à la plante, alors que **Müller (1879)** supposait que les détritus retenus par les Broméliacées pouvaient servir à leur nourriture. **Schimper (1888)** indique que les Broméliacées n'ont pas besoin d'emprunter leur nourriture à la plante qui les supporte, mais qu'elles se nourrissent grâce aux détritus retenus entre leurs feuilles. **Picado (1913)** a mis en évidence l'absorption des substances organiques par les feuilles des Broméliacées, et a été le premier à envisager le "milieu bromélien" comme mare aérienne éliminant les substances de décomposition produites entre les feuilles de la plante-réservoir. **Lutz (1903)** avait constaté que les détritus ne pourrissent pas tant qu'ils demeurent dans les phytotelmes, mais se putréfient dès qu'on les retire de la plante et qu'on les place dans un bocal.

Si l'eau est rarement un élément limitant pour la croissance des Broméliacées, l'azote peut le devenir à cause des organismes détritivores qui retiennent cet élément dans leurs tissus par la consommation de la litière. En effet, ils présentent un rapport N/P plus élevé que celui de la litière contenue dans le réservoir. Ces détritivores, en revanche, relâchent du phosphore par leurs déjections, qui est directement disponible pour la plante. Mais ce sont les prédateurs de ces organismes détritivores qui convertissent le pool d'azote mobile en pelotes fécales (enrichies en azote) qui vont alors être décomposées par les bactéries afin de former de l'azote directement assimilable par la plante à savoir l'ammonium **(Ngai & Srivastava, 2006)**. **Inselsbacher *et al.* (2007)** ont montré que l'urée et l'ammonium étaient les formes d'azote préférentiellement assimilées par les Broméliacées et qu'ils jouaient un rôle majeur pour sa croissance, contrairement aux nitrates dont l'utilisation semble accessoire. La présence de prédateurs au sein des réservoirs de Broméliacées accélère le recyclage des nutriments **(Ngai & Srivastava, 2006)** en augmentant la longueur de la chaîne alimentaire. Le rapport $^{15}N/^{14}N$ des feuilles de la Broméliacée *Aechmea mertensii* augmente avec la diversité des invertébrés qu'elle contient **(Leroy *et al.*, 2009)**, indiquant un lien étroit entre longueur de la chaîne alimentaire dans le phytotelme et azote assimilé par les feuilles. Néanmoins, si l'importance des larves d'arthropodes dans la mise à disposition des nutriments pour la plante est avérée, tous les réservoirs d'une même plante n'en sont pas pourvus, ce qui souligne, comme cela a été mentionné au sein des réservoirs de *S. purpurea*, le rôle majeur que peuvent jouer les micro-organismes de plus petite taille comme les rotifères et les unicellulaires, dans la nutrition minérale de la plante **(Błędzki & Ellison, 1998 ; Srivastava *et al.*, 2004 ; Gotelli & Ellison, 2006 ; Trzcinski *et al.* 2008)**. Une autre source potentielle d'azote peut également provenir de micro-organismes capables de fixer l'azote atmosphérique, telles que certaines cyanobactéries, parfois mentionnées dans les réservoirs de Broméliacées **(Brighigna *et al.*, 1992)**. Ces micro-organismes sécrèteraient des acides aminés et de l'ammonium directement utilisables par la plante **(Bermudes & Benzing, 1991)**. Les fèces d'amphibiens, dont beaucoup utilisent les Broméliacées comme site de reproduction (**Poelman & Dicke, 2007**), sont une autre source potentielle d'azote contribuant à la nutrition de la plante **(Romero *et al.*, 2010)**.

2.4.2. L'écosystème aquatique bromélien

2.4.2.1. Un habitat aquatique particulier

Picado (1913) compare une Broméliacée épiphyte à deux cônes emboîtés l'un dans l'autre **(Fig. 22)** : l'un, périphérique, formé par les vieilles feuilles mal emboîtées les unes dans les autres, appelé le terrarium, et un cône central, formé par l'ensemble des jeunes feuilles vivantes bien emboîtées. Seule cette partie est capable de retenir l'eau et constitue l'aquarium.

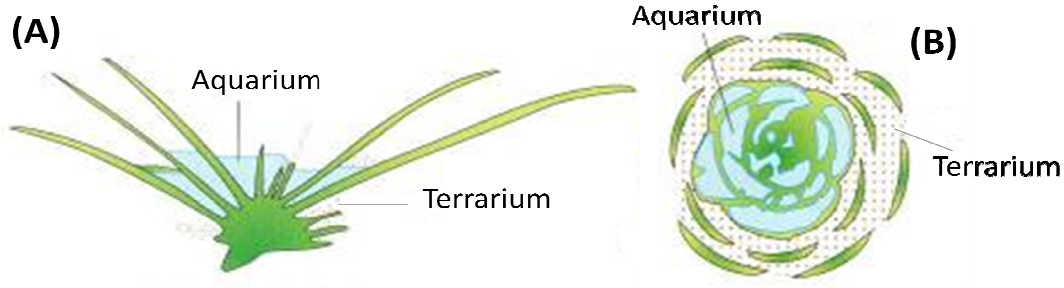


Figure 22. Coupe longitudinale (A) et transversale (B) de Broméliacée (D'après **Puig, 2001**).

Ce dernier est fractionné en une série de petits compartiments secondaires, ne communiquant pas entre eux, de sorte que le niveau de l'eau peut être différent dans chacun d'entre eux. Le terrarium forme un tout continu comblé par la matière organique sédimentée à laquelle s'ajoutent des fragments de feuilles mortes qui s'entassent en grand nombre pour arrêter les rayons lumineux. Le terrarium conserve une humidité constante. La continuité du terrarium et le fractionnement de l'aquarium influence donc le déplacement et le comportement des animaux qui peuplent cet habitat. De plus, les fortes variations spatiales et temporelles des conditions chimiques et physiques de ces réservoirs fournissent d'innombrables niches pour les organismes **(Picado, 1913 ; Maguire, 1971 ; Martinelli, 2000 ; Schönborn, 2003)**.

D'une manière générale, l'eau des réservoirs **(Tableau 1)** présente un pH acide voisin de 5 **(Laessle, 1961 ; Richardson, 1999 ; Bourne *et al.*, 2001 ; Lopez *et al.*, 2002 ; Lopez *et al.*, 2009 ; Inselsbacher *et al.*, 2007)** avec des valeurs extrêmes de 4 **(Laessle, 1961)** à 7,2 **(Lopez *et al.*, 2009)**. La température du fluide, influencée par les conditions climatiques, demeure relativement chaude puisque les valeurs retrouvées dans la littérature s'échelonnent de 17 à 39°C **(Laessle, 1961 ; Richardson, 1999 ; Lopez & Rios, 2001 ; Bourne *et al.*,**

2001 ; Guimarães-Souza *et al.*, 2006 ; Haubrich *et al.*, 2009). Dans une plante bien exposée, située sur un inselberg en Guyane Française, une température maximale de 46°C a été enregistrée (Obs. pers.). La conductivité, quant à elle, est faible (0,3 $\mu S.cm^{-1}$; **Lopez *et al.*, 2009**), voire très faible (0,04-0,08 $\mu S.cm^{-1}$; **Guimarães-Souza *et al.*, 2006**). Globalement, très peu d'informations sont disponibles sur les caractéristiques physico-chimiques de l'eau des réservoirs des Broméliacées (**Richardson *et al.*, 2000a ; Bourne *et al.*, 2001 ; Guimarães-Souza *et al.*, 2006 ; Inselsbacher *et al.*, 2007 ; Haubrich *et al.*, 2009)**.

Tableau 1. Caractéristiques physico-chimiques de l'eau contenue dans les réservoirs de Broméliacées.

Variables	Min-Max	Références
Volume d'eau (mL/phytotelme)	6-2844*	a, b, c, g, i, j, k, l
Matière organique (g de poids sec/phytotelme)	0-135	a, b, c, k
pH	4-7	a, d, f, h, i, k, l
Température (°C)	17-39	a, d, e, h, i, k
Conductivité ($\mu S.cm^{-1}$)	0,04-0,3	g, l
Oxygène Dissous ($mg.L^{-1}$)	0,6-8	d, k
Oxygène ($mg.L^{-1}$)	28,8-123,4	g
CO_2 ($mg.L^{-1}$)	5,3-67	d
Carbone Organique Dissous ($mg.L^{-1}$)	8,2-57,5	b, g
Azote Total Dissous ($mg.L^{-1}$)	0,62-2,98	b
NH_4 ($mg.L^{-1}$)	0,07-4,22	b, g, h, i
NO_3 ($mg.L^{-1}$)	0,042-0,395	b, g, h, i
Azote Organique Dissous ($mg.L^{-1}$)	0,49-2,38	b
PO_4 ($mg.L^{-1}$)	0,03-4,367	b, i
Rapport N/P	1,41-1674	b, i
SO_4 ($mg.L^{-1}$)	0,75-1,7	b
K ($mg.L^{-1}$)	3-16,1	b
Ca ($mg.L^{-1}$)	0,57-3,75	b
Mg ($mg.L^{-1}$)	0,66-1,59	b
Na ($mg.L^{-1}$)	6,11-15,7	b
Cl ($mg.L^{-1}$)	9,6-33,9	b
Br ($mg.L^{-1}$)	0,003-0,061	b

* hormis valeurs extrêmes reportées par **Picado, 1913** (20 L) et **Pittendrigh, 1948** (5 L).

a : **Richardson, 1999** – b : **Richardson *et al.*, 2000a** – c : **Armbruster *et al.*, 2002** – d : **Laessle, 1961** – e : **Lopez & Rios, 2001** – f : **Lopez *et al.*, 2002** – g : **Guimarães-Souza *et al.*, 2006** – h : **Inselsbacher *et al.*, 2007** – i : **Haubrich *et al.*, 2009** – j : **Jabiol *et al.*, 2009** – k : **Bourne *et al.*, 2001** – l : **Lopez *et al.*, 2009**.

2.4.2.2. Macro-faune aquatique : biodiversité et interactions

La permanence du phytotelme bromélien permet le développement d'animaux strictement aquatiques et à écophase aquatique (amphibiens, insectes à stade larvaire aquatique) dans des régions où l'absence de mares empêche normalement leur présence. Cela entraîne également la suppression de toute période fixe de ponte permettant notamment le développement d'organismes vecteurs de pathogènes tels que les agents du paludisme et d'arboviroses **(Fish, 1983)**. Cette faune est plus ou moins spécifique et endémique **(Benzing, 1990 ; Lopez *et al.*, 2009)**, les conditions micro-environnementales des Broméliacées agissant comme un filtre qui restreint le nombre potentiel d'espèces colonisatrices provenant des mares et marais environnants **(Lopez *et al.*, 2009)**. **Yanoviak (2001a)** n'observe aucun recouvrement dans la composition des espèces d'invertébrés entre l'eau de dendrotelmes artificiels, celles des bractées d'*Heliconia* sp. et celles des réservoirs de Broméliacées. Récemment, **Lopez *et al.* (2011)** ont pu montrer que le vecteur de la dengue et de la fièvre jaune, le moustique *Aedes aegypti*, se développe beaucoup mieux dans les petites mares artificielles que dans les réservoirs des Broméliacées dont l'acidité limite sa croissance.

Dans les travaux pionniers de **Picado (1913)** sur les Broméliacées du Costa Rica, environ 400 espèces de métazoaires ont été recensées. **Schönborn (2003)** considère que cet écosystème est sous-exploré. **Rotheray *et al.* (2007)** ont identifié 22 nouvelles espèces d'arthropodes dans divers réservoirs de Broméliacées du Costa Rica, de Bolivie, d'Equateur, du Mexique et de Trinidad. Les arthropodes demeurent néanmoins relativement bien décrits **(Richardson 1999 ; Richardson *et al.*, 2000a ; Mestre *et al.*, 2001 ; Armbruster *et al.*, 2002 ; Frank *et al.*, 2004 ; Srivastava *et al.*, 2005 ; Jabiol *et al.*, 2009 ; Montero *et al.*, 2010)** et une synthèse récente de **Frank & Lounibos (2009)** recensent tous les groupes d'invertébrés qui utilisent, d'une manière ou d'une autre, les Broméliacées **(Annexe 1, p.259)**.

L'abondance et la richesse spécifique des invertébrés dépendent fortement de la structure de l'habitat (taille de la plante, volume d'eau, nombre de réservoirs) et de la quantité de détritus **(Richardson 1999 ; Richardson *et al.*, 2000a ; Armbruster *et al.*, 2002 ; Frank *et al.*, 2004 ; Srivastava, 2006 ; Jabiol *et al.*, 2009)**, ce que certains auteurs mettent en relation avec la Théorie Biogéographique des Iles **(Richardson, 1999 ; Trierweiler et *al.*, 2005)**. Initialement élaborée par **MacArthur et Wilson (1967),** cette théorie suppose que la richesse spécifique instantanée sur une île est la résultante d'un équilibre entre un taux de colonisation et un taux d'extinction. **Frank & Lounibos (1987)** s'interrogeaient déjà sur cet aspect dans une publication intitulée "*Phytotelmata: Swamps or Islands ?*".

L'exposition de la plante à la lumière influence la distribution, la richesse spécifique et la composition des communautés d'invertébrés **(Lopez & Rios, 2001 ; Leroy *et al.*, 2009 ; Montero *et al.*, 2010)** probablement en raison de différences architecturales et d'allocation de biomasse foliaire entre les plantes d'ombre et de lumière, qui affectent en retour les quantités d'eau des réservoirs **(Cavallero *et al.* 2009)**.

Si les invertébrés ont fait l'objet de nombreuses études, notamment les taxons potentiellement vecteurs de maladies infectieuses, les vertébrés présentant un stade larvaire aquatique (amphibiens) ont été beaucoup moins étudiés, et leur rôle au sein du réseau trophique reste énigmatique. En effet, les phytotelmes et particulièrement les Broméliacées-citerne, sont des lieux privilégiés pour le développement des têtards notamment de la famille des Dendrobatidae **(Poelman & Dicke, 2007)**. Après avoir déposé les œufs, les adultes viennent régulièrement réapprovisionner les têtards en œufs trophiques, c'est-à dire non fécondés **(Borne *et al.*, 2001)**. Les têtards pratiquent également le cannibalisme à la fois sur des œufs fertiles mais aussi envers les autres têtards, qu'ils soient ou non de la même espèce **(Summers & Amos, 1997 ; Summers & Symula, 2001 ; Poelman & Dicke, 2007)**, ce qui à pour conséquence qu'un seul individu soit souvent retrouvé par réservoir **(Summers & Amos, 1997)**. Le comportement des adultes vis-à-vis de leur descendance, qu'ils sont capables de transporter de plantes en plantes **(Myers & Daly, 1983)**, permet également la colonisation d'autres organismes qui utilisent ces amphibiens comme agent de dispersion **(Lopez *et al.*, 1999, 2005)**.

2.4.2.3. Abondance et diversité microbienne

Les connaissances sur les micro-organismes des Broméliacées à réservoirs sont très limitées alors que leur présence a été soulignée dès les années 60 **(Laessle, 1961 ; Maguire, 1971)**. **Laessle (1961)** indique ainsi la présence de ciliés et d'algues en grande quantité dans des Broméliacées en Jamaïque. **Carrias *et al.* (2001)** rapportent des abondances moyennes de flagellés hétérotrophes de l'ordre de 10^4 cellules.mL^{-1}, essentiellement composés d'euglènes incolores, dans des Broméliacées de Guyane Française. La densité des protozoaires ciliés (majoritairement des Hyménostomes) avoisine les 50 cellules.mL^{-1} alors que celle des rotifères est de 17 individus.mL^{-1}. Il apparaît que les densités de protozoaires sont corrélées positivement à celle des métazoaires (essentiellement des larves de culicidés). Les travaux sur les communautés bactériennes sont quasi inexistants. **Haubrich *et al.* (2009)** indiquent cependant que la production bactérienne est en relation avec la concentration en ammonium et

la température de l'eau dans des Broméliacées du Brésil, mais les auteurs ne statuent pas sur le ou les facteurs de régulation expliquant la limitation de cette production bactérienne.

Quelques études s'attachent à décrire des nouvelles espèces de micro-organismes des réservoirs des Broméliacées. Ainsi, une nouvelle espèce de levure est mentionnée dans *Vriesea gigantea*, Broméliacées du Brésil **(Landell *et al.,* 2010)**. Quelques nouvelles espèces de ciliés sont également décrites par **Foissner (2003a, 2003b), Foissner *et al.* (2003)**, **Foissner & Wolf (2009)** et **Foissner (2010)**. Ces ciliés apparaissent endémiques des Broméliacées **(Foissner, 2010)**. Ainsi, considérant le nombre d'espèces de Broméliacées et la faible prospection de celles-ci, Foissner **(Foissner *et al.,* 2003 ; Foissner, 2008)** considère que de nombreuses espèces de ciliés restent à découvrir, dans cet écosystème mais plus généralement dans l'ensemble des milieux d'eau douce du monde. Il estime que plus de 80% de la diversité des ciliés n'est pas décrite **(Foissner, 2008)**.

Les informations sur les protistes pigmentés semblent absentes de la littérature. Seuls les travaux de **Laessle (1961)** qui a réalisé un inventaire des micro- et macro-organismes dans les réservoirs de Broméliacées de Jamaïque mentionnent leur présence. Dans une étude plus récente en Guyane Française, **Carrias *et al.* (2001)** ne mentionnent pas leur présence. Le développement d'algues dans les réservoirs des Broméliacées serait surtout lié à l'exposition de la plante **(Laessle, 1961)**. Les producteurs primaires restent toutefois perçus comme négligeables dans les réservoirs des Broméliacées, et plus généralement dans l'ensemble des phytotelmes (**Cochran-Stafira & von Ende, 1998 ; Butler *et al.,* 2008)**.

2.4.2.4. Réseau trophique

Les détritus captés par les feuilles de la Broméliacée sont utilisés comme source d'énergie par les bactéries et les invertébrés aquatiques qui sont alors consommés par les communautés des niveaux trophiques supérieurs. Les bactéries représentent une ressource importante pour les protozoaires aquatiques **(Foissner *et al.,* 2003)**. Comme pour les plantes pichets, elles vont permettre la minéralisation de la matière organique et fournir aux communautés aquatiques ainsi qu'à la Broméliacée, les nutriments nécessaires à leur développement, et donc, influencer la croissance de la plante, notamment par le recyclage de l'azote **(Inselsbacher *et al.,* 2007)**. En relation avec sa localisation, chaque Broméliacée va recevoir des quantités différentes de litière et d'énergie lumineuse, ce qui en retour affectera le métabolisme de toute la colonne d'eau **(Guimarães-Souza *et al.,* 2006)**. L'ensemble constitue donc un véritable réseau trophique. Celui-ci est généralement présenté de façon

simplifié, avec 2 niveaux trophiques où les micro-organismes ne sont pas pris en considération, ou sont inclus avec la matière organique **(Fig. 23)**.

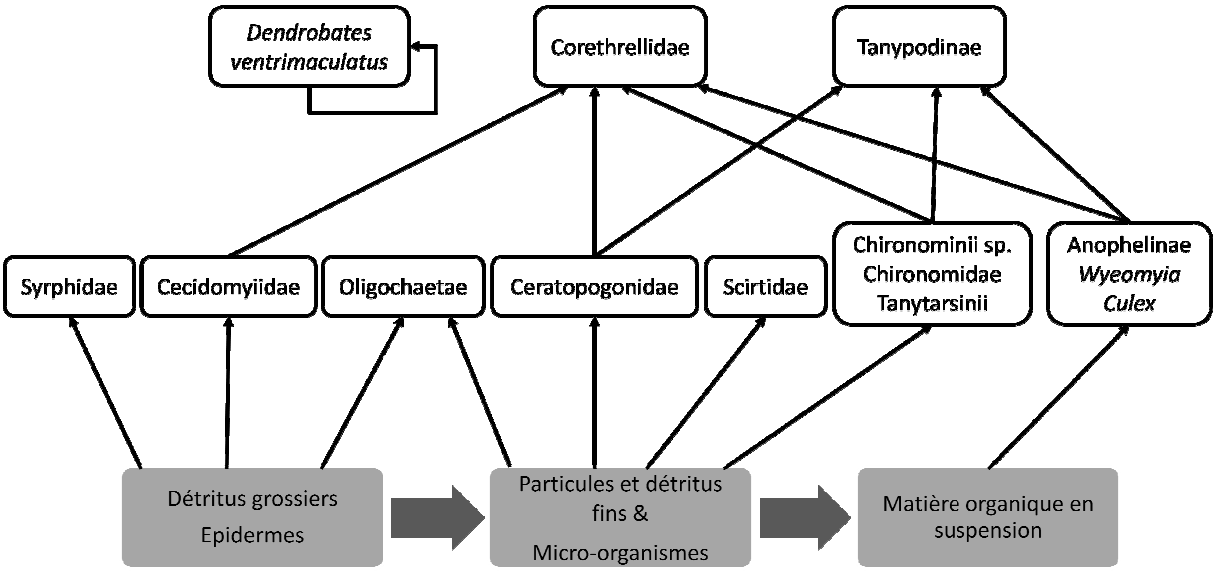


Figure 23. Exemple de réseau trophique aquatique au sein d'une Broméliacée de Guyane française, *Guzmania lingulata* (Réalisé d'après **Kitching, 2000** et les informations dans **Jabiol *et al.*, 2009**).

Les travaux de **Srivastava & Bell (2009)** demeurent un des rares exemples où les micro-organismes sont intégrés dans l'étude du réseau trophique des Broméliacées à réservoirs **(Fig. 24)**. Dans cette étude, les auteurs utilisent des Broméliacées artificielles afin d'examiner comment la diversité horizontale (nombre d'espèce au sein d'un niveau trophique) et verticale (nombre de niveaux trophiques) au sein de la communauté des invertébrés aquatiques, interagissent avec les micro-organismes (rotifères, ciliés et flagellés). Ainsi, ils montrent que les pertes de diversités horizontale et verticale chez les invertébrés impactent fortement les ciliés (densité, composition) mais ont peu d'effets sur les autres communautés (flagellés et rotifères) et sur les fonctions de l'écosystème (dégradation de la matière organique par les invertébrés détritivores) en l'absence du top-prédateur.

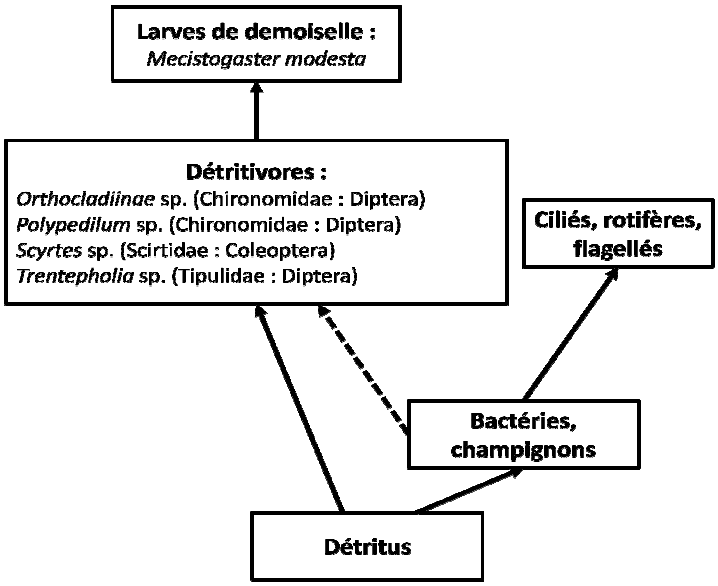


Figure 24. Réseau trophique utilisé dans les travaux de **Srivastava & Bell, 2009**.

Par ailleurs, la structure de l'habitat (complexité et taille) a peu d'influence sur la dégradation de la matière organique par les invertébrées détritivores **(Srivastava, 2006)**. Si l'augmentation de la complexité de l'habitat augmente indirectement la détritivorie (en réduisant l'efficience des prédateurs il y a de plus fortes abondances de détritivores), elle provoque aussi directement une diminution de cette activité par individu. De même, l'augmentation de la taille de l'habitat réduit l'influence des prédateurs mais également celle des détritivores.

Des travaux récents mettent en évidence au sein des réservoirs des Broméliacées l'existence d'une "processing chain" **(Starzomski *et al.*, 2010)**, similaire à celle que l'on retrouve dans les dendrotelmes **(Paradise & Dunson, 1997)** et dans les plantes pichets **(Heard, 1994)**. Les interactions négatives et positives entre invertébrés, c'est-à-dire la prédation et la facilitation, sont des processus importants dans la structuration de ces communautés **(Srivastava & Bell, 2009 ; Starzomski *et al.*, 2010)**. De plus, le traitement de la matière organique par les invertébrés crée des particules fines présentant un rapport C/N plus faible et de plus fortes abondances de bactéries associées par rapport à des détritus intacts **(Montemarano *et al.*, 2007)**, ce qui procure des ressources supplémentaires.

A l'image du fonctionnement des réservoirs de *S. purpurea*, on peut supposer que les facteurs ascendants ont un rôle accru dans ce système. De même, considérant les densités des micro-organismes, comparables à celles des mares et des lacs productifs **(Carrias *et al.*,**

2001), ces derniers apparaissent d'une importance capitale dans les processus de minéralisation de la matière organique.

2.4.2.5. Importance des Broméliacées épiphytes

Plus de 10% des espèces de plantes terrestres sont épiphytes, ce qui correspond à plus de 20000 espèces de plantes vasculaires **(Benzing, 1990)**, dont plus de 50 d'entre elles peuvent être hébergées par un seul arbre **(Ingram & Nadkarni, 1993)**. La plupart sont exclusivement retrouvées au sein des forêts tropicales, où elles représentent une ressource clé pour différentes formes de vie, particulièrement au niveau de la canopée **(Nadkarni, 1994)**, un des derniers habitats étudiés sur notre planète **(Pittl *et al.*, 2010)**. La biomasse des épiphytes est la plus importante au niveau des forêts néotropicales, où elle peut représentée plus de 4800 $kg.ha^{-1}$, équivalant à 40% de la biomasse végétale totale **(Nadkarni, 1984),** contribuant ainsi à la forte biodiversité retrouvée à ces latitudes **(www. biodiversityhotspots.org)**. Les Broméliacées dominent cette flore vasculaire épiphyte et contribuent considérablement à la diversité de cette flore, avec les orchidées et les ptéridophytes **(Benzing, 2000)**. Les Broméliacées à réservoirs, représentées par près d'un millier d'espèces **(Fish, 1983)**, sont généralement présentes à de fortes densités dans ces forêts tropicales **(Richardson *et al.*, 2000a ; Cascante-Marin *et al.*, 2006 ; Rocha-Pessoa *et al.*, 2008)**. Ainsi, elles correspondent à l'un des écosystèmes aquatiques les plus abondants au monde. A titre d'exemple, le parc national de Restinga de Jurubatiba (Brésil) recèlerait plus de 50 millions de Broméliacées à réservoirs **(Haubrich *et al.*, 2009)**, ce qui numériquement correspondrait à 1/6 de l'abondance des lacs et des étangs dans le monde **(Downing *et al.*, 2006)**.

2.5. Des Broméliacées originales

2.5.1. Une association particulière : Broméliacées à réservoirs et fourmis

2.5.1.1. Les jardins de fourmis

Une des caractéristiques des milieux tropicaux humides est la forte biomasse représentée par les insectes sociaux, et en particulier les fourmis **(Hölldobler & Wilson, 1990)**. Ces dernières, sont également impliquées dans un nombre considérable de relations (directes ou indirectes, positives ou négatives) avec les plantes. Une des plus remarquables

relations est probablement celle à l'origine de la mise en place des jardins de fourmis, conséquence d'une interaction plante/fourmi dont on retrouve des exemples aussi bien en Amérique tropicale qu'en Asie du Sud **(Kaufmann & Maschwitz, 2006)**. Cette interaction se produit entre certaines plantes épiphytes (impliquant principalement les *Araceae, Bromeliaceae, Gesneriaceae* et *Piperaceae*) et un nombre restreint d'espèces de fourmis, ces dernières étant les initiatrices de ces jardins. Ces fourmis construisent dans un premier temps un carton grossier contenant des matériaux organiques, puis collectent des graines d'espèces d'épiphytes sélectionnées qu'elles incorporent aux parois du nid **(Orivel & Dejean, 1999; Benzing, 2000)**. Ces graines, en germant, permettent le développement des plantes dont le système racinaire consolide la structure du nid **(Corbara *et al.*, 1999; Kaufmann & Maschwitz, 2006)** et au sein duquel se poursuivront les apports de matériel organique par les fourmis. L'ensemble va former ce que le botaniste Allemand **Ernst Ule** qualifiait en **1901** de "Ameisengarten" ou jardin de fourmis **(Benzing, 2000)**, impliquant des associations mutualistes entre épiphytes et fourmis **(Fig. 25)** (Revue de **Orivel & Leroy 2011)**.

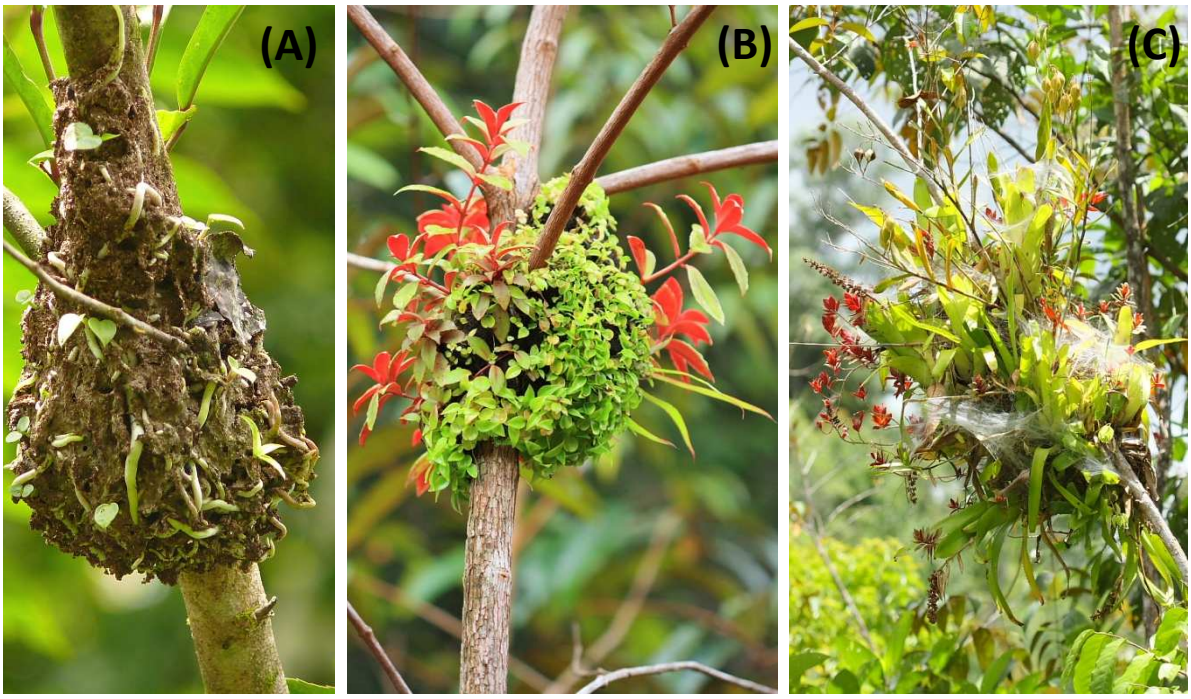


Figure 25. Stades de développement d'un jardin de fourmis : nid en carton avec des graines d'épiphytes incorporées **(A)**, jeune jardin avec de jeunes plantes qui se développent **(B)** et jardin mature **(C)** (Photographies de J.-F. Carrias).

L'attirance des fourmis pour les graines des ces épiphytes repose sur la particularité de ces graines de posséder des structures spécialisées, les élaiosomes (corps nourriciers attachés

aux graines), riches en nutriments et attractifs pour les ouvrières **(Corbara *et al.*, 1999, Vantaux *et al.*, 2007)**. Cependant, en leur absence, les graines présentent à la surface de leur cuticule des composés chimiques qui leur permettent de rester attractives envers les fourmis **(Orivel & Dejean, 1999; Youngsteadt *et al.*, 2008)**. Les espèces initiatrices de jardins de fourmis présentent obligatoirement deux traits comportementaux, à savoir la capacité de construire un nid arboricole et l'existence d'une attraction des reines fondatrices ou des ouvrières envers les structures de dissémination des épiphytes **(Corbara *et al.*, 1999)**. Ces espèces de fourmis sont réduites à quatre sous-familles : les Dolichoderinae, Formicinae, Myrrmicinae et les Ponerinae.

2.5.1.2 Une association à bénéfices réciproques

Par le biais de l'entrelacement de leurs racines, les épiphytes procurent aux fourmis un site de nidification relativement durable et résistant, permettant la stabilité structurale du nid. Les plantes sont porteuses de nectaires extrafloraux qui contribuent également, en plus des fruits charnus et des élaiosomes, à la nutrition des fourmis **(Kaufmann & Maschwitz 2006)**. En retour, les plantes bénéficient de la dissémination des graines sur des sites favorables à leur germination et leur développement. Ce type d'association permet aux épiphytes de s'affranchir des effets de la gravité car la germination des graines et le maintien des plantules ne peuvent avoir lieu que sur des sites particuliers qui se trouvent en hauteur **(Youngsteadt *et al.*, 2008)**. Or la majorité des graines se retrouvent sur le sol après leur libération. Les épiphytes des jardins de fourmis utilisent donc la myrmécochorie comme moyen de dispersion de leurs graines. De plus, ces plantes jouissent d'une protection des fourmis contre les organismes herbivores, qu'il s'agisse d'invertébrés ou de vertébrés herbivores (**Corbara *et al.*, 1999**). Enfin, les fourmis procurent un substrat constamment approvisionné en éléments minéraux et organiques (terre, pulpe de bois en décomposition, excréments d'oiseaux, cadavres d'insectes…) ainsi qu'en graines, contribuant à la croissance du jardin (**Corbara *et al.*, 1999** ; **Fig. 26)**. Les jardins de fourmis sont ainsi considérés comme l'une des plus complexes de toutes les symbioses entre les fourmis et les plantes, impliquant, dans les deux cas, un nombre limité d'espèces appartenant à des familles phylogénétiquement éloignées **(Davidson & Epstein, 1989 ; Yu, 1994 ; Corbara *et al.*, 1999)**.

Figure 26. Un jardin de fourmis âgé initié par *Camponotus femoratus* et présentant de nombreux individus d'*Aechmea mertensii* (Photographie J.-F. Carrias).

2.5.1.3. Les jardins à *Aechmea mertensii*

Aechmea mertensii Schult. f. présente la particularité d'être à la fois associée aux jardins de fourmis et de former un phytotelme **(Fig. 27)**, réserve d'eau profitable aux fourmis **(Corbara *et al.*, 1999)**. Elle est présente sur un large éventail de sites en forêt néotropicale et est constamment associée aux jardins de fourmis **(Benzing 2000)**. En Guyane française, cette association n'est initiée que par deux espèces de fourmis, *Camponotus femoratus* Fabr. ou *Pachycondyla goeldii* Forel **(Corbara & Dejean 1996, Vantaux *et al.*, 2007)**. Ces deux espèces vont agir comme agents de dispersion pour *A. mertensii*, chacune ayant des préférences écologiques quant à leur site de nidification. Des travaux récents montrent que les fourmis, en déterminant la répartition des graines le long d'un gradient lumineux, influencent la forme, la taille et la structure foliaire de la Broméliacée **(Leroy *et al.*, 2009)**, générant ainsi un gradient d'habitats et de ressources, ce qui affecte la composition taxonomique et la

diversité des communautés d'invertébrés aquatiques résidants dans le phytotelme **(Céréghino *et al.*, 2010, 2011)**, qui en retour influence sans doute la nutrition de la Broméliacée **(Leroy *et al.*, 2009)**. Ce mutualisme à deux partenaires affecte la diversité fonctionnelle des invertébrés aquatiques qui est donc dépendante de l'identité de la fourmi **(Céréghino *et al.*, 2011)**. Cette étude montre ainsi que des interactions de type mutualiste influencent le fonctionnement de l'ensemble d'une communauté animale et cela, par l'intermédiaire d'un impact indirect induit par la fourmi.

Figure 27. *Aechmea mertensii* sur un jardin à *Pachycondyla goeldii* (Photographie R. Céréghino).

2.5.2. Les Broméliacées insectivores

Un petit nombre d'espèces de Broméliacées à réservoirs se développent dans des environnements très pauvres en apports de litière, mais sont capables de piéger des insectes et sont donc considérées comme des plantes carnivores. On retrouve cette particularité chez 3 espèces: *Brocchinia reducta* Backer, *Brocchinia hechtioides* Mez (Pitcairnioideae) et *Catopsis berteroniana* (Schultes f.) Mez (Tillandsioideae). La source de matière organique va

donc être apportée non plus par la litière de la canopée, mais par les insectes qui vont se noyer, être décomposés dans les réservoirs et fournir ainsi les éléments nutritifs nécessaires à la plante, éléments qui seront absorbés comme pour les autres Broméliacées-citerne par les trichomes **(Benzing, 1980 ; Owen & Thomson, 1991)**. Ces plantes ont donc la particularité de présenter au sein de leur phytotelme une source de matière organique provenant de cadavres d'insectes, et des communautés vivantes d'organismes aquatiques se développant sur cette matière organique **(Jabiol *et al.*, 2009 ; Adlassnig *et al.*, 2011)**.

2.5.2.1. Les *Brocchinia* insectivores

Sur la vingtaine de genres connus que comptent les *Brocchinia*, deux espèces sont considérés comme carnivores : *Brocchinia hechtioides* et *Brocchinia reducta* **(Fig. 28)**.

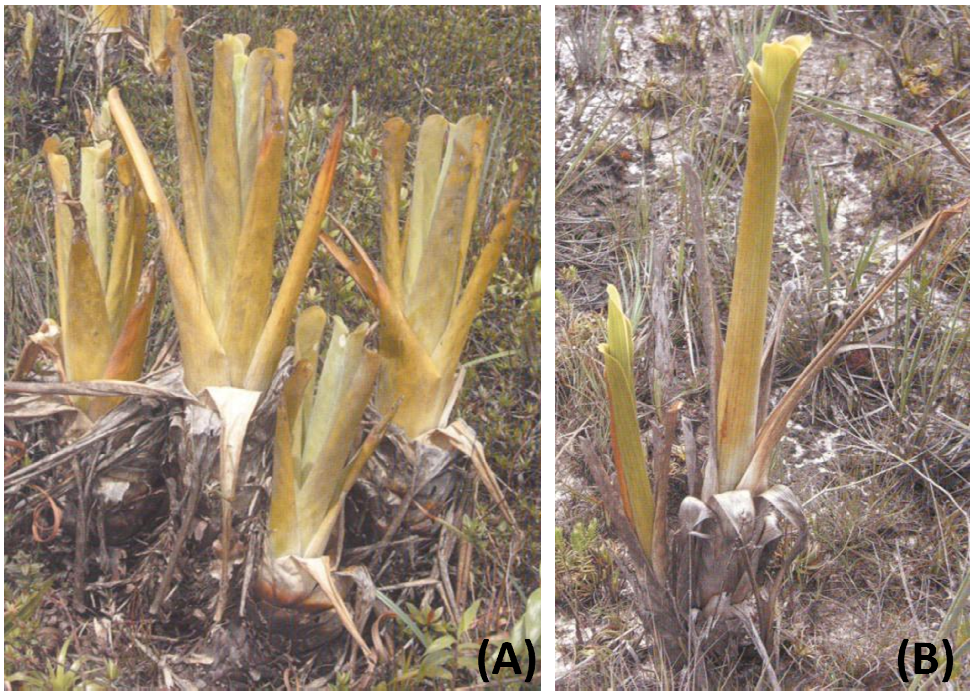


Figure 28. Photographies de *Brocchinia hechtioides* **(A)** et *Brocchinia reducta* **(B) (McPherson, 2007)**.

B. hechtioides, avec environ 5-15 feuilles de 30-60 cm de long, est un peu plus grande que *B. reducta*. Ces deux espèces terrestres sont restreintes au Nord-Est de l'Amérique du Sud, leur aire de répartition couvrant une partie du Venezuela, de la Colombie, du Brésil et du Guyana **(McPherson, 2007)**. Elles occupent des sols pauvres en matière azotée sur les tépuys du Venezuela et sur tout le plateau des Guyanes. Ces deux espèces présentent des structures

différentes de leur phytotelme : celui de *B. reducta* correspond à une colonne verticale étroite où les proies semblent uniquement capturées dans le réservoir central, alors que celui de *B. hechtioides* crée un piège plus large, ouvert et plus grand. Les feuilles de ces espèces sont recouvertes d'une poudre cireuse supposée modifier le rayonnement UV **(Gaume *et al.*, 2004)** et suspectée dans l'attraction visuelle des insectes. Ces derniers sont sans doute également attirés par l'odeur dégagée par l'eau acide du réservoir **(McPherson, 2007)**. Par ailleurs, cette cire constitue une surface glissante empêchant les insectes de s'échapper une fois piégés dans le réservoir. Ce processus implique une interaction entre les fluides adhésifs secrétés par les insectes au niveau de leurs soies et la cire, formant un fluide amorphe qui colle les soies des invertébrés **(Gaume *et al.*, 2004)**. Les réservoirs contiennent ainsi une variété d'insectes et d'invertébrés aquatiques morts, principalement des fourmis et des hyménoptères **(Givnish *et al.*, 1984 ; Gonzalez *et al.*, 1991)**.

2.5.2.2. *Catopsis berteroniana*

Dans le genre *Catopsis* (environ 20 espèces), seule l'espèce *Catopsis berteroniana* est considérée comme insectivore **(**cf**. Fig. 17, p.54)**. Son aire de distribution est plus vaste que les deux espèces précédentes, puisqu'on la retrouve depuis le Sud-Est de l'Amérique du Nord jusqu'à l'Est de l'Amérique du Sud, ainsi qu'aux Caraïbes **(McPherson, 2007) (Fig. 29)**. Cette Broméliacée épiphyte contient des volumes d'eau généralement inférieur à 100 mL **(Jabiol *et al.*, 2009)**. Comme les deux espèces de *Brocchinia* vues précédemment, les feuilles de *C. berteroniana* sont recouvertes d'une cire blanche supposée avoir des propriétés de modification des rayonnements UV ce qui permet d'attirer les insectes **(Frank & O'Meara, 1984 ; Gaume *et al.*, 2004)**.

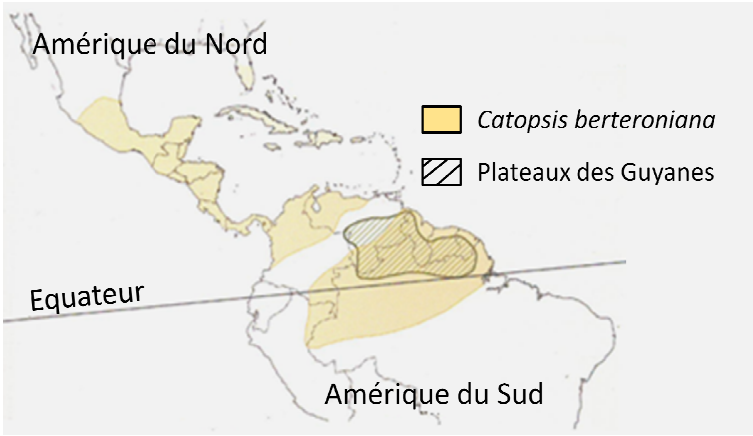


Figure 29. Aire de distribution de *Catopsis berteroniana* **(McPherson, 2007)**.

Cette cire présente également des propriétés adhésives aux soies des insectes : en réagissant avec les secrétions adhésives des soies des insectes, des petits cristaux de cette cire vont se détacher de la surface de la Broméliacée et se coller sur ces soies, empêchant ainsi les proies de s'échapper du réservoir **(Gaume *et al.*, 2004)**. Les proies vont donc rester piégées dans ce réservoir et finalement s'y noyer. Les hyménoptères semblent être les proies dominantes dans ces phytotelmes (**Frank & O'Meara, 1984)** et 11 espèces d'invertébrés aquatiques ont été recensées comme vivant dans ces réservoirs, espèces distinctes des communautés utilisant une autre Broméliacée sympatrique non carnivore **(Jabiol *et al.*, 2009)**.

2.5.2.3. La Proto-carnivorie

Bien que de nombreux travaux soient disponibles sur les plantes carnivores, peu concernent les Broméliacées carnivores pour lesquelles les informations sont fragmentées. Ainsi un certain nombre de questions sont en suspens et en particulier les informations concernant les enzymes digestives chez ces plantes. La production de ces enzymes n'a pas été mise en évidence mais ce point là mériterait des travaux complémentaires **(Adlassnig *et al.*, 2011)**. Ainsi la digestion des proies est considérée comme uniquement liée au fonctionnement de l'écosystème aquatique des réservoirs et en particulier aux activités des bactéries. Les communautés inquilines et le fonctionnement du réseau trophique sont donc jugés comme essentiels pour la nutrition de la plante.

La définition stricte de la carnivorie des plantes, bien qu'elle divise les spécialistes, repose sur cinq points **(Juniper *et al.*, 1989 ; Albert *et al.*, 1992)** : (1) une attraction active, (2) une capture et (3) une rétention des proies, (4) la sécrétion d'enzyme(s) digestive(s) par la plante et (5) l'absorption des produits de la digestion par des structures spécialisées. La sécrétion d'enzymes n'étant pas prouvée pour les Broméliacées telles que *Catopsis berteroniana*, certains auteurs jugent cette relation comme un commensalisme, ne reconnaissant donc pas cette relation comme une preuve d'évolution de la carnivorie. Ainsi, le terme de proto-carnivorie est souvent employé pour qualifier les plantes qui ne remplissent pas toutes les conditions exposées **(Givnish *et al.*, 1984)**.

2.6. Rôle des Broméliacées à réservoirs pour la biodiversité tropicale

2.6.1. Faune aquatique

Au sein des forêts néotropicales, les lacs et les mares sont relativement rares, comme c'est le cas généralement dans la plupart des forêts tropicales. Ceci est lié à la forte évapotranspiration et au fait que la majorité de l'eau de pluie est immédiatement collectée par les racines des arbres. Les réservoirs d'eau des Broméliacées et des autres phytotelmes constituent ainsi des étendues d'eau stagnantes d'une très grande importance. Les Broméliacées à réservoirs sont ainsi considérées comme un milieu aquatique extensif et fortement compartimenté dans les forêts d'Amérique centrale et du Sud **(Martinelli, 2000 ; Schönborn, 2003)** que **Picado (1913)** définissait déjà comme "*un marécage permanent fractionné, élevé au dessus du sol*". Les études sur la faune bromélienne indiquent une grande diversité d'organismes aquatiques utilisant ces réservoirs. Bactéries, protistes, rotifères, crustacés, larves aquatiques d'insectes et larves d'amphibiens sont communs au sein de ces phytotelmes **(Picado, 1913 ; Laessle, 1961 ; Maguire, 1971)**, même si, comme nous l'avons indiqué précédemment, la plupart des espèces restent à décrire, et le fonctionnement précis de l'écosystème n'est pas totalement connu.

2.6.2. Faune terrestre

Cet écosystème est également attractif pour la faune terrestre qui utilise ces plantes comme un site de nidification, un refuge, un affût pour chasser, ou simplement comme un lieu de ravitaillement en nourriture et en eau. Ainsi, araignées, blattes, acariens, fourmis, criquets, mille-pattes, coléoptères, collemboles, perce-oreilles et scorpions sont relativement communs entre les feuilles des Broméliacées-citerne **(Frank & Lounibos, 2009)**. Les araignées, les fourmis et les blattes utilisent souvent les petits réservoirs asséchés des feuilles les plus âgées sur le pourtour de la rosette comme site de nidification **(Picado, 1913 ; Romero *et al.*, 2008)**. Cette abondance d'invertébrés attire des prédateurs, tels que les oiseaux mais aussi des mammifères, comme des primates par exemple.

De plus les Broméliacées entretiennent d'autres relations avec la faune environnante. En fournissant une source de nourriture (pollen, nectar, fruit) à certains animaux, en particulier les abeilles, les colibris et les chauves-souris, la plupart de ces plantes vont assurer leur pollinisation et la dispersion de leurs graines **(Frank & Lounibos, 2009)**. Les Broméliacées sont également consommées par les organismes herbivores qui se nourrissent

des feuilles et de la sève de ces dernières. Parmi ces animaux, on note surtout des insectes dont la majorité constitue des herbivores généralistes, tels que les chenilles de différents papillons, des chrysomèles, des criquets et sauterelles, des charançons. On recense aussi de nombreux primates qui se nourrissent des feuilles des Broméliacées et/ou des invertébrés qu'elles abritent. Beaucoup de ces animaux contribuent à la diversité dans les réservoirs des Broméliacées de par leurs actions phorétiques **(Lopez *et al.*, 1999, 2005)**. Ainsi, les serpents, les lézards et les amphibiens sont des agents responsables du transport et transfert entre les plantes d'organismes tels que des vers annélides ou encore des micro-crustacés comme les ostracodes.

Il a été démontré que ces interactions entre plante et animaux terrestres étaient favorables à la nutrition de la Broméliacée **(Romero *et al.*, 2008 ; Romero *et al.*, 2010)**. Les araignées par exemple, réduisent directement les taxons à cycle de vie présentant deux écophases (invertébrés à développement larvaire aquatique), mais facilitent indirectement les taxons dont les cycles de vie sont entièrement aquatiques, affectant en retour la nutrition de la plante **(Romero & Srivastava, 2010)**.

Ainsi, les Broméliacées-citerne contribuent inexorablement au maintien de la biodiversité en milieu tropical, notamment grâce à leur position stratégique à l'interface entre un écosystème terrestre et aquatique. C'est par ailleurs pendant la saison sèche que leur importance est accrue, en fournissant tout un ensemble de services (habitats, sources de nourriture et d'eau…) à une multitude d'espèces (oiseaux par exemple), services qui participent activement au maintien de cette diversité **(Nadkarni & Matelson, 1989 ; Nadkarni, 1994)**.

2.7. Les microcosmes naturels, des outils indispensables en écologie

Ces fortes abondances naturelles des Broméliacées à réservoirs les rendent particulièrement attractives pour les études écologiques. En effet, elles constituent des habitats aquatiques discontinus, de petites tailles, permettant un échantillonnage exhaustif des communautés. De tels phytotelmes forment naturellement, à l'échelle de l'écosystème, de nombreux réplicas indépendants sur de petites surfaces. En outre, ils abritent des communautés aquatiques distinctes et diverses à temps de génération courts, ce qui les rendent particulièrement adaptés à la réalisation de biomanipulations. De plus, les Broméliacées recouvrent un large éventail de gradients écologiques en termes de structure d'habitat et de quantité de ressources, englobant également des variations de conditions

limnologiques. Enfin, ces réservoirs constituent de véritables écosystèmes aquatiques, dont la structure des communautés et le fonctionnement, essentiellement basés sur la décomposition de la matière organique, sont comparables à ceux d'écosystèmes aquatiques de plus grandes dimensions tels que les mares ou les lacs **(Srivastava *et al.*, 2004 ; Srivastava & Bell, 2009)**.

Pour toutes ces raisons, le microcosme que constitue le phytotelme des Broméliacées peut être considéré comme un écosystème modèle en écologie aquatique **(Srivastava *et al.*, 2004)**, combinant les avantages des études de terrain (variabilité naturelle, assemblage d'espèces réalistes…) avec ceux des microcosmes (petite taille, temps de génération court…). Ils constituent de formidables outils pour tester divers concepts écologiques, comme les effets de la fragmentation ou encore les liens existant entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème **(Srivastava *et al.*, 2004)**. Un certain nombre de travaux ont ainsi utilisé ces phytotelmes afin d'étudier les communautés et leurs interactions **(Armbruster *et al.*, 2002 ; Srivastava *et al.*, 2008)**, les interactions entre l'écosystème aquatique et l'écosystème terrestre **(Céréghino *et al.*, 2011 ; Romero & Srivastava, 2010)**, la structure des réseaux trophiques **(Kitching, 2000)**, et le fonctionnement des écosystèmes **(Srivastava, 2006 ; Srivastava & Bell, 2009)**.

II. OBJECTIFS DE LA THÈSE

Si les micro-organismes colonisent tous les milieux, il apparaît qu'ils demeurent peu étudiés dans de nombreux écosystèmes. En milieu aquatique, la majorité des travaux concerne les écosystèmes pélagiques marins et lacustres et les écosystèmes lotiques. Peu de travaux se sont intéressés aux autres environnements aquatiques, tels que les fosses océaniques, les environnements hydrothermaux, les glaces de l'Antarctique…, alors que ces environnements contribuent indéniablement à la diversité microbienne de notre planète. En outre, les concepts écologiques en milieu aquatique découlent essentiellement des écosystèmes tempérés, dont l'application reste difficile à transposer aux autres milieux, en particulier aux environnements tropicaux **(Danger *et al.*, 2009)**. De plus, ces environnements apparaissent encore aujourd'hui relativement mal connus, notamment en raison de leur sous-échantillonnage **(Foissner, 2008)**.

Au sein des forêts tropicales, les phytotelmes, et particulièrement ceux formés par les Broméliacées à réservoirs, forment des microcosmes aquatiques naturels très nombreux et très diversifiés et sont considérés comme un écosystème modèle en écologie **(Srivastava, 2004)**. Ainsi, au cours de ces dix dernières années, de nombreuses d'études ont manipulé les communautés aquatiques des Broméliacées ou d'autres phytotelmes pour tester des hypothèses et répondre à des questions d'écologie générale concernant la biodiversité et/ou la structure des réseaux trophiques et le fonctionnement des écosystèmes **(Srivastava, 2006 ; Srivastava & Bell, 2009)**. Les études écosystémiques des organismes aquatiques présents dans les réservoirs des Broméliacées et des autres phytotelmes **(Kitching, 2000 ; Richardson *et al.*, 2000a, b)** sont beaucoup moins nombreuses et se sont le plus souvent focalisées sur des groupes taxonomiques particuliers ou ont établi des répertoires d'espèces sans analyses des conditions environnementales. Ces travaux concernent principalement les insectes **(Revue de Frank & Lounibos, 2009)**, même si quelques auteurs ont étudié des groupes particuliers de micro-organismes **(Laessle, 1961 ; Martinelli, 2000 ; Torres-Stolzenberg, 2000 ; Carrias *et al.*, 2001 ; Foissner *et al.*, 2003 ; Inselsbacher *et al.*, 2007 ; Haubrich *et al.*, 2009 ; Foissner, 2010)**.

Nos connaissances sur la structure tant taxonomique que fonctionnelle des communautés de micro-organismes des phytotelmes des Broméliacées sont ainsi très parcellaires, et les facteurs de contrôle qui façonnent ces communautés, notamment en forêt tropicale, sont le plus souvent déduits d'études concernant les invertébrés ou bien d'études sur

les micro-organismes d'autres écosystèmes aquatiques. Les Broméliacées à réservoirs constituent pourtant un habitat aquatique très particulier pour les micro-organismes, en raison notamment de la compartimentation de cette petite mare et de l'importance de celle-ci pour la nutrition de la plante. De plus, cet habitat est distribué dans des environnements tropicaux très diversifiés, allant du sous-bois de la forêt tropicale à des sites très exposés tels que des lisières forestières ou bien des inselbergs. Enfin, certaines espèces de Broméliacées à réservoirs entretiennent des relations mutualistes très poussées avec des invertébrés terrestres tels que les fourmis, alors que d'autres ont évolué dans des environnements très pauvres en nutriments et ont eu recours à l'insectivorie. En conséquence, le principal objectif de ce travail de thèse a été d'analyser la structure et la diversité des communautés microbiennes aquatiques des phytotelmes des Broméliacées localisées dans des environnements contrastés de Guyane française. Une attention particulière a été portée sur les communautés de protistes et leur distribution en fonction de différents facteurs tels que la structure de l'habitat, la matière organique détritique, les traits de la plante, la lumière reçue et l'association mutualiste avec des fourmis pionnières. Pour la plupart des travaux présentés dans ce mémoire, la majorité des autres communautés microbiennes (virus, bactéries, champignons, cyanobactéries, rotifères) et les invertébrés (essentiellement les larves d'insectes) ont été considérés, mais ne sont pas systématiquement présentés et/ou analysés de manière précise dans les publications. Des analyses moléculaires (empreintes génétiques et clonage-séquençage) ont également été réalisées sur les communautés microbiennes procaryotes de la plupart des Broméliacées étudiées mais ne seront pas présentées dans le cadre de cette thèse. Ce travail de thèse a donc pour but de contribuer à une meilleure connaissance des facteurs environnementaux et biologiques qui façonnent la composition et les fonctions microbiennes dans l'écosystème aquatique bromélien, et plus généralement dans les écosystèmes aquatiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. PRÉSENTATION DES SITES D'ÉTUDES

1. La Guyane

1.1. Géographie et climat

Située à 4° de latitude Nord, sur la côte Atlantique de l'Amérique du Sud, entre le Surinam et le Brésil, la Guyane est le plus grand département d'outre-mer avec près de 90 000 km^2. Ses frontières sont délimitées à l'Ouest par le fleuve Maroni, à l'Est par l'Oyapock, et au Sud par les monts Tumuc-Humac **(Fig. 30)**. Environ 90 % du territoire est recouvert par la forêt tropicale primaire, parcourue par de nombreux fleuves et rivières, appelées criques. La bande littorale atlantique, qui rassemble l'essentiel de la population et des grandes villes (Cayenne, Kourou, Saint-Laurent du Maroni), s'étend sur 300 km de côtes. Le courant des Guyanes qui longe celles-ci, charrient les alluvions amazoniennes qui envasent les côtes et donnent à l'eau de mer sa couleur brunâtre. Officiellement, la Guyane est peuplée de 220 000 habitants, regroupés sur la bande côtière, auxquels il convient d'ajouter une population estimée de 50 000 clandestins, ce qui fait une densité de 2 habitants au km^2 **(http://www.cr-guyane.fr ; http://www.insee.fr)**.

Figure 30. Cartes de la Guyane Française.

Le climat est de type équatorial **(Fig. 31)**, caractérisé par deux saisons sèches alternées avec deux saisons humides. Sa position proche de l'équateur, ainsi que sa façade océanique lui confèrent une bonne stabilité climatique. On observe ainsi une grande régularité des vents et des températures au cours de l'année. Le rythme des saisons n'est donc marqué, dans cette région, que par les pluies, dont le cycle est lié aux mouvements saisonniers de la Zone Intertropicale de Convergence. Généralement on distingue 4 périodes dans le climat de la Guyane française. La petite saison des pluies, de décembre à fin février, est caractérisée par l'alternance d'averses tropicales et d'éclaircies. Cette période est suivie par une période d'environ un mois, qui peut se situer en février, mars ou avril, et pendant laquelle on observe un fléchissement de la pluviométrie. Cette période irrégulière est appelée "petite saison sèche" ou "petit été de mars". La grande saison des pluies fait suite à cette petite saison sèche, et se poursuit jusqu'en juillet. C'est pendant cette vraie saison des pluies que les niveaux de pluviométrie sont les plus importants, atteignant parfois 600 mm par mois. Enfin, vient la saison sèche, d'août à novembre, pendant laquelle le mois d'octobre demeure le plus chaud avec des températures pouvant avoisiner 33°C **(http://www.meteofrance.com/ ; http://www.meteo.gp/)**.

Bien que des variations soient observées selon le relief et la végétation, les précipitations annuelles, qui diminuent vers l'intérieur des terres **(Fig. 31)**, sont abondantes. Ainsi on note plus de 250 jours de pluie totalisant près de 3500 mm sur l'année (Station de Cayenne Rochambeau ; **Lescure *et al.*, 1983)**. Les plus fortes précipitations sont observées pendant la grande saison des pluies. Les pluies sont en général fortes et de courte durée, elles ont lieu souvent la nuit en saison sèche et à n'importe quel moment durant les saisons des pluies. La température moyenne annuelle est relativement constante et avoisine les 26°C, les variations entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid n'excédant pas 1°C. Un fort degré hygrométrique est observé sur tout le département avec une humidité relative moyenne de 80 à 90%. L'évapotranspiration atteint 1075 $mm.an^{-1}$ avec un maximum en octobre. L'évapotranspiration réelle peut atteindre des valeurs de 1470 $mm.an^{-1}$. La chaleur humide est tempérée par les alizés sur le littoral alors qu'elle est plus intense en forêt. La Guyane est, par ailleurs, peu soumise aux vents, qui sont cependant constants sur l'année, mais de faible intensité (de 10 à 15 $km.h^{-1}$ en moyenne). En saison des pluies, les alizés soufflent d'un secteur Est/Nord-Est et en saison sèche, Est/Sud-Est, sous l'influence de la Zone Intertropicale de Convergence. À noter qu'il n'y a jamais de cyclone en Guyane. Les vents et l'ensoleillement provoquent également une forte évaporation sur les nappes d'eau.

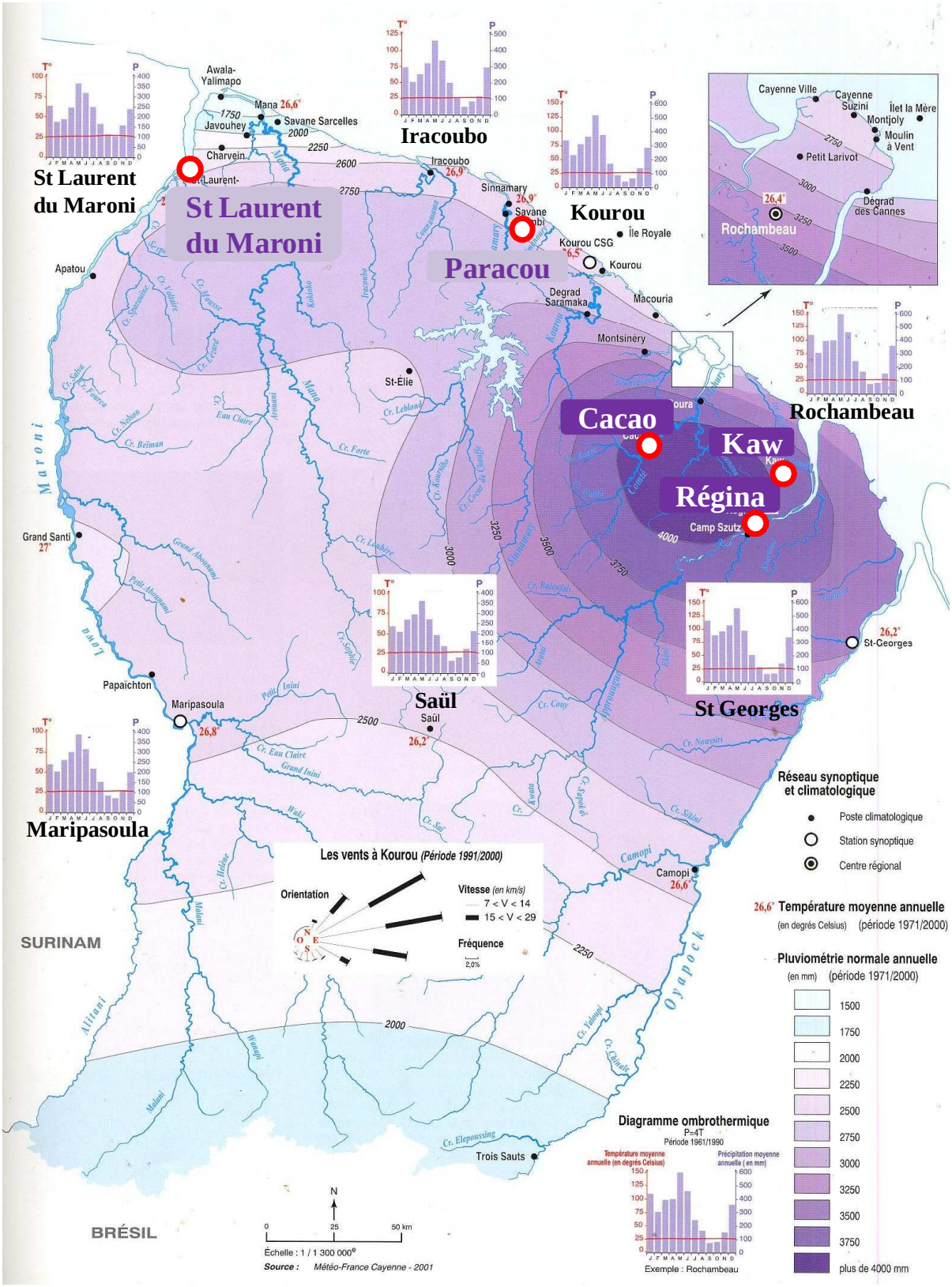


Figure 31. Carte de la pluviométrie et rose des vents **(Barret, 2008)**.

Malgré les fortes précipitations, l'ensoleillement est régulier et important sur l'année et atteint des valeurs de 2500 heures par an soit en moyenne plus de 6 heures par jour. Etant près de l'équateur, il fait jour d'environ 6 h à 18 h.

1.2. Biodiversité

La majorité des populations occupant la bordure littorale et le territoire étant recouvert à 90% de forêt, l'intérieur de la Guyane est difficilement accessible, excepté par les fleuves ou par voie aérienne. Pour ces raisons, la faune et la flore restent globalement bien préservées. On dénombre ainsi 190 espèces de mammifères, plus de 700 espèces d'oiseaux, 160 de reptiles, 110 d'amphibiens et 480 espèces de poissons d'eau douce, dont 40% sont endémiques **(http://www.guyane.pref.gouv.fr/rubrique/santeenvironnement/protection-milieuxespeces/ ; http://www.parc-guyane.gf/ ; http://www.paysagesdeguyane.fr/)**. 5 500 espèces végétales ont également été recensées, dont 1 300 d'arbres. Sur le littoral, la mangrove et ses palétuviers occupent les bancs de vase instables, formés par les alluvions amazoniennes. Un peu plus dans les terres, on retrouve d'abord les "*pripris*", ou *savanes inondées*, qui forment des marais ornés de végétation aquatique, puis au-delà, la *savane sèche,* qui ne s'étend que sur quelques kilomètres de largeur où poussent des herbages et des arbrisseaux. Enfin vient la forêt tropicale proprement dite, avec ses innombrables espèces d'arbres, de lianes et de plantes épiphytes. La végétation y est étagée **(Fig. 32)**, avec des arbres pouvant atteindre 50 m pour les plus grands que l'on nomme émergents et qui constituent la strate végétative supérieure. Entre 30 et 40 m de hauteur, on retrouve la strate arborescente, entre 20 et 30 m une strate intermédiaire de sous-étage, puis la strate arbustive et enfin la strate herbacée au niveau du sol, ce qui fait que les forêts tropicales sont classiquement constituées de 5 étages de végétation **(Puig, 2001)**. L'atmosphère est constamment humide, mais, la végétation est raréfiée au niveau du sol en raison de l'interception de l'énergie lumineuse.

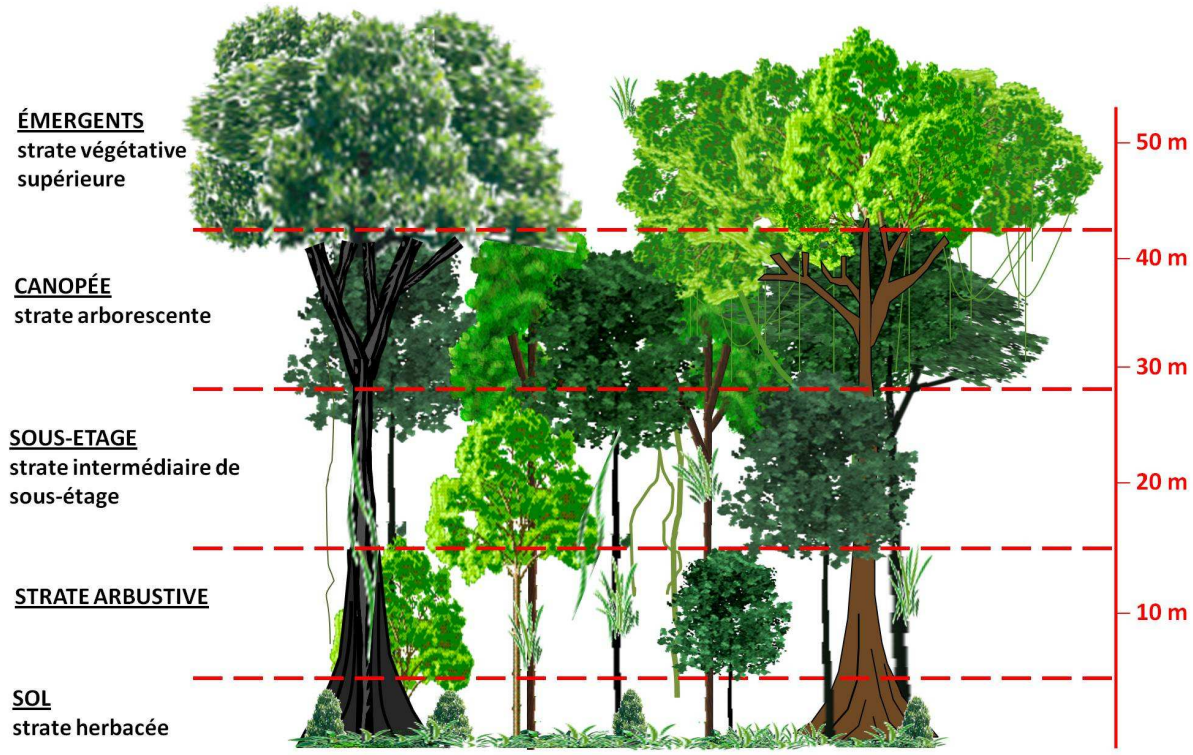


Figure 32. Structure de la forêt tropicale (Réalisé d'après les informations extraites de **Puig, 2001**).

1.3. Espaces naturels protégés

La Guyane compte 6 réserves naturelles, localisées sur différents sites d'intérêts écologiques. Au niveau du littoral on trouve la Réserve Naturelle de l'Amana et la Réserve Naturelle de l'Ile du Grand Connétable, puis en s'enfonçant dans les terres, la Réserve Naturelle des Marais de Kaw-Roura et la Réserve Naturelle Trésor, et enfin au cœur de la Guyane, la Réserve Naturelle de la Trinité et la Réserve Naturelle des Nouragues. Chacune de ces réserves constitue des biotopes particuliers (mangroves, lagunes, marécages, forêts) où se côtoient une faune et une flore uniques **(www.tourisme-guyane.com/incroyable-guyane/nature/les-espaces-naturels-proteges)**.

Le Parc Naturel Régional de Guyane a été créé en 2001. Séparé en deux zones distinctes, sa superficie totale atteint 6 998 km². Sur la première zone, située au Nord-Ouest (sur le territoire des communes de Mana et Awala/Yalimapo) il s'agit de préserver notamment l'écosystème du littoral, sa mangrove, ses oiseaux, les tortues luths qui viennent y pondre leurs œufs, etc… L'autre site, à l'Est (sur le territoire des communes de Roura et de Régina/Kaw) comprend les marais et la montagne de Kaw, sur laquelle des vestiges

amérindiens remontant à plus de 2000 ans ont été découverts. Les marais hébergent de nombreuses espèces d'oiseaux, ainsi que des caïmans.

Le parc national amazonien de Guyane, a été créé récemment, en 2007, et a pour objectif de protéger une partie de la forêt équatoriale amazonienne de certaines activités humaines comme l'orpaillage et le braconnage. Inaccessible depuis le littoral autrement que par avion ou par pirogue, il s'étend sur 33 900 km^2 et est contigu au parc national brésilien de Tumucumaque (le plus grand parc national du Brésil avec 38 800 km^2), formant ainsi l'espace protégé de forêt tropicale le plus grand du monde **(http://www.developpement-durable.gouv.fr)**.

2. Réserve Naturelle et station de recherche des Nouragues

La Réserve Naturelle des Nouragues couvre une superficie de plus de 1000 km^2 de forêt tropicale humide primaire, représentative de la zone Est-Amazonienne. Elle est traversée en son centre par la chaîne des montagnes Balanfois qui culmine à 460 m. Le relief dit "*en peau d'orange*", typique de la région, est formé de milliers de collines ne dépassant pas 120 m d'altitude, drainées par un réseau complexe de petites rivières se jetant dans la rivière Arataye. Lors de la création de la réserve, la région était totalement inhabitée et bien préservée, malgré quelques activités humaines comme l'orpaillage ou l'exploitation du bois au niveau des zones navigables jusqu'aux années 1930-1940. Aujourd'hui, bien que l'empreinte humaine y soit réduite, cette réserve est menacée par l'orpaillage clandestin (pollution par le mercure, destruction des milieux, braconnage). Au sein de la Réserve Naturelle des Nouragues, la station des Nouragues (station scientifique du CNRS) est une station de terrain implantée au cœur de la forêt tropicale.

2.1. Création et objectifs de la station de recherche

La station des Nouragues a été créée en 1986 avec l'aide du ministère de l'Environnement, du Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), et de l'Institut de Recherche et de développement (IRD). Elle fait suite à la création d'une station temporaire du MNHN au bord de la rivière Arataye entre les années 1978 et 1985. En 1989, la Station devient pérenne dans le cadre des activités de l'URA 1183 (MNHN/CNRS), soutenue financièrement par le Programme Environnement Vie et Sociétés du CNRS et du Département des Sciences de la Vie du CNRS.

En 1995 la réserve naturelle des Nouragues est créée (décret de création n° 95-1299 du 18 décembre 1995), ce qui conduit à l'interdiction de la chasse, de la pêche, de l'exploitation des arbres et autres végétaux, de l'exploitation minière, et du transit des personnes en dehors des zones autorisées. En 1997, la station de Recherche des Nouragues acquiert un statut d'unité propre de service du CNRS, et depuis 2003, elle est rattachée à l'UPS CNRS-Guyane (UPS 2561). La station fait partie d'un réseau d'observatoires de l'environnement en forêt tropicale. Elle est intégrée aux dispositifs de terrain du Groupement Interdisciplinaire Scientifique (GIS) IRISTA (Initiative pour une Recherche Interdisciplinaire sur les Systèmes et Territoires Amazoniens).

La mission de la station est "*de promouvoir la recherche scientifique en forêt tropicale humide, dans un site aussi éloigné que possible de l'influence directe des activités humaines*" **(http://www.nouragues.cnrs.fr)**. En conséquence, l'accès à la station est réservé au personnel scientifique d'organismes de recherche nationaux et internationaux et organisé sous couvert du CNRS-Guyane.

2.2. Principales caractéristiques du site de recherche

La station de recherche des Nouragues (latitude, 4°05'N ; longitude, 52°41'W) **(Fig. 33)** couvrent une surface de 80 km^2 (8 km x 10 km) au centre de la réserve. Elle est située en forêt tropicale humide primaire caractéristique du Bouclier des Guyanes, une formation géologique granitique très ancienne (qui correspond à un affleurement du socle granitique précambrien de l'ancien Gondwana). La station est dominée par un Inselberg granitique qui culmine à 411 m d'altitude. La commune la plus proche, Régina, est à environ 40 km. Après avoir par le passé, connue une certaine fréquentation humaine, la région est aujourd'hui totalement inhabitée et les perturbations d'origine anthropique sont quasiment nulles. La végétation est typique de la grande forêt primaire de basse altitude, avec quelques inclusions de pinotières (marécages à palmiers *Euterpe*), des forêts de lianes et des cambrouzes (formations à bambous lianescents). Au niveau de l'Inselberg, se côtoient des tâches de savanes sur roches et des forêts basses riches en myrtacées et en plantes endémiques **(Sarthou *et al.*, 2003)**.

Le climat est tropical humide, avec une moyenne de 3000 mm de précipitations annuelles, réparties sur 280 jours, avec une importante diminution entre septembre et

novembre (saison sèche), et une autre plus courte et plus irrégulière, généralement en mars. La moyenne mensuelle maximum des températures est de 33,5 °C (32,1-35,6) et la moyenne mensuelle minimum est de 20,3°C (19,7-21°C). C'est un lieu privilégié pour l'étude du fonctionnement des forêts tropicales et de sa biodiversité. Depuis sa création des inventaires floristiques et faunistiques ont recensé, entre autres, 1708 espèces de plantes, 435 espèces d'oiseaux, 124 de poissons, 127 de grenouilles et 107 de reptiles **(http://www.nouragues.cnrs.fr/ ; http://www.guyane.cnrs.fr/disponouragues.html)**.

La station des Nouragues est organisée en deux camps de séjour permanent, distants de 8 kilomètres. Chacun de ces sites est entièrement équipé pour accueillir des scientifiques de quelques jours à plusieurs mois. Des équipements scientifiques pour les mesures pérennes y sont installés, entretenus et opérés à l'année par le personnel technique de la station. On distingue ainsi :

• le **site Saut-Pararé,** sur la rivière Arataye, adapté aux études des forêts riveraines et des communautés de rivière. Ce camp a été réorganisé récemment pour abriter les équipements et les chercheurs dans le cadre du projet COPAS (Canopy Operating Permanent Access System), dispositif offrant la possibilité d'étudier la canopée.

• le **site Inselberg**, plus particulièrement adapté aux études des types de végétation forestière tropicale, et qui constitue un point de référence pour l'étude des mammifères dans une zone où la pression de chasse est nulle. C'est sur ce second site qu'une partie de notre échantillonnage a été réalisée dans le cadre de cette thèse. Ce site est historiquement le plus ancien de la station des Nouragues. Il doit son nom à la colline granitique qui culmine à 411 mètres et au pied de laquelle est installée la station. En contrebas, une petite faille géologique occupée par un cours d'eau (crique Nouragues) sépare une zone granitique (Petit Plateau) d'une zone de collines et plateaux (25 - 180 m) correspondant à des roches vertes (gneïss Caraïbes). Des réseaux de layons, entretenus régulièrement par les techniciens de la station, facilitent les accès aux différents sites forestiers.

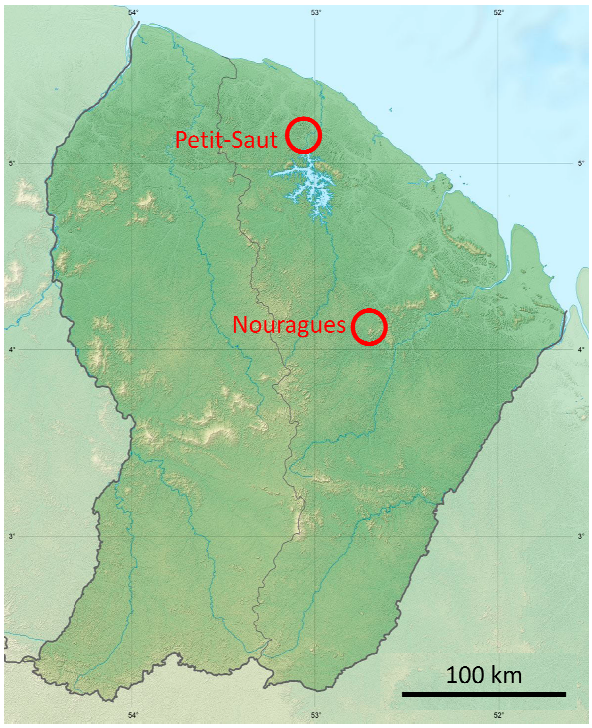


Figure 33. Localisation géographique des deux sites d'échantillonnages (Carte modifiée à partir de Wikipedia).

3. Le site de Petit-Saut

Le second site d'échantillonnage est situé près du barrage de Petit-Saut sur le fleuve Sinnamary (latitude, 5°03'43''N ; longitude, 53°02'46''W). L'espèce de lisière forestière que nous avons échantillonnée (*Aechmea mertensii*) est plus précisément localisée par patches le long de la route de Petit-Saut (route reliant la Nationale 1 au barrage de Petit-Saut ; cf. carte IGN "Guyane" au 1 :500 000), et le long d'une piste forestière longue de 11 km, dite "piste Plomb" ou "piste de relâcher" (départ au PK 17,9 sur la route de Petit-Saut). C'est le long de cette piste qu'ont été réintroduits les nombreux animaux piégés sur les îles créées pendant la mise en eau du barrage dans les années 90, d'où son nom. L'altitude est de l'ordre de 80 m et la forêt est une formation végétale pionnière de forêt secondaire. La pluviométrie est de 3000 mm par an répartie sur 280 jours et les températures moyennes mensuelles maximale et minimale sont respectivement de 33,5°C et de 20,3°C. Le laboratoire HYDRECO, situé à proximité du barrage, permet un accueil des chercheurs et une assistance logistique (laboratoires, stockage au froid, analyses chimiques).

II. ÉCHANTILLONNAGES ET ANALYSES *IN SITU*

1. Broméliacées échantillonnées

Dans le cadre de ces travaux de thèse, 8 espèces de Broméliacées ont été échantillonnées, sept au niveau du site des Nouragues et une espèce au niveau du site de Petit-Saut. Les 7 espèces situées aux Nouragues se répartissent selon un gradient altitudinal **(Fig. 34)**.

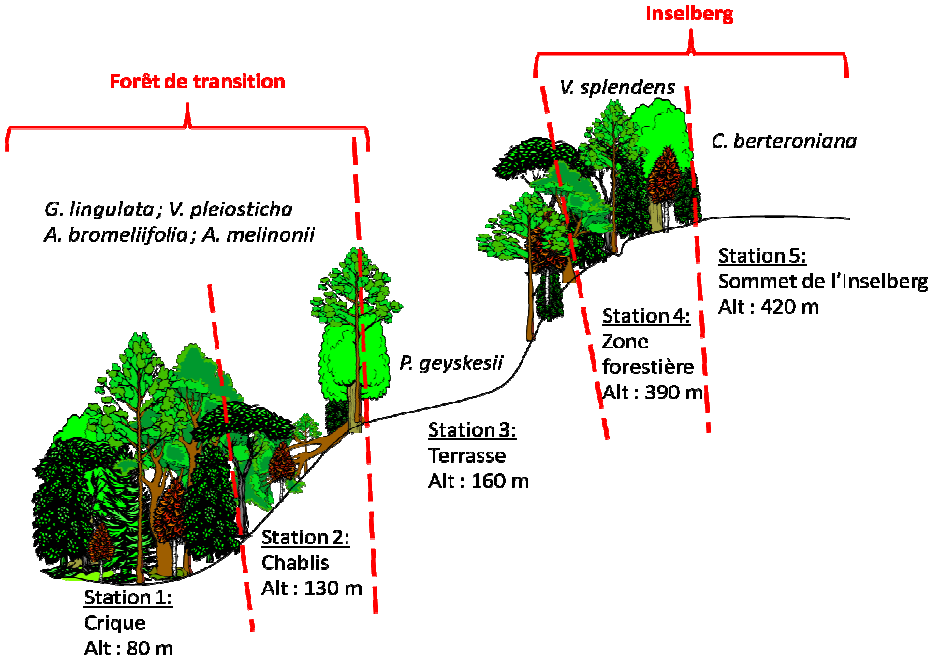


Figure 34. Représentation schématique de la localisation des différentes espèces de Broméliacées au niveau du site des Nouragues. *G. lingulata : Guzmania lingulata ; V. pleiosticha : Vriesea pleiosticha ; A. bromeliifolia : Aechmea bromeliifolia ; A. melinonii : Aechmea melinonii ; P. geyskesii : Pitcairnia geyskesii ; V. splendens : Vriesea splendens ; C. berteroniana : Catopsis berteroniana.*

Guzmania lingulata (L.) Mez **(Fig. 35A)** est une petite Broméliacée épiphyte ou épilithique de sous-bois, commune en Guyane et dont l'inflorescence présente des bractées rose-rouge très ouvertes. Sur le site des Nouragues on la retrouve sur une station nommée "crique" à 80 m d'altitude, mais également en forêt de transition à 130 m d'altitude, où elle coexiste avec 3 autres espèces de Broméliacées à réservoirs. Il s'agit de *Vriesea pleiosticha* (Grisebach) Gouda **(Fig. 35B)**, d'un vert vif, très commune en Guyane et souvent située à 10-15 mètres de hauteur dans la forêt, d'*Aechmea melinonii* Hooker **(Fig. 35C)**, espèce plus rare, dont les bases foliaires forment des citernes très hautes et peu ouvertes sur l'extérieur, et d'*Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker **(Fig. 35D)**, espèce de grande taille, à feuilles vertes foncées relativement rigides et bordées d'épines formant des rosettes variables, tantôt tubulaires, tantôt ouvertes.

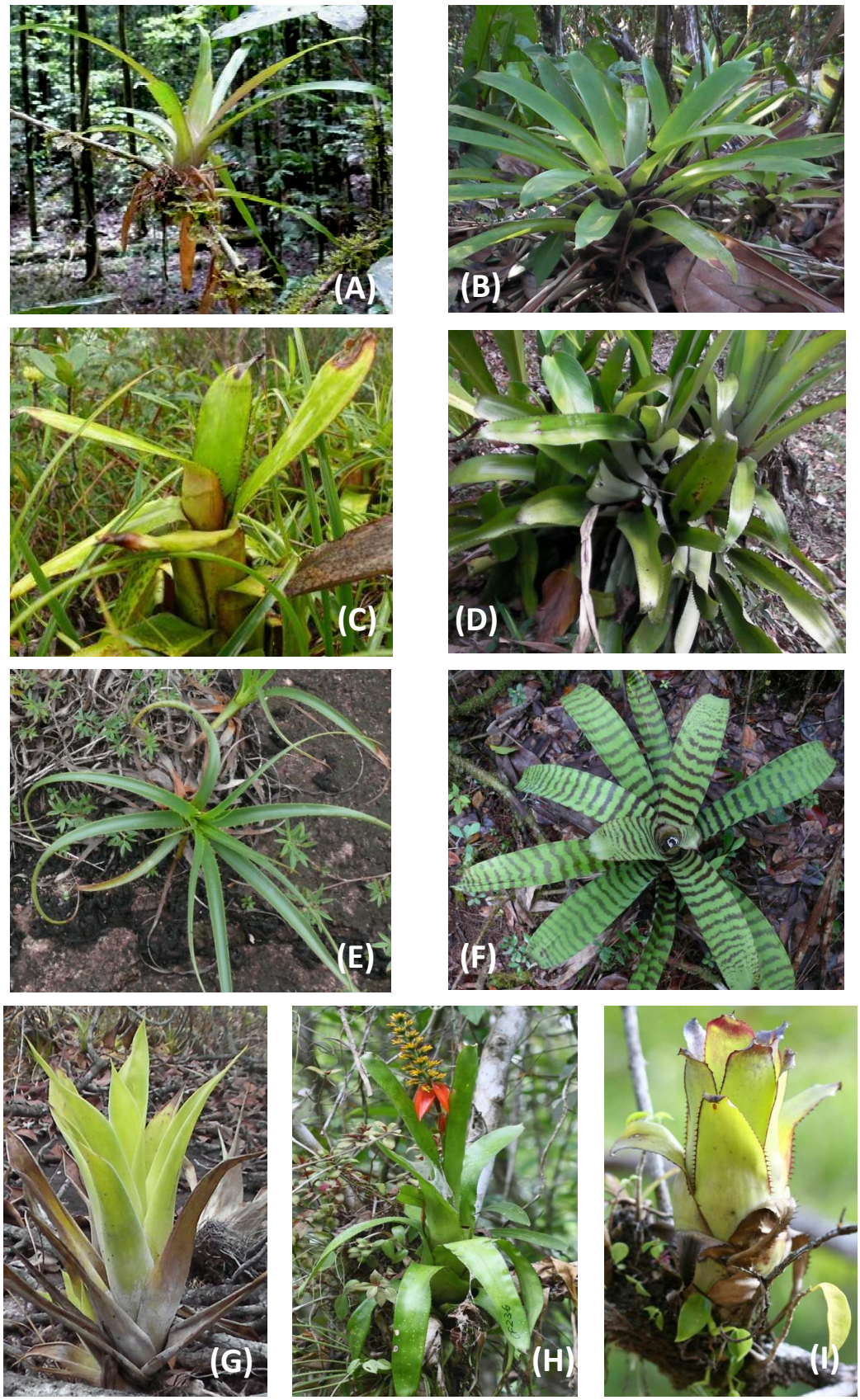


Figure 35. Photographies des 8 espèces de Broméliacées à réservoirs échantillonnées. **(A)** *Guzmania lingulata*, **(B)** *Vriesea pleiosticha*, **(C)** *Aechmea melinonii*, **(D)** *Aechmea bromeliifolia*, **(E)** *Pitcairnia geyskesii*, **(F)** *Vriesea splendens*, **(G)** *Catopsis berteroniana*, **(H)** *Aechmea mertensii* associée à *Camponotus femoratus* et **(I)** *Aechmea mertensii* associée à *Pachycondyla goeldii* (Photographies de O. Brouard et J.-F. Carrias).

Ces trois espèces sont généralement épiphytes mais peuvent aussi se développer à même le sol. Très abondante en zone ouverte au niveau du plateau à 160 m d'altitude, *Pitcairnia geyskesii* (L. B. Smith) Varadajaran & Gilmartin **(Fig. 35E)** est une petite Broméliacée épilithique et saxicole qui croît en coussin sur les rochers de la savane-roche. Elle possède des feuilles épineuses en rosette et une grande inflorescence rouge dressée mesurant plus de 1,5 m. Située dans une zone forestière de l'Inselberg à 390 m d'altitude, *Vriesea splendens* (Brongniart) Lemaire **(Fig. 35F)** est une espèce des milieux humides (forêts hydrophile et mésophile). Elle pousse généralement au sol ou à quelques centimètres de hauteur à la base des troncs. Ses feuilles sont vertes zébrées de noir et l'inflorescence est rouge vif. Enfin, sur le plateau sommital de l'inselberg (420 m d'altitude) croit *Catopsis berteroniana* (Schultes f.) Mez **(Fig. 35G)**, une espèce de pleine lumière d'une quarantaine de cm que l'on trouve en épiphyte sur les arbustes de *Clusia minor*. Ses feuilles vert-jaune sont recouvertes d'une poudre blanche, et son inflorescence dressée peut mesurer jusqu'à 1,3 m. C'est une espèce insectivore, qui a la faculté d'attirer et de piéger les insectes.

Aechmea mertensii (G. Mey.) Schult. & Schult. f. est la seule Broméliacée à réservoirs échantillonnée à Petit-Saut **(Fig. 35H et 35I)**. Cette espèce épiphyte présente la particularité de croitre exclusivement dans des jardins de fourmis. En Guyane, *A. mertensii* peut être associée à deux espèces de fourmis initiatrices de ces jardins, *Camponotus femoratus* Fabr. ou *Pachycondyla goeldii* Forel. Les deux espèces de fourmis associées ayant des préférences écologiques différentes, les jardins qu'elles initient se répartissent selon des gradients environnementaux ce qui influence la phénologie de la plante **(Leroy *et al.*, 2009)**. Ainsi, les plantes de sous-bois, associées à *C. femoratus*, sont plus grandes et évasées **(Fig. 35H)**, alors que les plantes de lumière, associées à *P. goeldii*, sont petites en forme d'amphore **(Fig. 35I)**. Les deux types de jardin sont relativement communs en lisière de forêt, au bord des routes et des pistes ainsi que dans les plantations d'arbres fruitiers, et la plupart d'entre eux renferment un à plusieurs individus d'*A. mertensii*. Les feuilles de cette Broméliacée sont de couleur variable (vert vif, vert-rouge, vert-jaune), assez coriaces, et présentent des épines sur leurs marges.

2. Prélèvement des échantillons

A la fois pour des raisons légales sur le site des Nouragues, et pour ne pas détruire les jardins de fourmis sur le site de Petit-Saut, nous avons utilisé une méthode non destructive (les Broméliacées n'ont jamais été retirées de leurs plantes-hôtes) afin d'extraire l'eau des réservoirs des plantes. Les Broméliacées échantillonnées étaient toutes au stade de floraison dans leur cycle de vie afin d'éviter de trop importantes différences de taille ou de forme liées à l'ontogénèse (les Broméliacées ne croissent pas au-delà de ce stade et les pousses meurent après la production de fruit).

L'eau des plantes, contenant la matière organique détritique et les organismes, a été prélevée en utilisant des micropipettes automatiques de 5 et 10 mL avec l'extrémité de l'embout élargie permettant la récolte de l'ensemble du contenu du réservoir **(Jabiol *et al.*, 2009 ; Jocqué *et al.*, 2010b)**. Les puits formés par chaque plante ont ainsi été vidés précautionneusement par aspiration, et l'ensemble du contenu, après mesure du volume, est immédiatement filtré au travers une toile à bluter de 150 µm de porosité. Cette filtration permet de récolter les macro-invertébrés et la matière organique détritique (de taille > 150 µm) qui sont fixés immédiatement au formaldéhyde 4% (concentration finale). Le filtrat est réparti en 2 lots, le premier est fixé au formaldéhyde (2%, concentration finale) et le second au lugol alcalin. Ils serviront à l'analyse des communautés de micro-organismes. L'ensemble des échantillons est stocké à + 4°C.

3. Traits des plantes

Pour chacune des plantes, un ensemble de variables décrivant leurs traits végétatifs est mesuré sur place. Ainsi, la taille de la plante (distance entre la base et le sommet de la couronne), son envergure (maximum de distance entre les extrémités des feuilles – moyenne de deux mesures prises à 90°), le nombre total de feuilles et de réservoirs, la proportion de feuilles horizontales et verticales, la longueur et la largeur de la plus grande feuille, la taille et le diamètre (deux mesures prises à 90°) du réservoir central, ainsi que la hauteur au sol de la plante ont été mesurés.

4. Lumière incidente

Le pourcentage de lumière incidente reçue par chaque plante est estimé à partir de photographies hémisphériques réalisées au crépuscule afin d'éviter les rayons directs du soleil. Les photographies ont été réalisées au dessus de 5 à 20 Broméliacées par espèce de plantes et/ou dans 3 à 4 positions pour chaque groupe de Broméliacées. Pour cela, un appareil photo numérique (Nikon Coolpix 4500), équipé d'un objectif Fisheye (Nikon, FC-E8 0.21X) et monté sur un trépied réglable, a été utilisé pour fournir une vision de la canopée à 180 degrés. Les images numériques ont été ensuite analysées par un logiciel de traitement d'image (Gap Light Analyzer 2.0) **(Frazer *et al.,* 1999)** pour calculer le pourcentage total de radiation incidente parvenant sur les Broméliacées. Pour plus de détails, se référer à **Leroy *et al.* (2009)**.

5. Autres paramètres

Dans le cadre de la première étude réalisée aux Nouragues **(**cf. **publication 1, p.119)**, des mesures de température et de pH de l'eau des réservoirs ont été réalisées avant de prélever la totalité de l'eau contenue dans les phytotelmes. Ces mesures ont été effectuées à l'aide d'une sonde multiparamètre (Eutech Instruments Pte Ltd/Oakton Instruments). Enfin, la composition et le nombre d'espèces d'épiphytes présents sur les jardins de fourmis sont également pris en considération, permettant d'avoir une idée de l'âge du jardin.

III. ANALYSES AU LABORATOIRE

1. Matière organique détritique

A partir des échantillons fixés au formaldéhyde 4% (fraction de taille > 150 µm), et après tri des invertébrés, le volume d'eau correspondant à la quantité de matière organique fine (> 150 µm en taille) est mesuré après décantation dans une éprouvette graduée. Ce volume est exprimé en mm^3 et permet une quantification simple et rapide de la Matière Organique Particulaire (MOP ; **Paradise, 2004**) présente dans chaque Broméliacée. Dans le cadre de la **publication 1**, la MOP a été caractérisée en 3 classes de taille (<30µm, 30-50 µm et 150-300µm) au moyen d'un microsope inversé selon la même méthode décrite dans le **paragraphe 2.4**, ci-après **(p.106)**.

Lors de la campagne d'échantillonnage réalisée aux Nouragues en 2009 sur *C. berteroniana*, une caractérisation et une quantification de la matière organique animale ont été réalisées. A partir des échantillons préservés dans le formol à 4%, les invertébrés terrestres (proies tombées dans l'eau) et aquatiques (ceux qui habitent les Broméliacées) ont été triés sous la loupe binoculaire. Les invertébrés aquatiques ont été identifiés et comptés (voir **paragraphe 3** ci-dessous, **p.107**). Pour dénombrer les proies qui étaient à divers stades de décomposition et plus ou moins complètes, nous nous sommes basés sur le nombre de capsules céphaliques. Les proies se composaient principalement de fourmis (> 90%) et d'autres d'hyménoptères (guêpes). Les autres proies (non considérées car quelques individus seulement) étaient des petits hémiptères, coléoptères et diptères. L'ensemble des proies a ensuite été séchées à l'étuve (48h à 60°C) puis pesé pour chaque plante.

2. Dénombrement des micro-organismes

2.1. Préparation des échantillons

Les différentes techniques utilisées (Cytométrie en flux, microscopie à épifluorescence, microscopie inversée) ont été adaptées pour les échantillons des Broméliacées. Des comptages préliminaires ont montré qu'il n'était pas nécessaire de concentrer les échantillons d'eau des Broméliacées pour dénombrer les micro-organismes. Ces échantillons d'eau ont la particularité d'être souvent très concentrés en matière organique, même après une filtration à 150 µm. En effet, l'activité des invertébrés détritivores conduit parfois à la présence d'une matière organique très fine qui pose un problème de visualisation des micro-organismes par les techniques de microscopie. Pour remédier à ce problème, les échantillons en question sont d'abord mis à sédimenter dans un tube Falcon® gradué et la proportion de matière organique fine (mesurée en volume sédimenté) par rapport au volume total de l'échantillon (en général de 2 à 15 mL) est notée. En fonction de la valeur de cette proportion, des sous-échantillons (1 mL en général ; mais valeurs extrêmes comprises entre 0,1 à 5 mL) sont alors dilués (en général x2 à x10 ; maximum x50) avec de l'eau distillée et serviront aux dénombrements en microscopie inversée (échantillons fixés au lugol) et en microscopie à épifluorescence (échantillons fixés au formaldéhyde). Toutefois, l'association d'un facteur de dilution combiné au grossissement du microscope, entraine des risques de surestimations du nombre de cellules.mL^{-1}. Ainsi, il a été convenu de ne pas dépasser un facteur de dilution x50. Néanmoins, certains échantillons ont présenté une proportion de

matière organique extrêmement élevée (ce qui peut s'apparenter visuellement à du marc de café). Pour ces derniers, après homogénéisation et un temps de sédimentation de 1 minute, l'eau du surnagent a été prélevée.

2.2. Bactéries totales et particules virales

Concernant la première campagne d'échantillonnage réalisées en 2006 aux Nouragues, les abondances bactériennes mais également virale ont été obtenues par comptage au microscope à épifluorescence (Leica DC 300F). Après homogénéisation des échantillons d'eau fixés au formaldéhyde et suite à une période de sédimentation de 2 minutes, l'eau du surnageant a été prélevée. Cette procédure nous a permis de procéder à une inspection approfondie des échantillons en évitant d'utiliser le fractionnement par taille et la perte éventuelle d'organismes fragiles. Pour déterminer les abondances virales et bactériennes, 1 mL a été filtré sur des filtres Anodisc (0,02 µm, Whatman) et marqué à l'aide du fluorochrome SYBR Green I d'après le protocole décrit par **Noble & Fuhrman (1998)**. Ensuite le filtre a été monté entre lame et lamelle en utilisant une solution composée de 80 % de citifluor glycerol (antifading ; Citifluor, London, UK) et de 20 % (v/v) de milieu de montage pour fluorescence (Vecta Shied, Vector Laboratories) afin de donner une plus grande stabilité au fluorochrome. L'observation et le comptage ont été réalisés au moyen d'un microscope à épifluorescence sous lumière UV (340-380 nm), au grossissement 1100x. Les bactéries ont été distinguées des particules virales par leur taille et leur fluorescence. Les dénombrements ont été réalisés en effectuant une vingtaine de champs, et généralement plus de 200 cellules par échantillon ont été dénombrées.

Pour toutes les campagnes d'échantillonnage suivantes, les abondances bactériennes ont été estimées par cytométrie de flux (FACSCalibur Flow Cytometer, Becton Dickinson). Pour cela, après homogénéisation et mise en suspension, des sous-échantillons de 1 mL (fixés au formol) ont été filtrés à 10 µm afin d'éliminer les particules de matière organique les plus grosses qui pouvaient obstruer le cytomètre. 5 µL de ce filtrat ont été ensuite transférés dans des tubes appropriés pour le cytomètre (Falcon®, dimension 12 x 75 mm), auquel un volume de tampon TE (qsp 250 µL ; 0,5 volume de Tris-Cl à 20 mM, pH 8 + 0,5 volume de EDTA à 2 mM, pH 8) préalablement filtré à 0,02 µm, à été ajouté. Ensuite 2,5 µL de SYBR Green I (dilution de 10^{-2} de la solution commerciale), ont été adjoints et le tout incubé au noir pendant 20 minutes au cours desquelles, trois phases distinctes ont été respectées : une première phase

de 5 minutes d'incubation seule, une seconde de 10 minutes au bain marie (80°C), et une dernière de 5 minutes afin de faire refroidir les échantillons. Ces derniers ont été ensuite passés un par un au cytomètre de flux **(Marie *et al.*, 1999)**. Suivant la concentration des échantillons, des ajustements ont été réalisés quant aux volumes de filtrat à passer dans le cytomètre. La réalisation de triplicats a permis de constater que le coefficient de variation (CV, %) est toujours inférieur à 5% pour les dénombrements bactériens.

2.3. Nanoalgues et flagellés hétérotrophes

Les nanoalgues (dont la taille est comprise entre 2 et 20µm) et les flagellés hétérotrophes ont été dénombrés par microscopie à épifluorescence (Leica DC 300F). Après homogénéisation des échantillons d'eau fixés au formaldéhyde, un volume total de 5 mL d'échantillon (dilué ou non) est placé dans la colonne à filtration et filtré, avec une pression inférieure ou égale à 100 mm de mercure, sur des membranes Nuclépore noir en polycarbonate de 0,8 µm de porosité et de 25 mm de diamètre. Un sous-filtre de 1,2 µm de porosité est placé sous le filtre pour assurer une répartition homogène des cellules. Ensuite, 0,5 mL d'une solution de primuline ($C_{21}H_{14}N_3O_3S_3Na$, SIGMA, concentration 0,2 $mg.mL^{-1}$, filtrée à 0,2 µm) a été rajouté aux échantillons, et incubé pendant 5 à 10 minutes à l'obscurité. La primuline se fixe sur les polysaccharides, rendant les contours des cellules bien visibles, permettant ainsi une bonne visualisation des cellules et des flagelles **(Brock, 1978)**. Ensuite, une filtration a été de nouveau appliquée puis les filtres sont rincés 2 fois avec 5 mL d'une solution tamponée de trizma hypochloride (0,1M, pH4, Sigma T-6666, filtré à 0,2 µm). Le pH acide de la solution de trizma permet une fluorescence optimale **(Caron, 1983)**. Après séchage des membranes à l'obscurité (maximum 30 minutes), les filtres ont été montés entre lame et lamelle entre deux gouttes d'huile à immersion (type Olympus), puis stockés à -20°C dans du papier d'aluminium pour éviter la perte de fluorescence **(Bloem *et al.*, 1986)**.

Les dénombrements et les identifications ont été effectués au microscope à épifluorescence sous lumière UV (340-380 nm) au grossissement 1100x. La distinction des organismes auto- et hétérotrophes est possible grâce la couleur rouge de l'autofluorescence de la chlorophylle *a* sous une excitation en lumière bleu (450-490nm) **(Caron, 1983)**. Les dénombrements ont été réalisés en effectuant 2 à 6 transects selon le diamètre du filtre, et généralement plus de 100 cellules par échantillon sont dénombrées. Le coefficient de

variation est inférieur à 10% pour les flagellés hétérotrophes et n'a jamais dépassé 25 % pour les nanoalgues.

2.4. Ciliés, rhizopodes, microalgues et rotifères

Les densités de protozoaires (ciliés et amibes à thèques essentiellement), de microalgues (taille > 20µm) et de rotifères ont été estimées par sédimentation selon la méthode d'**Utermöhl (1958)**. Un volume total de 10 mL d'échantillon (dilué ou non) fixés au lugol est mis à sédimenter pendant un minimum de 8 heures. Les observations et dénombrements sont réalisés grâce à un microscope inversé (Leitz Fluovert FU) équipé d'un analyseur d'image. Dans un premier temps un balayage de l'ensemble de la cuve est effectué au grossissement 125x, afin d'identifier et compter les organismes de grande taille (généralement supérieure à 50 µm) comprenant les ciliés et les thécamoebiens de grande taille, les rotifères et les algues et cyanobactéries filamenteuses. Dans un second temps, les comptages de cellules de plus petite taille, comprenant la majorité des ciliés, des amibes nus ou à thèques, les algues et les petites cyanobactéries, sont réalisés par 2 à 6 transects selon le diamètre de la cuve au grossissement 500x. Tous les organismes, hormis les bactéries, ont été identifiés selon des morpho-espèces sur la base de caractéristiques morphologiques (dimensions, formes, appendices/organelles locomoteurs…). Les densités ont été rapportées ensuite, en nombre de cellules ou d'individus par unité de volume (mL). Le coefficient de variation maximum enregistré est de 20% pour les ciliés et les rotifères, mais la plupart du temps les valeurs sont inférieures à 10%.

2.5. Evaluation des biovolumes et des biomasses

Les biomasses des communautés microbiennes ont été estimées d'après les volumes des bactéries, des algues, des protozoaires et des rotifères, en se basant sur leur forme géométrique. Un biovolume moyen bactérien de 1,6 mm^3 à été calculé par des analyses microscopiques sur un total de 20 échantillons lors de l'étude réalisée aux Nouragues en 2006. Pour les autres micro-organismes (y compris les rotifères), un biovolume moyen est calculé pour chaque morpho-espèce. Les volumes totaux des algues, flagellés, ciliés, rhizopodes et rotifères sont alors calculés en additionnant le volume moyen de chaque morpho-espèce. Le contenu en carbone à été estimé en utilisant des facteurs de conversion proposés par la

littérature. Ainsi, pour les algues, nous avons considéré que 10^6 µm^3 = 1 mg de poids frais, le carbone organique cellulaire représentant 12% de la biomasse de poids frais **(Carrias *et al.*, 1998)**. Le contenu en carbone des autres communautés a été calculé en considérant 204 fgC.µm^{-3} pour les bactéries **(Loferer-Krößbacher *et al.*, 1998)**, 200 fgC.µm^{-3} pour les flagellés **(Børsheim & Bratbak, 1987)**, 190 fgC.µm^{-3} pour les ciliés et les amibes **(Putt & Stoecker, 1989)**. Pour les rotifères, le contenu en carbone a été déterminé en considérant que 1 µm^3 = 125 fgC **(Mitchell *et al.*, 2003)**. Néanmoins, pour le genre *Habrotrocha* sp., son biovolume a été corrigé comme suggéré par **Błędzki & Ellison (1998)**, en raison de l'aptitude de ce taxon à son osmobiose (*sensu* **Nogrady *et al.*, 1993).**

3. Macro-invertébrés

Le tri des invertébrés aquatiques (séparation des invertébrés et des débris) ainsi que leur identification à l'aide d'une loupe binoculaire ont été effectués au laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle de l'Université Paul Sabatier. La plupart ont été identifiés au niveau du genre, de l'espèce ou en morpho-espèce par des taxonomistes professionnels (Oligochaeta : Prof. N. Giani, Université de Toulouse, France ; Diptera : Dr. R. Girod, Institut Pasteur, Guyane française ; autres invertébrés : Dr. A.G.B. Thomas, Université de Toulouse, France), et énumérés. Les individus ont été ensuite séparés en groupes fonctionnels, sur la base des "Functional Feeding Groups (FFG)" (adaptations morphologiques et comportementales pour l'acquisition de la nourriture) définis par **Merritt & Cummins (1996)**, en relation avec les informations disponibles sur les organismes des phytotelmes (**Kitching, 2000)**. L'utilisation et les limites de cette méthode sont discutées dans **Richardson (1999)** et **Armbruster *et al.* (2002)**. Cette approche, qui est courante et souvent inévitable dans les études écologiques des invertébrés tropicaux, reste appropriée pour comparer des systèmes locaux. Ainsi, quatre modalités de ces groupes fonctionnels ont été exploitées initialement : les filtreurs ("collector-filterers") qui tamisent les particules fines de la colonne d'eau, incluant les micro-organismes ; les collecteurs ("collector-gatherers") qui recueillent les particules fines de matière organique des débris accumulés ; les prédateurs ("predators") qui se nourrissent d'autres animaux et les déchiqueteurs ("shredders"), qui lacèrent la matière organique grossière. Cependant, cette dernière catégorie n'étant présente que dans quelques échantillons et en faibles abondances, elle n'a pas été incluse dans nos études. Notons que sont exclus de ces groupes fonctionnels les stades de développement qui ne se nourrissent pas (nymphes), ainsi que les invertébrés non aquatiques qui n'interviennent pas dans le réseau trophique

aquatique des réservoirs de Broméliacées, de même que les têtards qui se nourrissent d'œufs trophiques laissés par les parents. Après ces dénombrements, les densités de chaque groupe fonctionnel ont été converties en nombres d'individus par unité de volume d'eau (ind.mL^{-1}).

IV. ANALYSES STATISTIQUES

Selon la distribution des données (normale ou non) différentes analyses statistiques ont été réalisées. L'objectif de cette partie est de spécifier quelles analyses ont été utilisées pour chaque étude. Une attention particulière sera apportée à l'analyse utilisant les réseaux de neurones (SOM) utilisée dans la **publication 3 (p.159)**.

Dans le cadre des études présentées dans les **publications 2** et **3**, nous avons réalisé des analyses de variance à un facteur (ANOVA) et préalablement, nos données ont été transformées en log (n+1) pour assurer une distribution normale des variables. L'objectif de cette méthode a été (1) d'analyser des différences dans les taux de croissance/mortalité des micro-organismes entre les différents traitements utilisés lors de la biomanipulation des communautés aquatiques (*i.e.* **publication 2**) et (2) de comparer la diversité des protistes, les abondances des différents groupes fonctionnels, la quantité de FPOM, le volume d'eau et le pourcentage d'intensité lumineuse entre les 2 types de jardins de fourmis (*i.e.* Am-Cf et Am-Pg).

Afin d'examiner les relations entre les groupes fonctionnels, les plantes et les variables environnementales, des analyses multivariées ont été réalisées dans le cadre des **publications 1** et **4**. Pour cela, les abondances des organismes ont été auparavant transformées en log (n+1). Une analyse des correspondances redressées ("Detrended Correspondence Analysis", DCA) a été préalablement réalisée afin de montrer qu'un modèle linéaire était le plus approprié, avant d'appliquer une analyse de redondance ("Redundancy Analysis", RDA). Une sélection préliminaire a été employée pour tester la significativité des variables environnementales ($P<0,05$) sur la variance des espèces, et cette significativité des variables explicatives a été testée sur 500 permutations de Monte Carlo.

En raison d'un nombre inégal d'échantillons et de l'absence de normalité des données dans le cadre des résultats présentés dans la **publication 2 (p.137)**, nous avons utilisé les tests non paramétriques de Kruskal-Wallis suivi des comparaisons deux à deux de Mann-Whitney.

Ceci nous a permis de tester l'existence de différences dans les paramètres biotiques et abiotiques entre les espèces de Broméliacées.

Concernant la **publication 3**, les unités échantillonnées ne contenaient seulement qu'un petit sous-ensemble du nombre total de taxons identifiés, menant à l'impossibilité de normaliser les données, en raison d'un trop grand nombre de valeurs "0" sur l'ensemble des données. Pour classer les Broméliacées d'après les taxons de protistes vivant dans les réservoirs, nous avons employé l'algorithme SOM (Self Organizing Map, **Kohonen, 2001**). Cette technique est très appropriée pour traiter des données constituées par de nombreuses variables qui varient et co-varient de manière non linéaire et présentant des distributions qu'aucune transformation ne normaliserait. Combinant des capacités d'ordination, de classification et d'analyse de gradient, la SOM est un outil puissant pour la visualisation de données écologiques comprenant de nombreuses dimensions, et cela, sans effectuer de transformations préalables des données. De plus, l'algorithme SOM réalise des moyennes de l'ensemble des données d'entrée en utilisant des vecteurs de poids, ce qui supprime ainsi le "bruit". Ainsi, les principaux avantages de cette technique utilisant les réseaux de neurones sont qu'elle néglige les valeurs aberrantes, permet l'analyse de gradients, permet la visualisation simple d'un grand nombre de variables et permet d'injecter d'autres variables *a posteriori*. L'objectif de la SOM est d'organiser la distribution des échantillons vecteurs dans un espace à deux dimensions en utilisant leurs relations avec la distribution de vecteurs virtuels, préservant ainsi les similarités et les différences entre les vecteurs d'entrée **(Park *et al.*, 2003)**. L'algorithme SOM a donc été utilisé comme outil pour établir des patrons congruents entre les Broméliacées, les taxons de protistes vivant dans leurs réservoirs et des variables environnementales et écologiques. Pour une description complète de la procédure de modélisation décrite ci-après, se reporter aux travaux de **Park *et al.* (2003)** et **Céréghino & Park (2009)**.

Procédure de modélisation :

Cette procédure de modélisation a pour but de révéler des relations de gradients entre les variables biologiques et environnementales. Nous avons utilisé 9 variables explicatives (4 variables environnementales : volume d'eau, quantité de FPOM, pourcentage total de radiation incidente, diamètre du réservoir ; et 5 variables écologiques : abondances des bactéries, des rotifères et des trois groupes fonctionnels de macro-invertébrés) dans un réseau

neural préalablement formé avec les données de densité des 24 morpho-espèces de protistes, suivant la procédure récemment décrite dans **Comping & Céréghino (2007)**.

L'algorithme de la SOM est une procédure d'apprentissage non supervisé qui transforme les données multidimensionnelles en une carte à deux dimensions sujette à une contrainte topologique (préservation des voisinages, détaillé dans **Kohonen, 2001**). L'apprentissage non supervisé signifie que le réseau de neurones reçoit les données sans spécification de la sortie attendue, y reconnaît des patterns significatifs et apprend comment classifier les données en catégories appropriées. Ainsi la SOM représente les données en regroupant ensemble, de façon itérative, les échantillons similaires de la manière suivante (détaillé plus précisément dans **Park *et al.*, 2003**):

- les échantillons virtuels (représentés par des cellules hexagonales) sont initialisés à partir de valeurs choisies aléatoirement,
- les échantillons virtuels sont transformés de manière itérative : (1) un échantillon est choisi au hasard dans le jeu de données, (2) la distance Euclidienne entre cet échantillon et chaque échantillon virtuel est calculée, (3) l'échantillon virtuel le plus proche de cet échantillon est sélectionné et déclaré 'vainqueur' ou 'Best Matching Unit' (BMU), et (4) le BMU et ses voisins sont déplacés vers l'échantillon en question.

L'apprentissage a été effectué en 2 phases :

- Une phase d'ordination (3000 premiers pas) : lors de cette phase les échantillons sont hautement modifiés sur un large rayon autour du BMU,
- et une phase de tuning (7000 pas) : lors de cette phase, seuls les échantillons virtuels adjacents au BMU sont légèrement modifiés.

A la fin de l'apprentissage, le BMU est déterminé pour chaque échantillon (plante), et chaque plante est placée dans l'hexagone correspondant sur la carte SOM.

En conséquence, la distance entre les plantes sur la grille (classées sur la base de la composition de leurs communautés, *i.e.* l'abondance des morpho-espèces de protistes) représente les différences entre les communautés associées à chaque réservoir. En d'autres termes, les Broméliacées qui sont dans la même cellule sont très similaires quant à la composition des morpho-espèces de protistes dans leurs réservoirs, et les Broméliacées distantes dans l'espace de modélisation présentent de grandes différences dans leurs communautés de protistes.

La structure de la SOM de notre étude consiste en deux couches de neurones connectées par des poids (ou des intensités de connexion) : la couche d'entrée composée de 33 neurones (1 par variable) connectés aux 63 plantes (32 Am-Pg et 31 Am-Cf), et une couche de sortie composée de 40 neurones représentés par des cellules hexagonales organisées en une grille de 8 lignes et 5 colonnes, correspondant à la règle heuristique selon laquelle le nombre d'unités de la carte est proche de $5\sqrt{n}$, où n est le nombre d'échantillons. Pendant la session, nous avons utilisé une fonction "masque" pour attribuer des poids nuls aux 9 variables explicatives (environnementales et écologiques) introduites, pendant qu'un poids égal à 1 était attribué aux variables biologiques (*i.e.* morpho-espèces de protistes), afin que la procédure d'ordination ne soit basée que sur ces 24 variables biologiques **(Compin & Céréghino, 2007)**. La détermination de la valeur "0" à la fonction "masque" pour un composant donné supprime l'effet de ce composant sur l'organisation **(Sirola *et al.*, 2004)**. Les valeurs pour les 9 variables explicatives sont ainsi visualisées sur la SOM préalablement effectuée avec les variables de densité seulement. A la fin de la session, chaque échantillon est mis en place dans un hexagone de la carte de la SOM. Les échantillons voisins représentent des clusters adjacents d'échantillons.

Par conséquent, les échantillons apparaissant distants dans l'espace de modélisation reflètent des différences parmi les échantillons dans des caractéristiques environnementales et écologiques réelles.

Enfin, l'algorithme des k-moyennes de Ward a été appliqué pour identifier et former les limites des clusters sur la SOM. Les unités de la SOM (*i.e.* les cellules hexagonales) sont ainsi séparées en clusters en fonction des poids des 24 variables biologiques dans chaque neurone. Le nombre de clusters retenus (ici 3) a été justifié par un indice de Davies-Boudin (DBI) minimum, *i.e* pour la plus faible variance au sein des clusters, et la plus forte variance entre clusters **(Céréghino *et al.*, 2003)**. Pour souligner les patrons de la structure fonctionnelle des protistes parmi les clusters de la SOM, l'abondance de chaque grand groupe fonctionnel (*i.e.* algues, ciliés, HNF et thécamoebiens) a été calculée pour chaque cluster.

RÉSULTATS

PUBLICATION 1 : INFLUENCE DE GRADIENTS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA DIVERSITÉ FONCTIONNELLE DANS LES PHYTOTELMES DES BROMÉLIACÉES

Préambule

L'objectif de ce travail a été d'étudier l'influence de la matière organique détritique (quantité et distribution en taille), de la taille de l'habitat (le volume d'eau du phytotelme) et de la situation de la plante au sein de la forêt (milieux ouverts et fermés) sur les communautés aquatiques. Pour cela, nous avons analysé la distribution de l'abondance des virus, des bactéries, des champignons, des protistes, des rotifères et des principaux groupes de macro-invertébrés dans 171 Broméliacées à réservoirs appartenant à 6 espèces (*Guzmania lingulata*, *Aechmea melinonii*, *Vriesea pleiosticha*, *Pitcairnia geyskesii*, *Vriesea splendens* et *Catopsis berteroniana*).

Nos résultats montrent qu'aux travers des patrons de distribution des organismes aquatiques, apparaît un gradient de fonctionnement du réseau trophique. Bien que les virus, les bactéries et les champignons ne montrent pas de distribution claire selon les facteurs étudiés, le réseau trophique des Broméliacées situées sous-couvert végétal arborent les densités les plus importantes d'insectes filtreurs, qui représentent les principaux consommateurs de micro-organismes et de matière organique. A l'inverse, les réservoirs localisés en milieux ouverts, dans lesquels la quantité de détritus est plus faible mais où la diversité fonctionnelle est plus forte, sont dominés par les algues, les rotifères et les invertébrés prédateurs et collecteurs. Au sein de ces phytotelmes, la biomasse algale peut excéder celle des bactéries suggérant l'existence d'un réseau trophique non détritique dans ces systèmes.

Les analyses et les dénombrements des communautés de macro-invertébrés ont été réalisés au Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement de l'Université Paul Sabatier de Toulouse. Les dénombrements et l'analyse des micro-organismes et des micro-invertébrés ont été réalisés au Laboratoire Microorganismes: Génome et Environnement de l'Université Blaise Pascal de Clermont. Les micro-invertébrés et les protistes ont été analysés par Ingrid Defosse. J'ai effectué les dénombrements des bactéries et virus, analysé les résultats et contribué à la rédaction d'un article accepté à la revue Freshwater Biology. Ce travail a débuté lors de mon stage de recherche de Master II à l'Université Blaise Pascal.

Article accepté dans ***Freshwater Biology***

Understory environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems

Olivier Brouard, Régis Céréghino, Bruno Corbara, Céline Leroy, Laurent Pélozuelo, Alain Dejean & Jean-François Carrias

Understory environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems

Olivier BROUARD[1,2], Régis CEREGHINO[3,4*], Bruno CORBARA[1,2], Céline LEROY[5], Laurent PELOZUELO[3,4], Alain DEJEAN[3,5] & Jean-François CARRIAS[1,2]

[1] Clermont Université, Université Blaise Pascal, BP 10448, F-63000 Clermont-Ferrand, France
[2] CNRS, UMR 6023, Laboratoire Microorganismes: Génome et Environnement, F-63177 Aubière, France
[3] Université de Toulouse, INP, UPS EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement), 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France
[4] CNRS, EcoLab, 31062 Toulouse, France
[5] Ecologie des Forêts de Guyane (UMR CNRS 8172), Campus Agronomique, 97379 Kourou cedex, France

SUMMARY

A substantial fraction of the freshwater available in neotropical forests is impounded within the rosettes of bromeliads that form aquatic islands in a terrestrial matrix. The ecosystem functioning of bromeliads is known to be influenced by the composition of the contained community but it is not clear whether bromeliad food webs remain functionally similar against a background of variation in the understory environment.We considered a broad range of environmental conditions, including incident light and incoming litter, and quantified the distribution of a very wide range of freshwater organisms (from viruses to macroinvertebrates) to determine the factors that influence the functional structure of bromeliad food webs in samples taken from 171 tank-bromeliads.We observed a gradient of detritus-based to algal-based food webs from the understory to the overstory. Algae, rotifers and collector and predatory invertebrates dominated bromeliad food webs in exposed areas, whereas filter-feeding insects had their highest densities in shaded forest areas. Viruses, bacteria and fungi showed no clear density patterns. Detritus decomposition is mainly due to microbial activity in understory bromeliads where filter feeders are the main consumers of microbial and particulate organic matter. Algal biomass may exceed bacterial biomass in sun-exposed bromeliads where amounts of detritus were lower but functional diversity was highest.Our results provide evidence that tank-bromeliads, which grow in a broad range of ecological conditions, promote aquatic food-web diversity in neotropical forests. Moreover, although bromeliad ecosystems have been categorized as detritus-based systems in the literature, we show that algal production can support a non-detrital food web in these systems.

Key words: food webs; French Guiana; invertebrates; microorganisms; phytotelmata; rainforest

INTRODUCTION

Bromeliaceae are flowering plants represented by 59 genera and some 2400 species native mainly to the neotropics, with a few species found in the American subtropics and one in West Africa **(Mabberley, 1997)**. The leaves of tank-forming bromeliads are tightly interlocking, forming wells that collect water, leaf litter and other organic detritus. These tanks, or phytotelmata ("plant-held waters"), provide a habitat for aquatic organisms in rainforests where ponds and lakes are naturally scarce. The aquatic food web inhabiting tank-bromeliads consists of micro- and macroinvertebrates (reviewed in **Kitching, 2000**) and microorganisms such as bacteria **(Cochran-Stafira & Ende, 1998)**, algae **(Laessle, 1961; Maguire, 1971)**, fungi and protozoa **(Carrias *et al.*, 2001; Foissner *et al.*, 2003)**. Because they can be exhaustively sampled and contain multiple trophic levels, tank-bromeliads and their aquatic biota have recently proven to be ideal model systems for controlled studies of many basic ecosystem processes **(Srivastava, 2006)**, ranging from the rules by which communities are assembled **(Céréghino *et al.*, 2010, 2011)** to the relationships between diversity and ecosystem function **(Leroy *et al.*, 2009; Srivastava & Bell, 2009)**.

In tank-bromeliads, detritus constitutes a source of nutrients for the aquatic food web as well as for the host plant itself. Debris-chewing invertebrates process incoming litter. Small particles of organic matter, including faeces, are then washed into the plant pools where particulate organic matter (POM) is further processed in the gut of invertebrate collectors and filterers. Dead organisms, litter and faecal particles, which collect in the leaf bases, are utilized by bacteria and other microorganisms. Observations and experimentation have revealed that, at a given site (*i.e.*, a single location), ecosystem functions in bromeliad tanks are strongly influenced by the composition of the community inhabiting them; for instance, nitrogen uptake by the bromeliad is positively influenced by invertebrate species richness **(Leroy *et al.*, 2009)** while predators facilitate nutrient uptake by limiting the emergence of detritivorous insects that would otherwise represent a loss of nitrogen **(Ngai & Srivastava, 2006)**. However, we do not know whether environmental conditions, such as available understory light and incoming litter, determine community structure, and if this in turn determines ecosystem function. Moreover, our understanding of the relationships between food-web structure and environment in bromeliads primarily comes from ecological studies on a target fraction of the food web (*e.g.*, invertebrates, insects, microorganisms excluding components such as bacteria and viruses).

Taxonomic resolution is inevitably very heterogeneous when dealing with many phyla simultaneously, both because compromises must be made to obtain sufficient information to detect the expected biological responses in the various taxa, and due to the cost of obtaining this information (*e.g.*, bacteria *vs.* insects, lack of taxonomic knowledge in tropical areas). Biological traits have the potential to provide additional information on the mechanisms structuring entire communities because they reflect adaptations to environmental characteristics, including spatiotemporal variability and stochasticity **(Townsend & Hildrew, 1994)**. Functional groups (FGs), mostly based on morphological and behavioural adaptations related to food acquisition, aggregate taxa into fewer categories than do species lists **(Bonada *et al.*, 2007)**, thus simplifying *a priori* predictions of the responses of communities to environmental fluctuations.

This study focussed on the tank-bromeliads found in a primary rainforest characteristic of the eastern Amazon. We analysed the functional variability of the aquatic communities extracted from 171 tank-bromeliads ranging from 80 to 420 m above sea level in relation to environmental variables (incident radiation, POM, water volume, position in the host trees). To the best of our knowledge, there is no evidence of species-specific associations between tank-bromeliad species and particular sets of aquatic animals **(Benzing, 1990)**. Instead, when several tank-bromeliads co-occur, the set of plant species present form a metahabitat. Earlier bromeliad studies highlighted the role of habitat characteristics (amount of water, surrounding vegetation) and biological interactions (predation, competition) in shaping species assemblages in these natural microcosms **(Armbruster *et al.*, 2002; Srivastava, 2006)**. Therefore, assuming that the bromeliads that grow in the forest understory collect leaf litter and nutrients leached from the canopy, we predicted that their detritus-based food webs rely on high abundances of microbial decomposers such as bacteria and/or fungi. Conversely, we expected that bromeliads that grow in open areas would collect lower amounts of detritus, but that higher incident light would promote the growth of algae. Subsequently, we predicted that algae in open areas could support a non-detrital food web (in addition to the detrital food web), thus promoting functional diversity at higher trophic levels.

METHODS

Study area

This study was conducted in a primary rainforest characteristic of the eastern Amazon near the Nouragues Tropical Forest Research Station (4°5' N, 52°41' W, French Guiana). The area is totally uninhabited and current anthropogenic disturbance is negligible (see **Sarthou *et al.*, 2009** for a detailed description). The Station is located in the Nouragues Nature Reserve **(Fig. 36)**, 100 km as the crow flies from Cayenne, and 40 km from the nearest village (Regina). The area is delineated by hills (elevation <120 m a.s.l.) and by the Balenfois Mountains (maximum elevation: 460 m a.s.l.). The geology of the area is dominated by two types of substrate: Carribean granite and metavolcanic rocks from the Paramaca series **(Bongers *et al.*, 2001)**. A granitic inselberg dominates the Station (maximum elevation: 420 m a.s.l.).

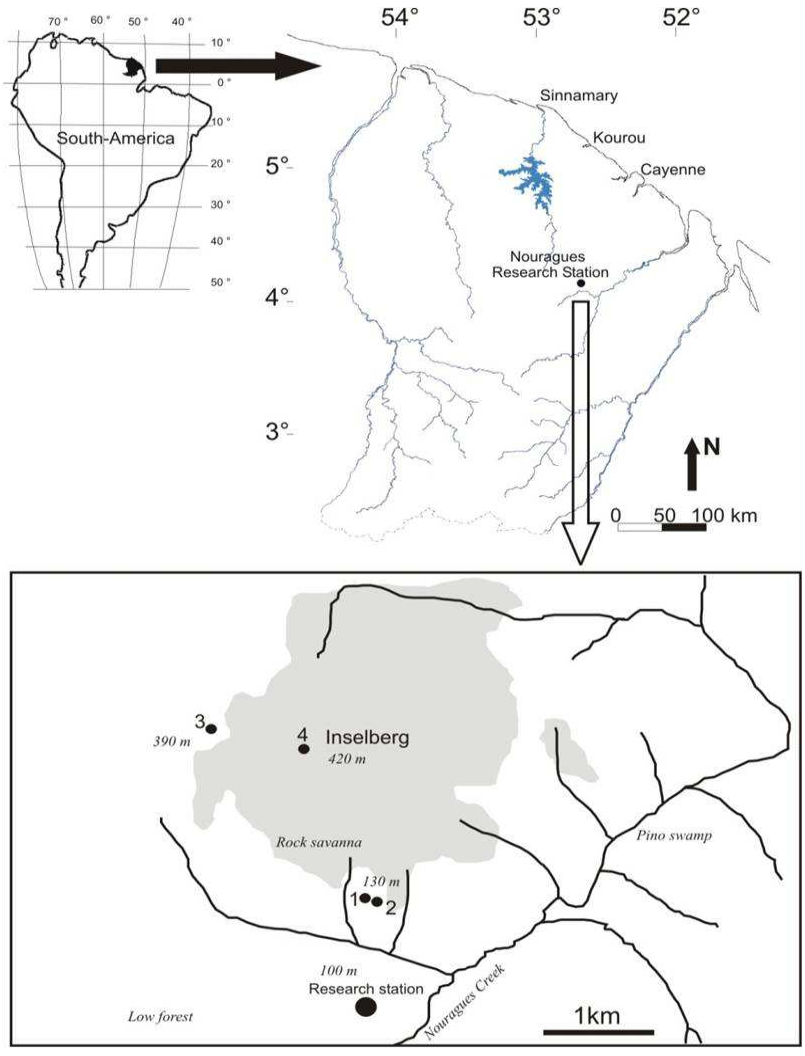


Figure 36. Map of the study area and location of the five sampling sites (1 – 5). The grey area delineates the inselberg (maximum elevation = 430 m a.s.l.).

The vegetation is composed of primary rainforest with small, naturally-occurring stands of palm forest on poorly-drained terrain ("pino swamps"), liana forests (probably indicating past Amerindian slash-and-burn agriculture) and bamboo thickets. On the inselberg, patches of savanna ("rock-savannas") can be found, intermingled with patches of shrubby trees belonging to the Clusiaceae, Myrtaceae and Bombacaceae families **(Sarthou *et al.*, 2003)**. The climate is tropical moist with 3,000 mm of yearly precipitation distributed over 280 days. There is a major drop in rainfall between September and November (the dry season) and another shorter and more irregular dry period in March. The maximum monthly temperature averages 33.5° C (32.1-35.8°C), and the monthly minimum 20.3°C (19.7-21°C).

Field data and techniques

Sampling was carried out over 12 days, from 23 March to 3 April 2006. We selected five sampling sites located along a gradient of elevation above sea level. We chose the six most common bromeliad species among the 24 that are present in the area around the Nouragues Tropical Forest Research Station (see **Bongers *et al.*, 2001** for a species list). *Guzmania lingulata* (L.) Mez was the only tank-bromeliad at site 1 (80 m a.s.l., Nouragues Creek, rainforest). At site 2 (130 m a.s.l., transition forest), *G. lingulata* co-existed with two other common species, namely *Aechmea melinonii* Hooker and *Vriesea pleiosticha* (Grisebach) Gouda. At site 3 (160 m a.s.l.), *Pitcairnia geyskesii* (L. B. Smith) Varadajaran & Gilmartin, was abundant on a plateau situated at the base of the inselberg. Site 4 (390 m a.s.l.) was a forested area where *Vriesea splendens* (Brongniart) Lemaire was the only tank-bromeliad. Finally, *Catopsis berteroniana* (Schultes f.) Mez was restricted to the summit of the granite inselberg (site 5; 420 m a.s.l.), where it grew as an epiphyte on *Clusia minor* shrubs. Overall, 171 bromeliad individuals (*i.e.*, 171 aquatic communities) were sampled. The number of plants sampled per bromeliad species and their main characteristics are provided in **table 2**. To characterize the percentage of total incident radiation above bromeliad species, we used hemispherical photography. Photographs were taken near dusk (to avoid direct sunlight) above every bromeliad. We used a height adjustable tripod and a digital camera (Nikon Coolpix 4600) equipped with a Nikon Fisheye converter lens (FC-E8 0.21X) that provides a 180° canopy view. We analyzed the images using the Gap Light Analyzer (GLA) 2.0 image processing software to calculate the percentage of total incident radiation **(Frazer *et al.*, 1999)**. The percentages of transmitted light are provided in **table 2**.

Table 2. Main characteristics of the 171 plants (6 bromeliad species) that were sampled during the study near the Nouragues station (French Guiana) in 2006, and mean densities (individuals per mL) for the various functional groups.

	G. lingulata	*A. melinonii*	*V. pleiosticha*	*V. splendens*	*P. geyskesii*	*C. berteroniana*
Number of plants sampled per site						
Site 1: rain forest	38	-	-	-	-	-
Site 2: transitional forest	17	30	32	-	-	-
Site 3: inselberg, open area	-	-	-	-	37	-
Site 4: inselberg, forest area	-	-	-	31	-	-
Site 5: summit inselberg, open area	-	-	-	-	-	32
Environmental variables						
Elevation a.s.l. (m)	80-130	130	130	390	160	420
Incident radiation (%, mean±SE)	15.8±2.3	24.2±3.0	24.2±3.0	16.3±3.0	62.3±7.2	72.5±5.8
Elevation above ground (m)	1.5±0.2	0	0.4±0.1	0	0	0.7±0.1
Water volume (mL, mean ±SE)	16.1±9.6	134.0±105.2	71.7±49.8	50.8±27.8	8.3±1.6	40.6±20.2
Total POM (10^4 particulates per mL)	27.2±6.2	13.5±2.6	14.0±2.5	15.6±3.0	8.2±0.02	3.0±0.05
POM<30 µm (%±SE)	75.0±2.2	63.4±13.2	69.1±12.4	69.7±13.4	80.3±20.1	57.4±10.6
POM 30-150 µm (%±SE)	17.8±1.3	20.3±1.9	23.3±4.0	23.1±4.5	15.3±3.8	25.8±4.8
POM 150-300 µm (%±SE)	7.2±1.1	11.3±2.2	8.6±1.5	7.2±1.4	4.4±1.1	16.9±3.1
Functional groups (ind.mL^{-1} ±SE)						
Viruses x 10^7	2.1±0.2	1.2±0.2	1.9±0.3	1.9±0.6	1.8±0.4	1.1±0.2
Bacteria x 10^6	8.6±1.1	6.3±1.2	9.0±1.6	7.5±1.4	9.6±2.4	5.6±1.0
Fungi x 10^2	13.4±6.7	3.1±0.6	7.9±1.4	7.1±1.4	< 1.0	7.3±1.3
Algae x 10^2	10.0±8.1	73.0±14.0	0.4±0.08	7.8±1.5	88.4±22.1	25.3±4.7
Ciliates	< 1.0	<1.0	8.1±8.0	1.0±1.0	< 1.0	2.5±0.5
Rotifers	10±3	26±5	21±4	13±3	221±55	147±27
Insects, filterers	0.15±0.03	0.1±0.01	0.07±0.01	0.08±0.01	-	0.04±0.001
Invertebrates, collectors	0.04±0.01	0.04±0.001	0.03±0.005	0.02±0.01	0.06±0.005	0.08±0.01
Insects, predators	0.05±0.03	0.07±0.01	0.05±0.01	0.1±0.02	-	0.36±0.06

For legal reasons (the Station is located in a protected area), the bromeliads could not be removed from their host trees. Therefore, we used flexible plastic tubes (length 10 – 30 cm, diameter 2 – 5 mm) connected to 50 mL syringes and micropipettes (with the end trimmed to widen the orifice) to sample the water retained in the tanks. The elevation above ground (m) was measured for each plant. We then carefully emptied the wells in each plant by sucking the water out using tubes and pipettes of appropriate dimensions. This technique, although less efficient than plant dissection, has already been successfully used by us and others **(Céréghino *et al*., 2010, 2011; Jocqué *et al*., 2010b)**.). It was used for all of the samples, and most of the water (> 95%) was collected. The water volume extracted (mL) was recorded for each plant. A subsample of 20% of the collected volume was fixed with 4% (final concentration) formaldehyde for enumeration of microorganisms and detrital particles (see below). The remaining water (and its contents) was preserved in 70 % ethanol, and used to sort and count the metazoans.

Laboratory analyses

Subsamples for microbial analyses were gently mixed by inversion and the water removed from the supernatant after a 2-minute sedimentation period for the larger debris. This procedure enabled us to conduct a thorough microscopic inspection of the samples and prevented size-fractionation and the subsequent loss of fragile microorganisms. For the enumeration of viruses and bacteria, 1-mL sub-samples were filtered through 0.02 µm pore size Anodisc filters (Whatman) using cellulose acetate backing filters (1.2 µm pore size) and were stained with SYBR Green I fluorochrome according to the method developed by **Noble & Fuhrman (1998)**. Slides were prepared using the medium Citifluor (Citifluor, London, UK) amended with approximately 20% (v/v) of Vecta Shield (Vector Laboratories), resulting in a highly stable fluorescence of the fluorochrome. The slides were stored at – 20°C before counting. Bacteria were distinguished from virus-like particles on the basis of their relative size and brightness through 40-60 fields of view using an epifluorescence microscope (Leica DC 300F model) at 1250 x magnification. The abundances of algae, fungi, ciliates and rotifers were estimated from settled samples **(Utermöhl, 1958)** using an inverted Leitz Fluovert FU microscope at 500 x magnification by scanning the entire chamber area. Samples with a high detrital particle content were diluted and total counts were pooled from triplicate subsamples. The abundance of fungi must be considered a density index rather than a real estimate because

only the spore stages (conidia) were considered. POM (*i.e.*, detrital particles <300µm) were also counted from settled samples using the inverted microscope through 30-50 microscopic view settings and separated into three size classes (< 30 µm, 30-150 µm and 150-300 µm). We used particle counts instead of mass because size-fractionation by filtration was not possible with the smallest samples where most of the water permeates the detritus (*e.g.*, *P. geyskesii*, *G. lingulata*).

Macroinverbrates were keyed to genus or morphospecies and counted under a stereomicroscope. They were then partitioned into FGs inspired by the work of **Merritt & Cummins (1996)**. We also relied on the information available in **Kitching (2000)** for phytotelm organisms. These FGs were: filterers (sift fine particulates, including living microorganisms, from the column of water); collectors (gather fine particulates of organic matter from the accumulated debris); and predators (feed on other animals). The macroinvertebrates were largely dominated by aquatic insects. Other taxa included oligochaetes that were assigned to the collectors. After counting all organisms, density was expressed as the number of individuals per unit volume of water (ind.mL^{-1}). It is worth noting that *Dendrobates ventrimaculatus* (Shreve 1935) adults and tadpoles (amphibians) were found in *A. melinonii*, *V. splendens* and *V. pleiosticha*. However, because of their rarity, these organisms were not added to the analyses in this study.

Data analysis

The relationships between all of the environmental variables, bromeliads and abundance of FGs were examined using multivariate ordination. The environmental variables were elevation a.s.l. (m), incident radiation (%), elevation above ground (on the host tree, m), water volume (mL), POM< 30 µm (%), POM 30-150 µm (%), POM 150-300 µm (%), and total POM present in the water (number of particulates per mL). Host tree was not included as a factor in our analysis because it was generally confounded by species of bromeliad (*e.g.*, all *C. berteroniana* on *Clusia minor*, *A. melinonii*, *V. splendens* and *P. geyskesii* rooted on the soil). Organism abundance data were log (n+1) transformed prior to analysis. An initial Detrended Correspondence Analysis (DCA) in CANOCO v4.5 showed that a linear model was the most applicable because of low species turnover (gradient = 0.548) along Axis 1 **(Lepš & Šmilauer, 2003)**; thereafter, a Redundancy Analysis (RDA) was used to examine functional group relationships with bromeliads and with the eight environmental variables.

Forward selection was employed to test which of the eight environmental variables explained significant ($P < 0.05$) proportions of the species variance. The significance of explanatory variables was tested against 500 Monte Carlo permutations.

RESULTS

Axes 1 and 2 of the RDA accounted for 28.7% of the total species variance and 98% of the FG–environment relationship **(Fig. 37)**.

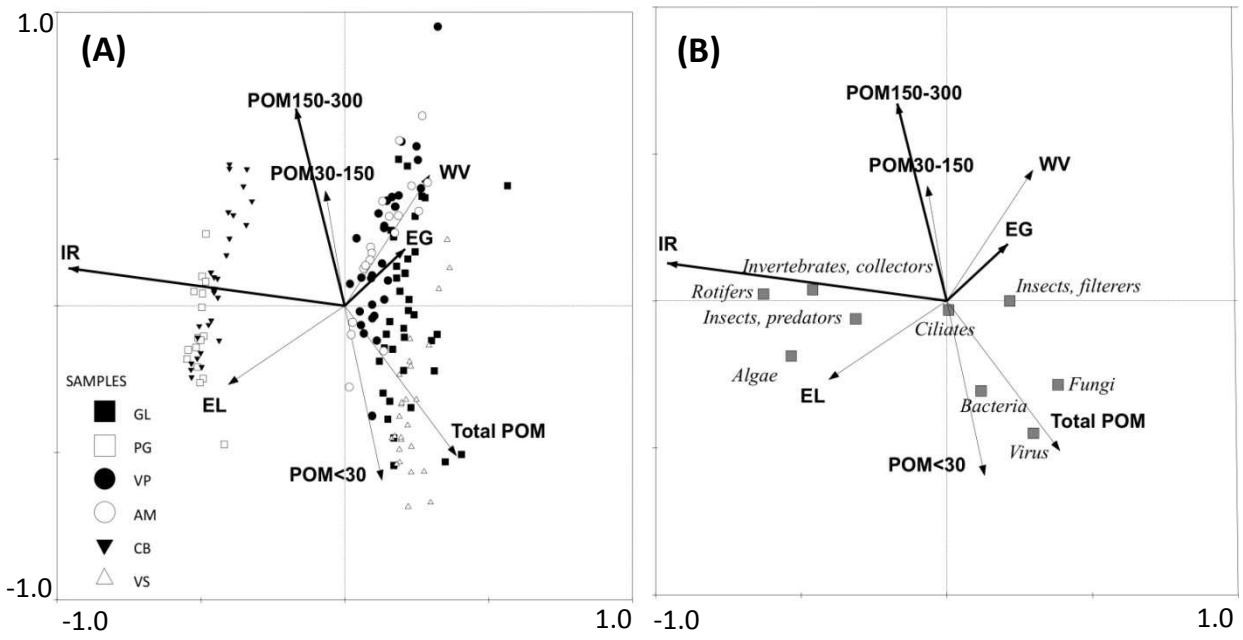


Figure 37. Redundancy analysis (RDA) biplots. **(A)** Bromeliads and environmental variables. Environmental variables are represented as vectors; directions show the gradients, arrow length represents the strengths of the variables on the ordination space. Abbreviations are used to identify the bromeliad species (GL= *Guzmania lingulata* ; PG= *Pitcairnia geyskesii* ; VP= *Vriesea pleiosticha* ; AM= *Aechmea melinonii* ; CB= *Catopsis berteroniana* ; VS= *Vriesea splendens*.). **(B)** distribution of microbial and metazoan functional groups in ordination space. Abbreviations for environmental variables in panels (a) and (b) are: EG= elevation above ground (m); EL= elevation above sea level (m); IR= percentage of total incident radiation above the bromeliads; WV= water volume (mL); Total POM= amount of particulate organic matter (number of particles mL); POM< 30, POM 30-150 and POM 150-300= percentage of particles < 30, 30-150 and 150-300 µm in size. Variables explaining a significant ($P<0.05$) proportion of the functional group variance are represented by bold arrows.

Eigenvalues for Axes 1 and 2 were 0.23 and 0.05, respectively. Functional group–environment correlations were 0.667 for Axis 1 and 0.426 for Axis 2. Forward selection identified three variables as explaining a significant amount of the FG variance (bold arrows in **Fig. 37A**): incident radiation (P = 0.002), percentage of 150-300 µm POM (P= 0.006) and elevation above ground (P = 0 .04). Incident radiation accounted for the greatest proportion of total canonical eigenvalues (22%; F = 42.38; P = 0.002).

The scatterplot of the RDA segregated two subsets of bromeliads along Axis 1 according to their environmental context, namely forest sites (understory, low incident radiation, right part of the scatterplot), and the inselberg (overstory, high incident radiation, left part of the scatterplot) **(Fig. 37A)**. Axis 1 thus displayed a gradient of habitat openness with incident radiation ranging from 15 to 24% and from 62 to 72% in closed and open areas, respectively **(Table 2)**. Axis 2 represented a gradient of POM size [from small (bottom) to large (top)], and, to a lesser extent, a gradient of elevation above the ground [from low (bottom) to high (top)]. In other words, regardless of their location and species, all of the bromeliads were likely to bear small to large amounts of large POM (150-300 µm), but bromeliads at higher elevations in the host trees tended to have larger proportions of large POM. *Guzmania lingulata*, *V. pleiosticha* and *C. berteroniana* contributed to this pattern because they were epiphytes, whereas other bromeliads were rooted on the soil **(Table 2)**.

Algae, rotifers, collectors and predators dominated the bromeliad food web in exposed areas of the inselberg, whereas filterers had their highest densities at forest sites **(Fig. 37B; Table 2)**. More specifically, algal densities reached 88.4 x 10^2 ±22.1 x 10^2 and 25.3 x 10^2 ±4.7 x 10^2 ind.mL^{-1} in *P. geyskesii* and *C. berteroniana*, respectively. *Bumilleriopsis* (Xanthophyceae) dominated the algal assemblage in this area. Algae were apparently abundant in understory *A. melinonii* bromeliads (forest), but this was due to very high numbers of mixotrophic Euglenophyceae (*Phacus* sp. combining autotrophic and heterotrophic nutrition, mean = 72.9 x 10^2 ±14.0 x 10^2 ind.mL^{-1}). Rotifer density was 5 to 20 times higher in the exposed than in the shaded bromeliads. A small bdelloid from the genus *Habrotrocha* (60 µm in length) was the numerically dominant species. Predatory insects (*e.g.*, Veliidae heteropterans, Coenagrionidae odonates, *Toxorhynchites* culicids) and invertebrate collectors [*e.g.*, Chironominae and *Tanytarsus* chironomids, and *Aulophorus superterrenus* (Michaelsen, 1912) Oligochaetes] were 3 times and 1.5 to 2 times more abundant in the exposed than in the shaded bromeliads, respectively **(Table 2)**. Conversely, filter-feeding insects (*Wyeomyia* and *Culex* mosquito larvae) were on average 2 to 3 times more abundant in understory bromeliads. Microorganisms such as viruses, bacteria and fungi did not show any

clear density patterns among the bromeliads **(Table 2)**; however, their densities clearly increased along a gradient of a decreasing percentage of large POM (150-300 µm) in the tanks **(Fig. 37B)**. Ciliates (*Colpoda* sp.) were found in a few plants at low densities, at both open and closed sites.

DISCUSSION

Up to 90% of all primary productivity may enter food webs as dead organic matter or detritus (Moore *et al*., 2004). In aquatic ecosystems in general, detrital inputs form a strong trophic link between plant production, decomposer microorganisms and larger metazoan detritivores and their predators. The nature and extent of the vegetation that surrounds these systems therefore has a strong influence on food-web structure through food quality and availability.

In neotropical forests, a substantial fraction of the freshwater available is impounded within the rosettes of bromeliads that form freshwater islands (*i.e.*, a metahabitat) in a terrestrial matrix. The 171 freshwater communities extracted from six tank-bromeliad species were subject to a wide range of environmental conditions. The first two axes of our RDA explained 98% of the functional groups–environment relationship, using a limited number of variables. This allows us to provide quantitative data on the distribution of a very wide range of freshwater organisms in rainforests, and to determine the major factors that influence the functional structure of phytotelm food webs.

A key result of our study is that incident radiation, vertical position on the host trees, and POM size (a series of indicators of habitat openness) explain significant differences in the functional structure of bromeliad food webs in forest environments and, to a lesser extent, between individual bromeliads located at the same site (*e.g.*, epiphytic *vs.* soil bromeliads). Previous studies concluded that water volume (an indicator of habitat size) and the total amount of POM (an indicator of available food at the base of the food web) play key roles in shaping community composition in water-filled bromeliads **(Armbruster *et al*., 2002; Jabiol *et al*., 2009)**. Overall, we note that tank-bromeliads show a gradient of detritus-based to algal-based food webs from understory to overstory. Our results were used to draw diagrammatic representations of these food webs **(Fig. 38)**. This conceptual framework highlights the dominant taxa and energy pathways, and is discussed below.

Tank-bromeliads growing in the forest understory had higher amounts of detritus in their tanks and displayed higher abundances of filter-feeding insects, while densities of bacteria and fungi increased along a gradient of decreasing POM size. This suggests that leaf-litter breakdown by fungi promotes bacterial growth by increasing the surface area for colonization **(Allan, 1995; Sigee, 2005)**. Microbial activities are also known to enhance leaf palatability for shredding invertebrates, while microbial decomposition may be facilitated by the fragmentation of detritus by insects **(Gessner *et al.*, 1999)**. In our study, the metazoan consumers were largely consumers of bacteria and fungi rather than direct shredders of leaf material. This suggests that POM decomposition is mainly the result of microbial activity in understory bromeliads, and that microbial and POM consumers are mainly represented by filter feeders in these plants.

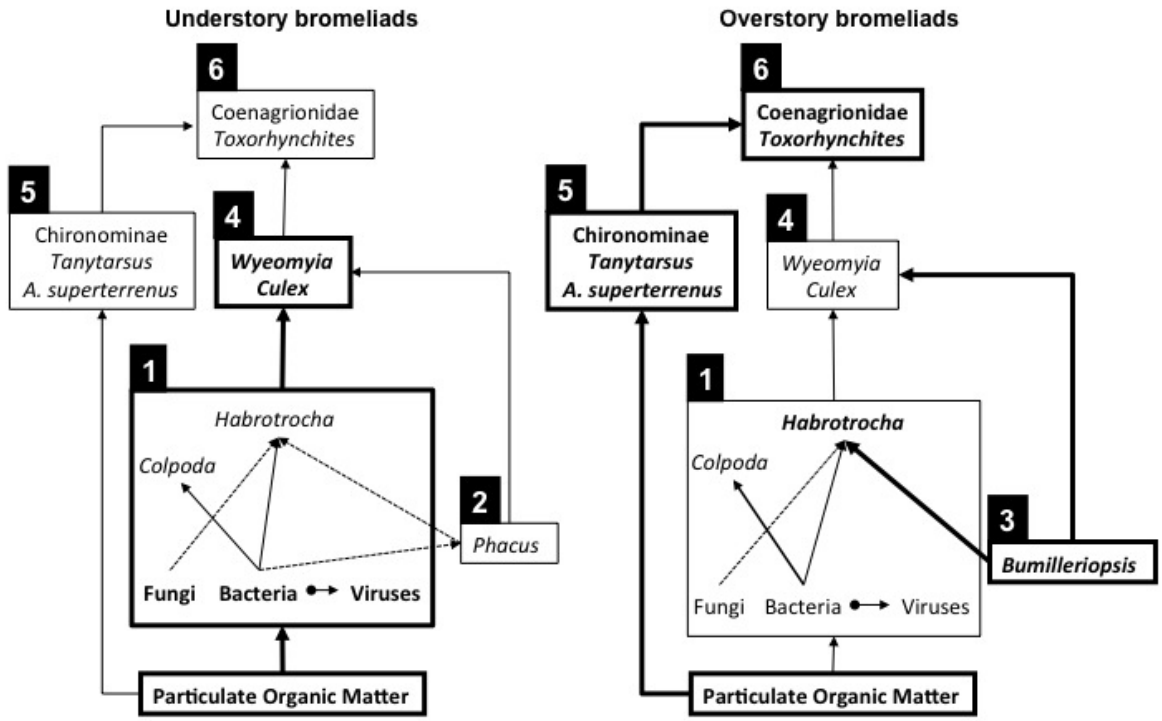


Figure 38. Diagrammatic representations of the detrital food web (understory bromeliads, forest sites) and the detrital-algal based food web (overstory bromeliads, sun-exposed areas). The numerically dominant organisms are grouped by functional groups (1-6), and arrows show the proposed energy pathways. Bold characters/boxes indicate higher density, and arrow thickness indicates differences in the strength of the relationships. 1 = Heterotrophic microorganisms, 2 = mixotrophic microorganisms, 3 = autotrophic microorganisms, 4 = filter-feeding insects, 5 = macroinvertebrate collectors, 6 = predatory insects.

Abundances of algae, rotifers, collector and predatory invertebrates increased with greater exposure of the plants to sunlight and lower amounts of detritus on the inselberg. Algae were observed in the earliest limnological studies of tank-bromeliads, especially in plants in the canopy that are exposed to direct sunlight **(Maguire, 1971)**. **Laessle (1961)** only found algae in bromeliads on open, rocky outcrops in Jamaica. More recent research on bromeliad phytotelmata has frequently ignored algae (but see **Brouard *et al*., 2011; Marino *et al*., 2011**). The current paradigm is that these freshwater microcosms sequester and recycle nutrients to the bromeliad and therefore, if algae are present and abundant, they should be competing with the bromeliad for dissolved inorganic nutrients. Nitrogen, rather than phosphorus, limits the productivity of bromeliads **(Ngai & Srivastava, 2006)**. Ammonium (NH_4^+) is the primary source of nitrogen for the bromeliad **(Inselsbacher *et al*., 2007)**, as well as for algae **(Sigee, 2005)**. Ultimately, both algae and collector and filter-feeding invertebrates could form a nitrogen sink in tank-bromeliads. Thus, the high algal density and biomass in exposed bromeliads suggests a trade-off between carbon (light) and nutrient availability. The interactions between bromeliads and algae remain poorly understood **(Marino *et al*., 2011)**, and further investigations are needed to accurately determine the implications of algae as nutrient competitors of tank-bromeliads. Information on nutrient uptake by freshwater algae comes from studies of taxa isolated from rivers, lakes and other large ecosystems **(Sigee, 2005)**, while the metabolism of bromeliad-dwelling algae is largely unknown. Moreover, mixotrophic Euglenophyceae that are frequent in bromeliads are able to absorb organic rather than inorganic nitrogen.

Based on cell volume, we estimate that algal biomass might exceed bacterial biomass in some of the exposed bromeliads: algae represented 22.1 % (range: 1.6 – 104.4 %) and 8.5 % (0 – 114.1 %) of the bacterial biomass in *P. geyskesii* and *C. berteroniana*, respectively. Their role in nutrient cycling as primary producers and prey for metazoan grazers is therefore potentially important, especially in *C. berteroniana* where amounts of POM are low compared to understory bromeliads, but where functional diversity is the highest. The same is true of some understory bromeliads (*A. melinonii* in our study) that support large numbers of mixotrophic Euglenophyceae. *Pitcairnia geyskesii* was located in sun-exposed areas but hosted the highest algal densities and did not contain fungi, filterers or predators. This particular situation is certainly linked to the vegetative traits of this bromeliad which has very narrow leaves and impounds very small volumes of water (8 mL per plant on average), though exposed to a high level of incident light.

Given the small size of the tanks, it is likely that congruent patterns in functional group distributions were also generated through biotic interactions. Most viruses, for instance, are bacteriophages **(Fuhrman & Suttle, 1993; Weinbauer & Höfle, 1998)** and have patterns that are congruent with bacteria **(Weinbauer, 2004)**. This is also true for tank-bromeliads (this study). The ubiquity and abundance of viruses (10^4 to 10^8 particulates.mL^{-1} in lakes according to **Bettarel *et al*. 2003**; 1.1x 10^7 to 2.1 x 10^7 particulates.mL^{-1} in the bromeliads that we studied) suggest that they are heavily involved in the dynamics and functioning of bromeliad food webs. Finally, we did not find clear density patterns for viruses, bacteria or fungi. It should be noted that there are certainly several taxa present within each of these groups, but taxonomic limitations prevented us from obtaining more precise data that would be useful to bring out more specific patterns for the microbial components of the bromeliad food web.

In conclusion, our study provides evidence that tank-bromeliads, which span a broad range of ecological conditions, promote the diversity of aquatic food webs in neotropical forests. The taxonomic composition of the bromeliad food web primarily depends on the plants' vegetative traits (*i.e.*, size, leaf display) **(Montero et al., 2010; Céréghino *et al*., 2011)**, but its functional structure is mainly driven by the surrounding environment (this study). Although detritus is a main source of energy in closed forests **(Benzing, 2000)**, recent bromeliad research has shown that the role of algae as a potential energy source in open habitats is also a topic of interest **(Brouard *et al*., 2011; Marino *et al*., 2011)**. Our results therefore shed new light on the ecology of bromeliad ecosystems, which are usually categorized as detritus-based systems, but where algal production can certainly form the basis of a non-detrital food web.

ACKNOWLEDGEMENTS

Financial support for this study was provided by the *Programme Amazonie II* of the French *Centre National de la Recherche Scientifique* (Project 2ID), and the *Programme Convergence* 2007-2013 (*Région Guyane*) from the European Community (Project DEGA). The English text was proofread by Andrea Yockey-Dejean. Two anonymous reviewers provided insightful comments on an earlier version of this paper.

PUBLICATION 2 : IMPORTANCE DES ALGUES DANS LA CHAÎNE ALIMENTAIRE DÉTRITIQUE DES BROMÉLIACÉES

Préambule

Les Broméliacées à réservoirs, et les phytotelmes d'une manière générale, sont des systèmes basés sur la décomposition de la matière organique **(Benzing, 2000**) et au sein desquels les producteurs primaires sont considérés comme absents (**Cochran-Stafira & von Ende, 1998; Butler *et al*., 2008)**. Or, nos premiers travaux ont clairement mis en évidence la présence d'algues au sein des réservoirs des Broméliacées, avec des abondances parfois importantes.

En conséquence, l'objectif de ce travail a été d'analyser précisément l'importance des algues (abondance et biomasse) au sein des communautés microbiennes de Broméliacées se répartissant selon un gradient de conditions lumineuses et d'évaluer l'impact des prédateurs de micro-organismes sur ces algues. La distribution des algues et des autres communautés microbiennes a été analysée dans 55 réservoirs de Broméliacées appartenant à 5 espèces (*Guzmania lingulata, Vriesea pleiosticha, Aechmea bromeliifolia, Vriesea splendens* et *Catopsis berteroniana*) en considérant à la fois la distribution intra- (entre le réservoir central et les réservoirs périphériques d'une même plante) et inter-plantes. Par une biomanipulation des communautés aquatiques, nous avons évalué l'impact des larves filtreuses de moustiques sur les algues et les autres communautés de micro-organismes vivant dans les réservoirs de la plante la plus exposée, *Catopsis berteroniana*.

Nos résultats montrent qu'au sein d'une même plante, la variabilité entre les réservoirs reste faible voir inexistante, tant pour les paramètres physico-chimiques que pour la structure des communautés microbiennes. Les algues sont présentes chez toutes les espèces de Broméliacées et leur densité augmente avec l'intensité lumineuse. Elles représentent une importante source de carbone dans les plantes les plus exposées et forment une part importante du régime alimentaire des larves de moustiques.

J'ai réalisé l'ensemble des analyses (dénombrements, mesures) des micro-organismes et des micro-invertébrés au Laboratoire Microorganismes: Génome et Environnement. J'ai aussi effectué les analyses statistiques des résultats et contribué à la rédaction de l'article.

*Article paru dans **PLoS ONE** (2011): 6(5): e20129.*

Are algae relevant to the detritus-based food web in tank-bromeliads?

Olivier Brouard, Anne-Hélène Le jeune, Céline Leroy, Régis Céréghino, Olivier Roux, Laurent Pélozuelo, Alain Dejean, Bruno Corbara & Jean-François Carrias

Are algae relevant to the detritus-based food web in tank-bromeliads?

Olivier BROUARD[1], Anne-Hélène LE JEUNE[1], Céline LEROY[2], Régis CEREGHINO[3], Olivier ROUX[2], Laurent PELOZUELO[3], Alain DEJEAN[2], Bruno CORBARA[1] & Jean-François CARRIAS[1*]

[1]LMGE, Laboratoire Microorganismes: Génome et Environnement, Université Blaise Pascal, UMR CNRS 6023, 24 avenue des Landais, BP 80026, F-63171 Aubière, France
[2]Ecologie des Forêts de Guyane, UMR CNRS 8172, Campus Agronomique, 97379 Kourou cedex, France
[3]EcoLab, Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle, Université Paul Sabatier, UMR CNRS 5245, Bat 4R3, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex 9, France

ABSTRACT

We assessed the occurrence of algae in five species of tank-bromeliads encountered in contrasting environmental sites in a neotropical primary rainforest around the Nouragues Research Station, French Guiana. The distributions of both algal abundance and biomass were examined according to physical parameters, morphological characteristics of bromeliad species and in regard to the structure of other aquatic microbial communities held in tanks. Algae were retrieved in all bromeliad species with mean densities ranging from ~10^2 to 10^4 cells.mL^{-1}. Their biomass was positively correlated to light exposure and bacterial biomass. Based on carbon content, algae represented a tiny component of the detrital food web in shaded bromeliads but accounted for up to 30 percent of living microbial carbon in tanks of *Catopsis berteroniana*, located in a high-light exposure area. Thus, while nutrient supplies are believed to originate from wind-borne particles and trapped insects (*i.e.*, allochtonous organic matter), our results indicate that primary producers (*i.e.*, autochtonous organic matter) are relevant in this insectivorous bromeliad**.** Using a 24-h incubation of size-fractionated and manipulated samples from this plant, we evaluated the impact of mosquito foraging on algae, other microorganisms and rotifers. The prey assemblages were greatly altered by the predation of mosquito larvae. Grazing losses indicated that the dominant algal taxon, *Bumilleriopsis* sp., like protozoa and rotifers, is a significant part of the diet of mosquito larvae. We conclude that algae are a relevant functional community of the aquatic food web in *C. berteroniana* and might form the basis of a complementary non-detrital food web.

Key words: algae; aquatic food web; Bromeliaceae; French Guiana; phytotelmata; rainforest.

INTRODUCTION

Bromeliads (Bromeliaceae) are common flowering plants in the neotropics **(Benzing, 2000)** and the majority of bromeliad species have tightly-interlocking leaves that impound water in a central cup, and leaf axils forming a phytotelm ("plant-held water"). About half of phytotelm plants in tropical America are tank-bromeliads **(Fish, 1983)**, and their collective diversity and density forms an important fragmented aquatic ecosystem that provides habitat, breeding space and food for diverse organisms **(Benzing, 2000; Kitching, 2000)**. The watertight cavities of tank-bromeliads receive leaf litter and wind-borne particles that constitute a source of nutrients for both aquatic food web and bromeliad **(Ngai & Srivastava, 2006)**. Dead organisms, particulate organic matter (POM) and faecal particles collect in the leaf bases, are utilized by bacteria and other microorganisms which are then preyed on by larger invertebrates **(Maguire, 1971; Frank, 1983)**.

Most of our current knowledge on the microbial communities inhabiting phytotelmata comes from work on the North-American pitcher plant *Sarracenia purpurea* **(Addicott, 1974; Cochran-Stafira & von Ende, 1998; Miller *et al*., 2002; Trzcinski *et al*., 2005b; Gotelli & Ellison, 2006; Butler *et al*., 2008)**. Bacteria form the first trophic level exploiting small organic matter and nutrients. Protozoa and rotifers feeding on bacteria constitute the first predatory level. This detrital microbial food web is largely controlled by filtering mosquito larvae **(Addicott, 1974; Cochran-Stafira & von Ende, 1998)** and lacks primary producers (**Cochran-Stafira & von Ende, 1998; Butler *et al*., 2008)**. A significant algal community was, however, found growing in the pitchers of an allochtonous population of *S. purpurea* studied in Europe **(Gebühr *et al*., 2006)**, suggesting that algae might constitute an important food source for the predators and an indirect nutrient supply for the plant. Nevertheless, algae seem to be insignificant in pitchers of *S. purpurea* populations in North America. The earliest limnological studies of tank-bromeliads reported algae **(Maguire, 1971; Laessle, 1961)**, although without providing quantitative data. The occurrence of phototrophic microorganisms in bromeliad ecosystems raises the question of algal contribution to organic carbon sources for the food web.

Tank-bromeliads are major development sites for aquatic invertebrates in neotropical forest **(Benzing, 2000)**. Their associated aquatic biota form valuable model systems for food web studies combining the advantages of field studies and microcosms **(Kitching, 2000; Srivastava *et al*., 2004)**. Surveys on the aquatic food webs of tank-bromeliads have mainly

focused on macro-organisms, especially mosquito larvae **(Fish, 1983; Frank, 1983; Frank & Lounibos, 2009)**, leaving the microbial communities under-studied **(Kikkawa, 2001; Carrias *et al*., 2001)**. Although it is of general acceptance that bromeliad food web relies on heterotrophic microbial pathway, we hypothesized that algae would increase with increasing light exposure of the plants, leading to the existence of an autotrophic pathway. Because of the wide diversity of habitats colonized by tank-bromeliads in the primary Eastern-Amazon rainforest, we investigated the relative contribution of algae to tank-bromeliad food web in contrasting sites differing in elevation and forest structure. Emphasis was given to the importance of algal within microbial communities and according to position of foliar chambers, plant species, and changes in abiotic factors. We also ran experiments to evaluate the importance of metazoan mosquito larvae in the top-down control of algae and other organism groups inhabiting the most sun-exposed plant.

METHODS

Ethics Statement

This study was conducted according to relevant national and international guidelines.

Study site

The study was conducted in a primary rainforest characteristic of the Eastern Amazon, around the Nouragues Tropical Forest Research Station (4°5’ N, 52°41’ W, French Guiana). The area is totally uninhabited, and anthropogenic disturbance is almost nil. The Nouragues Station is located in the Nouragues Natural Reserve **(Fig. 36)** 100 km from Cayenne and 40 km from the nearest village (Regina). The area is delineated by hills (elevation < 120 m asl) and by the Balenfois mountains (maximum elevation: 460 m asl). A granite inselberg dominates the Nouragues Station (maximum elevation: 420 m asl). The vegetation is composed of primary rainforest with small, naturally-occurring stands of palm forest on poorly-drained terrain (“pino swamps”), liana forests, and bamboo thickets. On the inselberg, relictual patches of savanna (“rock-savannas”) can be found intermingled with patches of shrubby trees belonging to the Clusiaceae, Myrtaceaea and Bombacaceae families **(Sarthou *et al*., 2003)**. Climate is tropical moist, with 3,000 mm of annual precipitation distributed over 280 days. There is a major drop in rainfall between September and November (dry season) and another shorter and more irregular dry period in March. The maximum and minimum monthly temperatures average 33.5°C (32.1-35.8°C) and 20.3°C (19.7-21°C), respectively.

Sampling and field data

Field data acquisition and sampling was carried out in the April 2008 rainy season. We selected five bromeliad species located in four different stations from two sites around the Nouragues Station **(Table 3)**. Sample collections necessary to scientific research is authorized by the Nouragues Field Station Scientific Board, provided that their impact upon the environment is considered as being negligible (see guidelines at **http://www.nouragues.cnrs.fr/GB-collections.html**).

Table 3. Main characteristics of the five bromeliads species sampled during the study at the Nouragues station (French Guiana) in April 2008. Stars indicate significant differences after Kruskal-Wallis test (**P* < 0.05, ***P* < 0.01, ****P* < 0.001). Values sharing a letter are not significantly different (Mann-Whitney pairwise comparisons, *P* > 0.05). For pH and temperature differences refer to plant species.

Sites	**Transitional forest**			**Inselberg**	
Stations	**N° 1: Shaded forest**	**N° 2: Tree gap**		**N° 3: Forested area**	**N° 4: Open area**
Elevation (m)	130	130		390	420
Light (%)***	15.8 ± 2.8^{a}	24.2 ± 3.1^{b}		16.3 ± 3.4^{a}	72.5 ± 13.3^{c}
Species	*G. lingulata*	*V. pleiosticha*	*A. bromeliifolia*	*V. splendens*	*C. berteroniana*[δ]
Life form	Epiphytic & epilithic	Epiphytic & epilithic	Epiphytic & epilithic	Epiphytic & terrestrial	Epiphytic
Reservoir					
Diameter (cm)**	2.8 ± 0.5^{c}	11.1 ± 3.9^{ab}	5.8 ± 1.1^{a}	11.3 ± 0.6^{bd}	2.7 ± 0.3^{cd}
Height (cm)*	7.3 ± 0.9^{c}	19.2 ± 8.5^{abc}	12.9 ± 3.4^{b}	17.0 ± 1^{bc}	7.0 ± 1.5^{ac}
pH					
Central pool*	5.9 ± 0.1^{ac}	4.9 ± 0.4^{b}	5.3 ± 0.2^{bc}	5.5 ± 0.3^{abc}	6.3 ± 0.7^{c}
Outer axils	5.4 ± 0.5^{a}	5.3 ± 0.2^{a}	5.4 ± 0.2^{a}	5.3 ± 0.3^{a}	5.5 ± 0.8^{a}
T (°C)					
Central pool*	26.4 ± 0.5^{ac}	24.3 ± 0.5^{b}	25.6 ± 0.4^{a}	23.1 ± 0.2^{c}	25.1 ± 0.9^{abc}
Outer axils***	26.0 ± 0.3^{a}	24.1 ± 0.5^{b}	25.9 ± 0.2^{a}	23.1 ± 0.2^{c}	25.5 ± 1.2^{abc}

[δ] insectivorous taxon

In accordance with these guidelines, we used a non-destructive sampling technique to extract the water contained in the plants (*i.e.* bromeliads were not harvested, nor dismantled - see sampling technique below). *Guzmania lingulata* (L.) Mez, *Vriesea pleiosticha* (Grisebach) Gouda and *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker were situated in a transitional forest at 130 m asl while *Vriesea splendens* (Brongniart) Lemaire was situated in a forested area on the inselberg at 390 m asl **(Table 3; Fig. 39)**. *Catopsis berteroniana* (Schultes f.) Mez was

restricted to the summit of the inselberg (420 m asl, above the tree-line), where it was an epiphyte on *Clusia minor* shrubs. We only considered mature bromeliads at the end of the plant lifecycle flowering stage to avoid bias from ontogenetic gradients in our analyses.

Figure 39. The five species of tank-bromeliads (**A** = *Guzmania lingulata*, **B** = *Vriesea pleiosticha*, **C** = *Aechmea bromeliifolia*, **D** = *Vriesea splendens*, **E** = *Catopsis berteroniana*) sampled during this study around the Nouragues Tropical Forest Research Station.

The intensity of transmitted light on bromeliads was evaluated using hemispherical photography. Photographs were taken near dusk to avoid direct sunlight, and from three to four positions on each bromeliad patch. A fisheye converter lens (Nikon, FC-E8 0.21X) mounted on a digital camera (Nikon Coolpix 4500) was used to provide a 180° canopy view.

Digital images were analyzed with Gap Light Analyzer (GLA) 2.0 image processing software to calculate the percentage of total incident radiation **(Frazer *et al.*, 1999)**.

As the bromeliads could not be removed from host trees for legal reasons (the sites are located in a protected area), aquatic communities were sampled by collecting the water retained in the tanks. We sampled a total of 55 tanks from 22 different plants belonging to five bromeliad species. For each plant (3 to 5 individuals from each species), the central pool and one or two tanks in the outer axils were sampled. Prior to sampling, temperature (°C) and pH were measured in each tank using an EcoScan meter and probe (Eutech Instruments Pte Ltd/Oakton Instruments). Reservoir height and diameter (two random measurements at 90°) were recorded. Water samples were collected in a 5-mL automatic pipette, filtered through an 150-µm pore-size nylon screen, and immediately fixed with 4 percent (final concentration) formaldehyde in 15-mL plastic tubes (Falcon®). Sample collection, temperature and pH measurements were carried out from 11 h to 14 h to reduce daily variability.

Microbial Communities' structures

Algae and heterotrophic nanoflagellates (HNF) were counted under epifluorescence microcopy. Subsamples of 1-5 mL were stained with primulin **(Caron, 1983)**, collected onto 0.8 µm pore-size black Nuclepore filters, mounted with oil between a glass slide and a cover slip, and then stored at –20°C until counting was performed. Slides were examined under UV light (340-380 nm) at x1100 magnification on a Leica DC 300F epifluorescence microscope. Pigmented protists were distinguished by detection of the red autofluorescence of chlorophyll *a* under blue light (450-490 nm) excitation. Counts of heterotrophic bacteria were performed using a FACSCalibur flow cytometer (Becton Dickinson). One mL subsamples were filtered through a 10 µm pore-size nylon screen to remove the largest organic particles which can obstruct the cytometer. 5 µL of the filtrate was then shifted in appropriate tubes for flow cytometry (Falcon®, dimension 12 x 75mm), diluted in 445 µL (0.02 µm filtered) TE buffer (20 mM Tris-Cl and 2 mM EDTA, pH 8) and incubated with 5µL SYBR Green I (10^{-2} dilution of the commercial stock solution; Molecular Probes) for 15 minutes. Subsamples of 2-10 mL were settled in plankton chambers to count ciliated protozoa. Counts were performed under an inverted Leitz Laborlux microscope equipped with an image analyzer at x500 magnification by scanning the whole chamber area. Ciliates were classified according to dimensions and body shape.

Biomasses of microbial communities were estimated from the mean volume of bacteria and each algal and protozoan taxon based on appropriate geometric shapes. A mean bacterial biovolume of 1.6 μm^3 was calculated from microscopic analysis of a total of 20 samples. Total volume of algae, flagellates and ciliates was calculated by summing the individual volume of each taxon. Carbon content was then estimated using carbon-volume conversion factors. We considered that 10^6 μm^3 = 1 µg (wet weight) and assumed that organic cell carbon represents 12 percent of wet weight biomass for algae **(Carrias *et al.*, 1998)**. Carbon content of other microbial communities was calculated assuming 204 fgC μm^{-3} for bacteria **(Loferer-Krößbacher *et al.*, 1998)**, 200 fgC μm^{-3} for flagellates **(Børsheim *et al.*, 1987)** and 190 fgC μm^{-3} for ciliates **(Putt & Stoecker, 1989)**.

Evaluation of mosquito larvae impact on aquatic communities

The fluid from the tanks of several *Catopsis berteroniana* was pooled into a large plastic container for a total volume of 600 mL, and kept at ambient temperature during 24 h at the Nouragues Station before the start of the experiment. The entire volume was then filtered through a 150-µm pore-size nylon screen to remove the largest organic particles and collect large metazoans. Control tests indicated that rotifers and microorganisms (bacteria, HNF, ciliates and microalgae) were not removed by filtration through the 150-µm screen, and were thus all present in the water for subsequent experiments. Larvae were collected from various bromeliads near the field station, then sorted and identified to morphospecies under a binocular microscope. Individuals belonging to two morphospecies from the genera *Culex* and *Wyeomyia* (dominant and ubiquitous filter-feeders in tank-bromeliads) were isolated in 20-mL test tubes and starved for 24 h. In order to obtain individuals with similar size and filtering abilities, all selected mosquitoes were at the third instar of larval development, corresponding to the average size of all sampled individuals. The experiment was carried out in 45-mL polypropylene tubes (Falcon®) at ambient temperature (27°C throughout the experiment, close to the mean value of 25.3 ± 1.0°C measured in the *C. berteroniana* tanks). Plastic tubes were used in 4 replicates and filled with a final water volume of 32.5 mL, as follows: (a) control with < 150 µm water (with rotifers and without mosquito larvae), and (b) with mosquitoes, with < 150 µm water containing rotifers and 10 added mosquito larvae (2 *Wyeomyia* sp. and 8 *Culex* sp., based on percentages observed in our bromeliads **(Jabiol *et al.*, 2009)**. The density of mosquito larvae (10 individuals in 32.5 mL of water) corresponded to the maximum among the full range of natural densities generally found in tank-bromeliads

(Jabiol *et al*., 2009) and is within the range of densities found in the American pitcher plant *S. purpurea* **(Kneitel & Miller, 2002)**. Samples were incubated for 24 hours at ambient temperature and fixed with 4 percent (final concentration) formaldehyde. Preservation and counts were carried out as described above for microorganisms. Rotifers were counted after settling in plankton chambers under the inverted Leitz Laborlux microscope at x100 magnification by scanning the whole chamber area. Prior to sample fixation, mosquito larvae were collected and fixed with alcohol (10%) for confirmation of taxonomic identifications in the laboratory. Additional samples were collected at t = 0 in the < 150 µm filtrates and used to estimate changes in the densities of microorganisms and rotifers in control and treatment tubes over the 24-h experiment. Taxon-specific growth rates (µ./d) in each experimental tube were calculated from changes in cell numbers assuming exponential growth according to the equation: $\mu = (\ln N_t - \ln N_0)/t$, where µ is the apparent rate of population growth (/d), N_0 and N_t are the initial and final abundances, and t is the duration of incubation. Grazing losses were estimated as the difference in growth rates between control and treatment tubes with larvae for each community.

Data analysis

Because of unequal sample sizes and lack of normality, the nonparametric Kruskal-Wallis test was used followed by a pairwise comparison of Mann-Whitney in order to test differences in abiotic and biotic parameters between bromeliad species. Pearson's correlation coefficient was calculated to investigate relationships between algal abundance or biomass and abiotic and biotic parameters. Growth rate differences of microorganisms and rotifers between control and mosquito-treated tubes were tested using one-way ANOVA. All statistical analyses were performed using SYSTAT software (Systat Software Inc., San Jose, CA, USA).

RESULTS

Environmental conditions in the tanks of different bromeliads

Differences in reservoir height and diameter, and environmental conditions between plant species are given in **table 3**. Kruskal-Wallis test indicate significant differences in both height and diameter of the bromeliad reservoir representing diverse morphological traits of the plants under study. Light intensity expressed as percentage of transmitted light was significantly different between stations (Kruskal-Wallis test, $P < 0.001$) and was 3 to 4 times higher at station #4 (open area of the inselberg) than at the other stations (Mann-Whitney pairwise comparisons, $P < 0.01$). Station #2 (tree gap) showed higher light intensity than stations #1 and #3 (Mann-Whitney pairwise comparisons, $P < 0.05$). Water in the tanks was always slightly acidic, with extreme pH values ranging from 4.6 (*V. pleiosticha*) to 6.8 (*C. berteroniana*). Differences between plants were only significant for the central pools (Kruskal-Wallis test, $P < 0.05$; **Table 3**). The minimum and maximum temperature was recorded in *V. splendens* (22.8°C) and in *G. lingulata* (26.8°C), respectively. Differences in temperature values between plants were significant both for the central pools and for outer axils (Kruskal-Wallis test, $P < 0.05$; **Table 3**). Values of both pH and temperature were not significantly different (Mann-Whitney pairwise comparisons, $P > 0.05$) between outer axils and the central pool within each bromeliad species.

Abundance and community structure of algae inhabiting tank-bromeliad

Algae were found in all five species of tank-bromeliads and in 71 percent of the samples. Mean density calculated from all the samples was $9.5 \pm 40.5 \times 10^3$ cells.mL^{-1}with a maximum of 2.6×10^5 cells.mL^{-1} in *C. berteroniana*. Algal densities were significantly different (Kruskal-Wallis test, $P < 0.001$) between plant species. Algal density for each plant species averaged from 66.4 ± 88.3 cells.mL^{-1} (*G. lingulata*) to $6.2 \pm 9.4 \times 10^4$ cells.mL^{-1} (*C. berteroniana*) and increased from the transitional forest to the open area of the inselberg **(Fig. 40)**. Values were significantly higher in the tanks of *C. berteroniana*, than in the tanks of all other species (*G. lingulata, V. pleiosticha, A. bromeliifolia* and *V. splendens*; Mann-Whitney pairwise comparisons: $P < 0.001$, $P < 0.001$, $P < 0.001$ and $P < 0.05$, respectively; **Fig. 40**, hatched bars). No significant difference in algal density was observed between *V. pleiosticha, A. bromeliifolia* and *V. splendens* but the small-size and shaded bromeliad *G. lingulata* held lower density of algae than *V. pleiosticha* and *V. splendens* (Mann-Whitney pairwise

comparisons, $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively) . Significant differences in algal densities within-species were only found in *V. pleiosticha*, with higher values in central pools than outer axils (Mann-Whitney pairwise comparisons, $P < 0.01$; **Fig. 40**, black and white bars). By pooling data from all species, algal density was significantly higher in the central pools than outer axils (Mann-Whitney pairwise comparisons, $P = 0.04$; data not shown). In addition, algal density increased significantly with intensity of transmitted light (Pearson's correlation coefficient, $R^2 = 0.34$, $P < 0.001$) and bacterial abundances ($R^2 = 0.20$, $P < 0.001$).

The algal community was represented by a handful of taxa, with *Bumilleriopsis* sp. (Xanthophyceae; **Fig. S1**) representing 92.5 percent and 78.5 percent of algal abundance in *C. berteroniana* and *V. splendens*, respectively. This taxon was not found in other bromeliad species. *Euglena* sp. (Euglenophyceae) was present in tanks of *V. pleiosticha*, *A. bromeliifolia* and *V. splendens*, reaching up to 60 percent of algal abundance. Other taxa were typically *Ankistrodesmus*-like cells (Chlorophyceae) and small-size (5 to 10 µm in diameter) spherical unidentified cells.

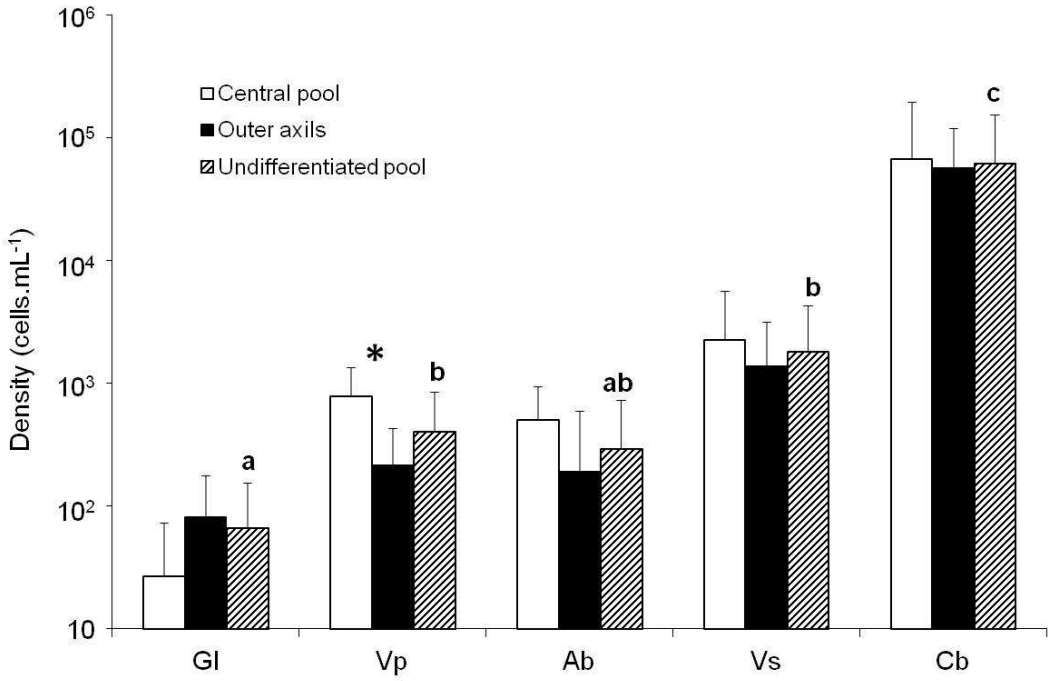


Figure 40. Mean abundances of algae in five species of tank-bromeliads according to the position of the foliar chamber (black and white bars) or regardless of the position of the foliar chamber (hatched bars, values are the means from all water cavities for each bromeliad species). Hatched-bars sharing a letter indicate not significant difference (Mann-Whitney pairwise comparisons, $P > 0.05$) between species. Black and white bars sharing a star indicate significant within-species differences between central pool and outer axils (Mann-Whitney pairwise comparisons, $P < 0.05$). Gl = *Guzmania lingulata*, Vp = *Vriesea pleiosticha*, Ab = *Aechmea bromeliifolia*, Vs = *Vriesea splendens*, and Cb = *Catopsis berteroniana.*

Importance of algae and other microorganisms to microbial biomass

Mean biomass of the complete microbial communities ranged from 0.8 ± 0.4 µgC.mL^{-1} (*G. lingulata*) to 2.9 ± 3.0 µgC.mL^{-1} (*C. berteroniana*) **(Fig. 41)**. Although not significantly different between species (Kruskal-Wallis test, $P > 0.05$), microbial biomass was 3 times higher in *C. berteroniana* than in *G. lingulata* (Mann-Whitney pairwise comparisons, $P < 0.05$) as well as *V. splendens* than in *G. lingulata* ($P < 0.05$) **(Fig. 41)**. Microbial communities in all the bromeliads investigated was dominated by heterotrophic bacteria (mean biomass = 0.8 ± 0.7 µgC.mL^{-1}) representing between 52.9 percent (*C. berteroniana*) to 85.3 percent (*V. splendens*) of total microbial biomass.

Algal carbon content averaged 0.22 ± 0.94 µC.mL^{-1} (maximal value: 6.04 µgC.mL^{-1} in a central pool of an individual of *C. berteroniana*) and significant differences between species were observed (Kruskal-Wallis test, $P < 0.001$). Values were higher in *C. berteroniana* (Mean = 1.40 ± 2.22 µgC.mL^{-1}) than in all others bromeliads species (Mann-Whitney pairwise comparisons, $P < 0.05$). Depending on plant species, algae represented on average from 0.1 percent to 32.7 percent of the carbon content of microbial communities **(Fig. 41)**.

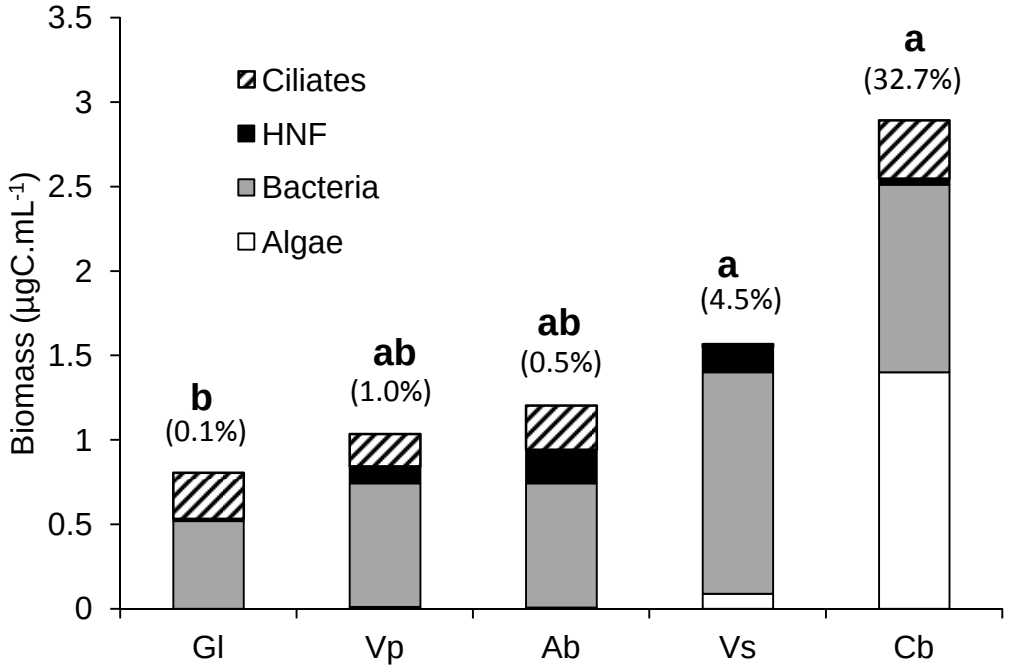


Figure 41. Mean biomass of microbial communities in 5 species of tank-bromeliads. Bars sharing a letter indicate no significant difference in total biomass (Mann-Whitney pairwise comparisons, $P > 0.05$). Values in parentheses indicate the mean relative contribution (%) of algae to total microbial biomass. Gl = *Guzmania lingulata*, Vp = *Vriesea pleiosticha*, Ab = *Aechmea bromeliifolia*, Vs = *Vriesea splendens*, and Cb = *Catopsis berteroniana*.

HNF biomass varied significantly between bromeliad species (Kruskal-Wallis test, $P < 0.001$). Values were especially lower in *G. lingulata* (mean = 0.01 ± 0.01 µgC.mL^{-1}) in comparison to *V. pleiosticha* (mean = 0.09 ± 0.10 µgC.mL^{-1}) and *A. bromeliifolia* (mean = 0.20 ± 0.21 µgC.mL^{-1}) (Mann-Whitney pairwise comparisons, $P < 0.001$). Variation in the ciliate biomass (mean = 0.23 ± 0.38 µgC.mL^{-1}) between bromeliads was also significant (Kruskal-Wallis test, $P < 0.05$). Carbon content of ciliates were lower in *V. splendens* (mean = 0.01 ± 0.03 µgC.mL^{-1}) than in *G. lingulata* (mean = 0.27 ± 0.17 µgC.mL^{-1}) and *V. pleiosticha* (mean = 0.19 ± 0.27 µgC.mL^{-1}), and slightly higher in *G. lingulata* than in *A. bromeliifolia* (mean = 0.26 ± 0.53 µgC.mL^{-1}). Microbial consumers (HNF and ciliates) averaged from 10.2 percent (*V. splendens*) to 39.5 percent (*A. bromeliifolia*) of total microbial biomass according to plant species. Their contribution estimated from all the samples regardless of plant species averaged 30.5%. Additional data (abundances of aquatic communities for each bromeliad species) are given in **Table S2**.

Impact of mosquitoes on aquatic communities

Growth rates of the aquatic communities in the control and treatment are shown in **figure 42**. Bacteria and rotifers showed a weak positive growth in the control. In contrast, abundance of HNF decreased slightly during the 24-hr experiment, leading to a mean mortality rate of -0.2/d while algae and ciliates showed near-zero growth in the control **(Fig. 42A)**. All the microbial communities and rotifers were significantly reduced by mosquito larvae treatments Mortality rates in the treatment averaged from -0.1 (bacteria) to -2.6 (HNF) **(Fig. 42B)**. Grazing losses, calculated as the difference between treatment and control, fluctuated from -0.3/d to -2.6/d with higher values for protozoa and rotifers (-2.6, –2.5 and -1.5/d for ciliates , HNF and rotifers, respectively) compared to algae (-0.8/d) and bacteria (-0.3/d).

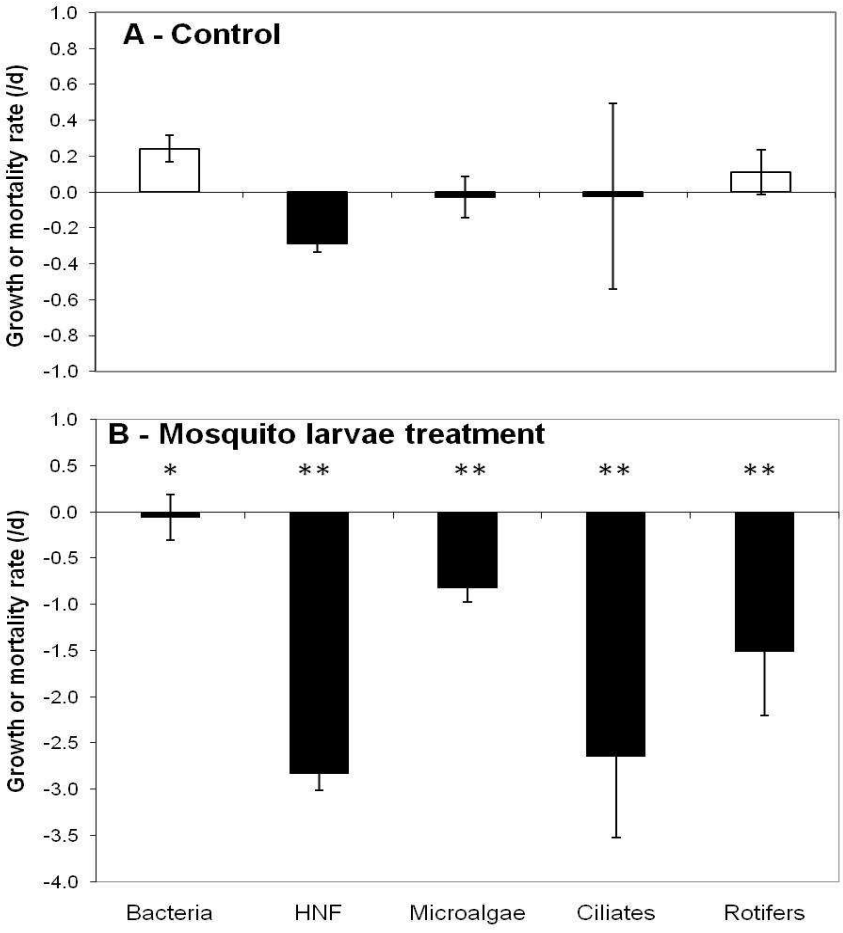


Figure 42. Growth (white bars) or mortality (black bars) rates of microorganisms determined from changes in densities during the 24-h experiment. Treatments are: (**A**) control and (**B**) with mosquito larvae. Values are means of four replicates. Stars in (**B**) indicate significant differences in the values relative to (**A**) (One way ANOVA, **P* < 0.05, ***P* < 0.01).

DISCUSSION

All of the five bromeliad species sampled at four contrasting stations contained algae. Algae were found in small numbers and in only 45.5 percent of the tanks from *G. lingulata*, although this species was localized in shaded forest and received only 15.8 percent of the transmitted light. In contrast, 100 percent of the tanks of *C. berteroniana*, an insectivorous bromeliad located in a high-light-exposure station, always contained about 10^4 algal cells per milliliter of water. These values are of the same order of magnitude of those reported from high-productive freshwater pelagic environments **(Wetzel, 2001; Sigee, 2005)**. Thus, algae are abundant and omnipresent dwellers in this insectivorous tank-bromeliad. Light intensity

clearly stimulated their growth as revealed by the positive correlation between algal abundances and the percentage of transmitted light. Moreover, while bacterial biomass largely dominated the biomass of microbial communities in shaded bromeliads, biomass of primary producers was equivalent to bacterial biomass in the sunlight-exposed plant. Algae averaged one third of the total microbial biomass highlighting their potential roles as primary producers and sources of nutrient in *C. berteroniana*. We also evidenced that, regardless of plant species, the central pool promotes algal growth, probably as it is better placed than outer chambers to receive nutrients and light **(Laessle, 1961)**. Our assumption is that algal growth in shaded bromeliads could be improved if sufficient light becomes available. The emergence of gap disturbances and the consequent lower input of leaf litter might thus enhance autochthonous production by algae. This assertion is supported by the increasing algal abundance from the shaded forest species (*G. lingulata*) to bromeliads in less-dense forest (*V. pleiosticha, A. bromeliifolia, V. splendens*), and to the species situated in an open area of the inselberg (*C. berteroniana*). It is also noteworthy that *Euglena* sp. represented a main part of the algal community in the bromeliads situated in the tree gap station and is known to have heterotrophic abilities **(Neilson & Larsson, 1980)** allowing growth in environments with changing light conditions **(Amblard, 1991)**.

We expected pH to increase with algal biomass as active photosynthesis results in the removal of free CO_2, consequently increasing pH values in freshwater **(Wetzel, 2001; Sigee, 2005)**. Accordingly, the highest mean pH value was found in the heliophilous bromeliad *C. berteroniana* which contained the highest algal abundances. Nevertheless, pH values were mostly slightly acidic and not significantly related to algal biomass. **Laessle (1961)** recorded values ranging from 4.5 to 6.8 in a specimen of *Aechmea paniculigera* containing a large population of the green algae *Trachelomonas*. Similar values were found in bromeliads and in the pitcher plant *S. purpurea* where autotrophic organisms were lacking **(Richardson, 1999; Błędzki & Ellison, 1998)**. Water from the pitchers of allochtonous populations of *S. purpurea* containing large algal communities was also acidic **(Gebühr *et al.*, 2006)**, highlighting our finding of an insignificant effect of algae on pH value in the phytotelm ecosystem.

Algae represent only a tiny part of carbon in comparison to the detrital content of the phytotelm. According to **Richardson *et al.* (2000a)**, the quantity of fine particles (<1.5mm) in the tanks of bromeliads situated in dwarf forest represents 525.7 mg of carbon per plant. Despite that *Catopsis berteroniana* is located in an open area in our study which may limit the amount of intercepted litter, we assumed an equivalent input of organic matter and as well as

a similar size to those analyzed by **Richardson *et al*. (2000a)**. With this background, we estimated that algae constitute less than 0.02 percent of organic detritus. This rough estimate points out that detrital processing from allochtonous organic matter remains the base of the food web in tank-bromeliads **(Frank, 1983; Richardson *et al*., 2000a, b)**. Nevertheless, in nature, algal production could still be important even without apparent elevated biomass values **(Kalff, 2002)**. They are edible for microbial organisms as for invertebrates owing to their small size. In comparison with the whole litter content in tanks of the bromeliads studied by **Richardson *et al*. (2000a)**, invertebrates which play a critical function in reducing leaf litter represented only 0.26 percent of the dry weight biomass. Such estimates indicate that living organisms represent a tiny part of the total organic carbon in tank-bromeliads. Those comparisons may therefore fail to accurately appreciate the potential functional role of aquatic organisms, especially microorganisms which have high growth rates. Furthermore, algae are known to produce exudates, especially polysaccharides **(Myklestad, 1995)**, and may provide key nutrients such as polyunsaturated fatty acids and sterols to higher trophic levels **(Kaufman *et al*., 2006)**. Algae undoubtedly represent a trophic resource of higher quality than highly lignaceous canopy-derived debris in phytotelmata, and could thus be more significant to the food web than their relative biomass would suggest **(McNeely *et al*., 2007)**.

Moreover, algal densities in this study were significantly related to bacterial densities, suggesting a positive interaction between the two functional communities. Such relationship has not been previously observed between algae and bacteria in the tanks of an allochtonous population of *Sarracenia purpurea* **(Gebühr *et al*., 2006)**. Among-system correlations between bacteria and algae densities are well known in marine and freshwater pelagic environments **(Bird & Kalff, 1984; Cole *et al*., 1988)**, where bacteria depend largely on the organic matter produced by phytoplankton. This commensalism relationship (**Bratbak & Thingstad, 1985; Gurung *et al*., 1999)** appears in ecosystems where algae are the main carbon source. It is unlikely that bacteria grow exclusively on the exudates from algae in bromeliads and other phytotelmata, since inputs of detritus appear as the main carbon source of the food web. *C. berteroniana* has been described as a protocarnivorous bromeliad **(Givnish *et al*., 1984)** because not all the characteristic features of a true carnivore such as the synthesis of digestive enzymes are present. In such a plant, it is obvious that animal detritus from trapped insects provide higher nutrient-rich resources than leaf-litter materials **(Bradshaw & Holzapfel, 1986; Yee & Juliano, 2006)**. Thus, decomposition of prey residuals of entrapped insects may favour algal production which may in turn support a part of

bacterial production. Finally, without leaf-litter input in sun exposed environments, insectivorous bromeliads would provide algae a valuable ecological niche.

The results of the experiment with aquatic communities of *C. berteroniana* suggested that the mortality of HNF in the control treatment stemmed from the grazing of rotifers leading to bacterial growth. Densities of algae and ciliates remained stable during the period, suggesting that these communities were relatively unaffected by the increase in bacterial cells or the abundance of rotifers during the time course of the experiment. Bdelloids (the dominant rotifers group during this study; data not shown) are potential consumers of protozoa **(Kneitel & Miller, 2002)** and algae **(Bateman, 1987)**, and POM may constitute an important part of their diet **(Cochran-Stafira & von Ende, 1998; Błędzki & Ellison, 1998)**. Our findings together with studies on communities inhabiting *S. purpurea* (**Addicott, 1974; Miller *et al.*, 2002; Trzcinski *et al.*, 2005b; Kneitel & Miller, 2002; Gray *et al.*, 2006)** show that the feeding activity of mosquito larvae greatly alters prey community structure. The comparison of grazing losses between communities showed that protozoa and rotifers were the most heavily affected by the predation of these invertebrates. Grazing loss estimates for bacteria and algae were less significant but about twice as much for the latter one. Lower grazing impact is probably due to the smaller size and higher turnover times of these microorganisms, especially bacteria. In addition, *Bumilleriopsis* sp. is doubtless difficult to ingest because it form filaments or radiating clusters **(**see **Fig. S1)** reducing grazing by filterers. Our estimation of an individual filtration rate of about 100 µL/ind/h for larvae is within the range (from 33 to 690 µL/ind/h) determined by **Aly (1988)** from latex microspheres and yeast cells for Culicidae. Abundance of mosquito larvae used in our experiment were among the highest abundances reported in field observations for *C. berteroniana* **(Jabiol *et al.*, 2009)** and were generally higher than densities used in comparative experiments **(Cochran-Stafira & von Ende, 1998; Miller *et al.*, 2002)**. In addition, impacts of mosquito larvae in the field are probably lower due to the presence of spatiotemporal microrefugia and habitat heterogeneity provided by natural bromeliads **(Srivastava, 2006)**. Nevertheless, our study clearly demonstrates that algae from the fluid of an insectivorous tank-bromeliad may significantly contribute to the diet of filterer mosquito larvae. This should encourage future field studies by considering various bromeliad species of open habitats in order to evaluate the origin of the main sources of energy for bromeliad aquatic food web.

We conclude that the detritus-based food web of tank-bromeliads situated in a primary rainforest in the Eastern Amazon supports algal growth. Algae were present in different

species of plants sampled from diverse sites in the forest at relevant densities in the sun-exposed bromeliad *C. berteroniana*. In this insectivorous plant, algae are omnipresent and represent a significant share of carbon in microbial communities and in mosquito diet. Therefore, algae might form the basis of a non-detrital food web, increasing the complexity of the food chain in light exposed tank-bromeliads. Owing to the species richness of bromeliads, their diverse nutrition modes, and the large range of environmental conditions they occupy in the Neotropical rainforest **(Benzing, 2000)**, the role algae within the aquatic food web of tank-bromeliads need additional investigations.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was funded by the *Programme Amazonie* II of the French *Centre National de la Recherche Scientifique* (Project 2ID). We thank Pr Alain Couté (National Museum of Natural History, Paris) and Denis Sargos (LMGE) for their helps in taxonomic identification. Anne-Catherine Lehours gave valuable comments on an earliest version of the manuscript.

ONLINE SUPPORTING INFORMATION

Figure S1. The algae *Bumilleriopsis* sp. under light microscopy (**A**) and epifluorescence microscopy (**B**) found in the tanks of *Vriesea splendens* and *Catopsis berteroniana* located on the inselberg of the Nouragues Research Station, French Guiana. Red color in (**B**) is due to the autofluorescence of chlorophyll *a* content under blue light excitation. Bars represent 5 µm.

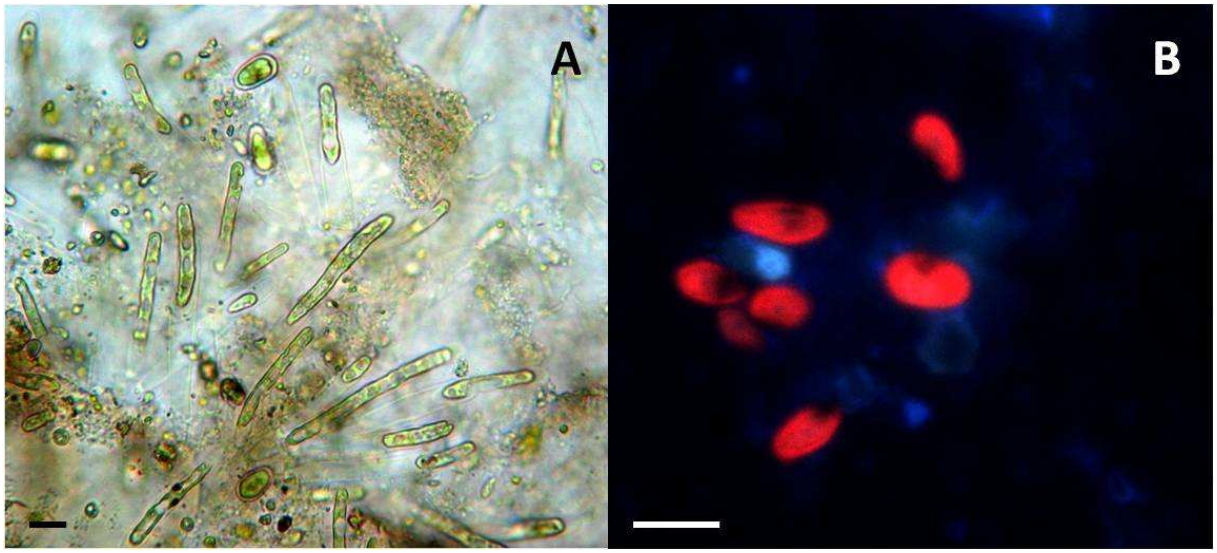


Table S2. Mean abundances (± SD) of aquatic microbial communities in five species of tank-bromeliads situated in the neotropical primary rainforest around the Nouragues Research Station, French Guiana.

Bromeliad species	*Guzmania lingulata*	*Vriesea pleiosticha*	*Aechmea bromeliifolia*	*Vriesea splendens*	*Catopsis berteroniana* [δ]
Bacteria (x 10^6 cells.mL^{-1})	1.60 ± 0.99	2.25 ± 2.49	2.26 ± 1.78	4.04 ± 1.29	3.42 ± 2.53
HNF (x 10^3 cells.mL^{-1})	0.87 ± 0.63	4.17 ± 3.11	2.20 ± 1.80	3.80 ± 3.58	7.00 ± 5.81
Algae (x 10^3 cells.mL^{-1})	0.07 ± 0.09	0.41 ± 0.45	0.29 ± 0.44	1.81 ± 2.49	62.35 ± 94.43
Ciliates (cells.mL^{-1})	89.02 ± 55.47	79.73 ± 111.42	104.47 ± 213.15	5.00 ± 8.37	342.74 ± 551.77

[δ] insectivorous taxon

PUBLICATION 3 : UN MUTUALISME PLANTE-FOURMI INFLUENCE LES GROUPES FONCTIONNELS DE PROTISTES DANS UN ÉCOSYSTÈME BROMÉLIEN

Préambule

Les protistes constituent une communauté essentielle impliquée dans le fonctionnement de l'écosystème bromélien, à la fois en tant que ressource à la base d'un réseau trophique additionnel non détritique et comme maillon intermédiaire entre producteurs/bactéries et invertébrés. La structure des communautés de protistes influence fortement le fonctionnement du réseau trophique et est sous le contrôle de deux principaux facteurs abiotiques mis en évidence dans nos travaux précédents, la matière organique détritique et la lumière.

En Guyane française la Broméliacée à réservoirs *Aechmea mertensii* est associée avec deux espèces de fourmis initiatrices de jardins, *Camponotus femoratus* et *Pachycondyla goeldii* **(Corbara & Dejean, 1996)**. En raison de leurs préférences écologiques, les fourmis créent des jardins situés dans des gradients de conditions environnementales, influençant la phénologie de la plante **(Leroy *et al.*, 2009)**. Ainsi, les Broméliacées associées à *Camponotus femoratus* (Am-Cf), plus grandes et évasées, se localisent dans les environnements d'intensité lumineuse plus faible que les Broméliacées associées à *Pachycondyla goeldii* (Am-Pg), de taille plus petite et en forme d'amphore. La plupart de ces deux types de jardin, relativement communs en lisière de forêt, au bord des routes et des pistes, renferment un à plusieurs individus d'*A. mertensii*.

L'objectif de nos travaux a été de tester l'influence indirecte de ce mutualisme plante-fourmi sur les communautés de protistes. Nous avons ainsi analysé la structure des communautés de protistes de 63 *Aechmea mertensii*, soit associées à *C. femoratus* (n=31 ; Am-Cf) ou à *P. goeldii* (n=32 ; Am-Pg) situées sur une lisière forestière dans la région de Petit-Saut en Guyane française.

Nos résultats montrent que l'association Am-Pg est localisée en milieu ouvert, où les plantes arborent des volumes d'eau et des quantités de MOP plus faibles, et présentent des densités plus importantes de protistes ciliés. A l'inverse l'association Am-Cf, retrouvée en zone partiellement ombragée, est représentée par des plantes contenant des quantités de matière organique et des volumes d'eau plus importants. Les abondances des protistes (HNF, thécamoebiens mais également d'algues) sont plus élevées dans ces plantes qui présentent par ailleurs une richesse spécifique supérieure à celle retrouvée dans les réservoirs d'Am-Pg. Ainsi, la structure fonctionnelle des communautés diffère selon l'identité de la fourmi associée. Les fourmis, en créant des gradients environnementaux (taille de l'écosystème,

quantité de MOP, exposition), induisent des variations dans la structure fonctionnelle des assemblages microbiens et agissent ainsi sur le fonctionnement de l'écosystème aquatique.

Les analyses et les dénombrements des communautés de macro-invertébrés ont été réalisés au Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement de l'Université Paul Sabatier de Toulouse. Les dénombrements et l'analyse des micro-organismes et des micro-invertébrés ont été réalisés au Laboratoire Microorganismes: Génome et Environnement. J'ai effectué l'ensemble des analyses des micro-organismes et des micro-invertébrés et réalisé une partie des analyses statistiques.

Article soumis à ***Basic and Applied Ecology***

An ant-plant mutualism influences protist functional groups in a bromeliad ecosystem

Jean-François Carrias, Olivier Brouard, Céline Leroy, Régis Céréghino, Laurent Pélozuelo, Alain Dejean & Bruno Corbara.

An ant-plant mutualism influences protist communities in a bromeliad ecosystem

Jean-François CARRIAS[1,2*], Olivier BROUARD[1], Céline LEROY[3], Régis CEREGHINO[4,5], Laurent PELOZUELO[4,5], Alain DEJEAN[3,5], Bruno CORBARA[1,2]

[1] CNRS - UMR 6023, Laboratoire Microorganismes, Génome et Environnement (LMGE), Université Blaise Pascal, Complexe Scientifique des Cézeaux, BP 80026, 63171 Aubière cedex, France,
[2] Clermont Université, Université Blaise Pascal, LMGE, BP 10448 F-63000 Clermont-Ferrand, France,
[3] CNRS - UMR 8172, Écologie des Forêts de Guyane (Ecofog), Campus agronomique, BP 709, 97387 Kourou cedex, France,
[4] CNRS - UMR 5245, Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement (EcoLab), 31055 Toulouse, France,
[5] Université de Toulouse; UPS, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France,

ABSTRACT

Although ants may act as ecosystem engineers in terrestrial environments, inducing community-wide effects *via* changes in physical habitats, their influence on aquatic communities living in plant-held waters (phytotelmata) remains largely underexplored. The tank- bromeliad *Aechmea mertensii* (Bromeliaceae) commonly occurs along forest edges in neotropical ant-gardens initiated by the ants *Camponotus femoratus* or by *Pachycondyla goeldii*. Its leaves form wells that hold rainwater and provide suitable habitats for many aquatic organisms. We postulated that these ant/plant mutualisms indirectly control aquatic microorganisms *via* changes in environmental conditions. To test this hypothesis, we analyzed habitat structure and the protist communities from 63 tank-bromeliads associated with either the ant *C. femoratus* or *P. goeldii* along a forest edge in French Guiana. *P. goeldii*-associated *Aechmea* (Pg-*Aechmea*) are located in sun-exposed areas and hold low volumes of water and low amounts of detritus, whereas *C. femoratus*-associated *Aechmea* (Cf-*Aechmea*) are located in partially-shaded areas and impound higher amounts of water and detritus. Protists (protozoa and algae) inhabiting Cf-*Aechmea* exhibit greater richness and abundances than those in Pg-*Aechmea* and the functional structure of the community differs according to the identity of the ant partner. Thus, by determining the location of the bromeliad seedlings through their different nesting preferences, mutualistic ants indirectly mediate changes in the aquatic microbial food web, adding to their importance as ecosystem engineers.

Key words: *Aechmea mertensii*; ant-garden; protist; biodiversity; bromeliad; mutualism; *Camponotus femoratus*; *Pachycondyla goeldii*; phytotelmata; French Guiana; ecosystem engineer.

INTRODUCTION

Ants, the most common animals in tropical moist forests **(Wilson, 1987; Rico-Gray & Oliveira, 2007)**, are involved in an interlocking set of mutualisms **(McKey *et al.*, 2005)** and ant-gardens (AGs) are recognized as belonging to the most sophisticated of all symbioses between ants and flowering plants in lowland Amazonia **(Benzing, 2000; Orivel & Leroy, 2011)**. AGs are initiated by a few species of ants whose founding queens and/or workers build arboreal carton nests. Ants collect and incorporate into the walls of their nests the seeds of selected epiphyte species that then germinate and grow **(Orivel & Dejean, 1999)**, so that the plant roots stabilize and anchor the entire structure in the supporting tree. The seeds of these epiphytes attract ants through nutritional rewards called elaiosomes, but even in their absence these seeds remain attractive to AG-building ants thanks to compounds on the seed cuticle **(Orivel & Dejean, 1999, Youngsteadt *et al.*, 2008)**. In turn, the plants benefit from seed dispersal and protection from defoliating insects **(Orivel & Leroy, 2011)**. Among the Neotropical epiphytes, the tank-bromeliad *Aechmea mertensii* Schult.f. (Bromeliaceae) only occurs (over its full range) in association with AGs **(Benzing, 2000)**. In French Guiana, *A. mertensii* is found in pioneer growths in AGs initiated either by the ants *Camponotus femoratus* Fabr. or by *Pachycondyla goeldii* Forel **(Corbara & Dejean, 1996)**. The leaves of *A. mertensii* are tightly interlocking, forming wells that collect water and organic detritus. These small pools, or phytotelmata ("plant-held water"), are characteristic of tank-forming bromeliads. The aquatic communities inhabiting tank-bromeliads consist of micro- and macroinvertebrates, occasionally vertebrates (*i.e.*, anurans) **(Kitching, 2000; Frank & Lounibos, 2009)**, and diverse microorganisms such as bacteria and protists **(Laessle, 1961; Carrias *et al.*, 2001)**. Because *A. mertensii* is both a phytotelm- and an AG-bromeliad, it was deemed a relevant model for studying the role of interspecific mutualistic interactions in shaping aquatic communities in nature. In this respect, previous studies have shown that, as dispersal agents for *A. mertensii*, *P. goeldii* and *C. femoratus* influence the physical characteristics of the plant by determining the location of the seedling in areas ranging from exposed to partially shaded **(Leroy *et al.*, 2009)**. The two ant species generate a gradient of available resources for aquatic invertebrates **(Céréghino *et al.*, 2010)** and indirectly selects sets of invertebrates with traits that are best adapted to the bromeliads' morphology **(Céréghino *et al.*, 2011)**.

In the present study, we focused on the effect of these ant-plant mutualisms on aquatic microorganisms by analyzing protist communities from 63 bromeliads associated with either the ant *C. femoratus* or *P. goeldii* (hereafter "Cf-*Aechmea*" and "Pg-*Aechmea*" for *A. mertensii* associated with *C. femoratus* and *P. goeldii* colonies, respectively). Protists carry out fundamental processes in aquatic food webs. Phagotrophic protists, for instance, control bacterial prey and release large amounts of dissolved inorganic nutrients **(Sherr & Sherr, 2002)** while photosynthetic protists (algae) are frequently dominant primary producers in aquatic environments **(Corliss, 2004)** and have recently been identified as a ubiquitous component of the aquatic communities of tank-bromeliads **(Brouard *et al.*, 2010)**. We hypothesized that the contribution of photosynthetic protists (algae) to the total abundance of protists would increase based on the plant's exposure (*i.e.*, from shaded to exposed areas), and thus would be more relevant to the functioning of Pg-*Aechmea* ecosystems than to the functioning of Cf-*Aechmea* ecosystems. The latter constitute more complex and larger habitats and receive larger amounts of leaf litter from overhanging trees. Therefore, we expected larger densities and a greater richness for protists in Cf-*Aechmea* compared to Pg-*Aechmea*. Finally, we projected that ants would indirectly influence ecosystem function by modulating the heterotrophic and autotrophic components of the microbial assemblage.

MATERIALS AND METHODS

Study site and ant-gardens

This study was conducted in French Guiana in March 2009 in a secondary forest located along a 11-km-long dirt road (*Piste Crique Eau Claire*) near the Petit-Saut Dam (latitude: 5° 03' 43" N; longitude: 53° 02' 46" W; elevation a.s.l.: 80m). The climate is tropical moist with 3400 mm of yearly precipitation distributed over 280 days. There is a major drop in rainfall between September and November (dry season) and another shorter, more irregular dry period in March. The maximum and minimum monthly temperatures average 33.5°C and 20.3°C.

All samples (n=63) were taken from *A. mertensii* bromeliads rooted on well developed AGs inhabited either by the ants *C. femoratus* and *Crematogaster levior* (n=31) or by *P. goeldii* (n=32). *Aechmea mertensii* bromeliads show a phenotypic plasticity related to light exposure. Plants shift from a funnel-like, crateriform shape (Cf-*Aechmea*) to a bulbous, amphora shape (Pg-*Aechmea*) along a gradient of partially-shaded to exposed locations within

the same area of forest edge. *Camponotus femoratus* is a polygynous (multiple queens) arboreal formicine species living in a parabiotic association with the myrmicine species *Cr. levior*; that is to say, they share the same nests and trails but shelter in different cavities of the nests **(Orivel & Leroy, 2011; Longino, 2003)**. Their large (~ 1,000 individuals), polydomous (multiple nests) colonies and aggressiveness identify them as territorially-dominant arboreal species in Neotropical rainforest canopies. Conversely, *P. goeldii* is a monogynous (single queen) arboreal ponerine species with comparatively smaller populations (~ 100 individuals), although the colonies may be polydomous **(Corbara & Dejean, 1996; Dejean *et al.*, 2000)**.

Habitat variables and sampling

To avoid the influence of ontogenetic gradients on our analyses, all sampled bromeliads were at the flowering stage of the plant life cycle. Each tank-bromeliad was first described with four "environmental" variables. The diameter of the reservoir (cm) of each individual plant was estimated as the mean of two random measurements taken at 90° at the base of the rosette. The water volume extracted (mL) and the amount of fine particulate organic matter (FPOM; 1000 to 0.45 µm in size) were recorded. These two variables were chosen to describe the amount of water available to freshwater organisms and the amount of food resources at the base of the food webs. The percentages of total incident radiation above the bromeliads were calculated using hemispherical photographs, GPS locations, and an image processing software (Gap Light Analyzer 2.0, **Frazer *et al.*, 1999**), as described in **Leroy *et al.* (2009)**.

As the *A. mertensii* roots were totally incorporated into the ant nest structure, we decided not to remove the plants in order to preserve the AGs. Therefore, to sample the water retained in the tanks of *A. mertensii* associated, respectively, with *C. femoratus* and *P. goeldii*, we carefully emptied the wells in each plant by sucking the water out using 5-mL and 10-mL micropipettes with the end trimmed to widen the orifice. This technique allowed us to collect most of the water **(Jocqué *et al.*, 2010b)**. We then recorded the volume extracted from each bromeliad as well the amount of FPOM which was expressed as preserved volume (mm^3 after decantation in graduated test-tubes; see also **Harlan & Paradise, 2006**). A subsample of 20% of the collected volume was immediately fixed with 2% (final concentration) glutaraldehyde to count the protists and other microorganisms. The remaining water (and its contents) was

preserved in the field in 4% formalin (final concentration) to count the aquatic invertebrates (see below).

Protist diversity

Epifluorescence microscopy was used to count algae and heterotrophic nanoflagellates (hereafter, HNF). Subsamples (1-5 mL) were stained with primulin **(Caron, 1983)**, collected onto 0.8 μm pore-size black Nuclepore filters, mounted with oil between a glass slide and a cover slip, and then stored at –20°C until the protists could be counted. The slides were examined under UV light (340-380nm) at x1100 magnification using a Leica DC 300F epifluorescence microscope. Pigmented protists were distinguished by detecting the red autofluorescence of chlorophyll *a* under blue light (450-490nm) excitation. Subsamples of 2 mL were placed into plankton chambers to count large protists (ciliates and testate amoebae). Counting was conducted using an inverted Leica microscope equipped with an image analyser at x400 magnification by scanning the entire chamber area. Protists were identified to morphospecies based on morphological characteristics (*i.e.*, size, cell shape, pigmentation, flagella, cilia, shell; see **Table S4**). Although protist richness at the morphospecies level is undoubtedly underestimated **(Weisse, 2006)**, this method is particularly relevant because of the strong link between protist morphology and functional characteristics **(Finlay & Esteban, 1998; Kruk *et al.*, 2010)** enabling the reliable comparison of functional communities.

Protist diversity was expressed as species richness and through the Shannon index. Species richness (S) was determined as the number of protist morphospecies in each bromeliad. The Shannon index (H') was calculated as:

$$H' = - \Sigma\, p_i \ln p_i$$

where *pi* is the relative biomass of species *i* and is calculated as the ratio between the individual biovolume of a species and the biovolume of the complete protist community in each sample. Evenness was determined using Pielou's evenness index (J') as

$$J' = H'/H'max$$

where H'max is the maximum value of H' and is calculated as the logarithm of the richness (= ln S).

Counting other aquatic organisms

Bacteria and metazoa (*i.e.,* rotifers and macroinvertebrates) were also counted and constituted a set of five "ecological" explanatory variables in subsequent analyses. For bacterial abundance, a 1 mL subsample was filtered through a 10 µm mesh nylon screen to remove the largest organic particles which can clog the cytometer. After staining with SYBR Green I (10^{-4} M), cell densities were analyzed through flow cytometry (Becton Dickinson FACS Calibur). Rotifers were counted after sedimentation in plankton chambers using the same method described for large protists. Aquatic macroinvertebrates were sorted in the laboratory and preserved in 70% ethanol. They were identified to genus, species or morphospecies by professional taxonomists and enumerated. They were then partitioned into "functional feeding groups" (FFGs) based on morphological and behavioural adaptations to food acquisition **(Merritt & Cummins, 1996)**. We also relied on the information available in **Kitching (2000)** for phytotelm organisms. These functional groups were: collector-filterers (sift fine particulates from the column of water, including living microorganisms); collector-gatherers (gather fine particulates of organic matter from the accumulated debris; oligochaetes were assigned to this group); and predators (feed on other animals). After counting all of the organisms, density was expressed as the number of individuals per unit water volume ($ind.mL^{-1}$). Because shredders (feed on coarse particulate organic matter > 1000 µm in size) were only found in a few samples in low abundances (from 0.003 $ind.mL^{-1}$to 0.051 $ind.mL^{-1}$; mean ± SD = 0.017 ± 0.01 $ind.mL^{-1}$), this FFG was omitted.

Data analyses

In our study, the sample units contained only small subsets of the total number of identified taxa, so that abundance data could not be normalized because of the many zeroes in the dataset. We used the Self-Organizing Map algorithm [SOM, unsupervised neural network; see **(Kohonen, 2001)**] to sort the bromeliads according to the protist taxa inhabiting their tanks. Combining ordination, clustering, and gradient-analysis functions, the SOM is relevant for analyzing nonlinear data and/or variables that have skewed distributions without *a priori* transformation. Additionally, the SOM algorithm averages the input data set using weight vectors, and thus removes noise **(**see **Supporting information S3)**.

We also compared protist diversity, the abundances of the different functional groups of protists (*i.e.*, algae: phototrophs - HNF: raptorial feeders of small bacteria - ciliates: filter feeders of suspended bacteria - testate amoebae: consumers of bacteria, algae, and non-living organic material using pseudopodia), the amount of FPOM, water volume, and the percentage of total incident radiation between Cf-*Aechmea* and Pg-*Aechmea* (n = 31 and n = 32, respectively) using a one-way ANOVA. These analyses were conducted on log transformed data to meet the assumptions of normality and homogeneity.

RESULTS

Pg-*Aechmea* were located in the sunniest part of the forest edge and thus received significantly more light (53.1 ± 19.5%) than Cf-*Aechmea* (25.1 ± 9.9%) (ANOVA, $F = 58.8$, $P < 0.001$). They contained lower water volumes (41.1 ± 33.2 mL vs. 129.0 ± 89.9 mL; $F = 45.9$, $P < 0.001$) and lower quantities of FPOM (1.6 ± 1.9 mL vs. 10.9 ± 12.6 mL; $F = 44.3$, $P < 0.001$) than Cf-*Aechmea*. The abundances of HNF, algae and testate amoebae were significantly higher in Cf-*Aechmea* than in Pg-*Aechmea* **(Table 4)**.

Table 4. Differences in protist variables between *Aechmea mertensii* associated with *Camponotus femoratus* (Cf-*Aechmea*) and those associated with *Pachycondyla goeldii* (Pg-*Aechmea*). HNF: heterotrophic nanoflagellates.

	Cf-*Aechmea*		Pg-*Aechmea*		ANOVA		
	Mean±SD	Range	Mean±SD	Range	df	F	*P*
Abundances							
HNF (10^4 mL^{-1})	4.5 ± 6.1	0.9 - 35.8	1.4 ± 1.8	0.3 - 10.6	62	39.3	<0.001
Ciliates (10^2 mL^{-1})	4.3 ± 5.6	0.3 - 29.3	5.7 ± 10.3	0.0 - 42.0	62	3.3	0.07
Algae (10^4 mL^{-1})	10.1 ± 29.4	0.1 - 134.6	0.2 ± 0.4	0.01 - 1.8	62	18.0	<0.001
Testate amoebae (10^2 mL^{-1})	1.9 ± 5.3	0.01 - 29.0	0.8 ± 1.7	0.0 - 7.9	62	6.3	0.01
Species richness (S)	13.2 ± 2.1	9.0 - 18.0	11.7 ± 2.2	7.0 - 16.0	62	7.3	0.009
Shannon index (H')	1.8 ± 0.6	0.3 - 2.8	2.2 ± 0.5	1.0 - 3.0	62	7.2	0.01
Evenness (J')	0.7 ± 0.2	0.1 - 1.1	0.9 ± 0.2	0.4 - 1.3	62	11.5	0.001

Mean ciliate abundance was higher in Pg-*Aechmea* than in Cf-*Aechmea*, but this difference was not significant (P = 0.07). Of the 24 protist morphospecies recorded, 21 were shared by both AGs, while the three remaining were exclusive to Cf-*Aechmea* **(Table S4)**. The protist richness in Cf-*Aechmea* was higher than in Pg-*Aechmea* but protist diversity, expressed by the Shannon (H') and evenness (J') indices, was lower in Cf-*Aechmea* than in Pg-*Aechmea* **(Table 4)**.

After training the SOM with protist abundances for the 63 samples, the bromeliads were classified into three clusters according to the structure of the protist communities **(Fig. 43A)**.

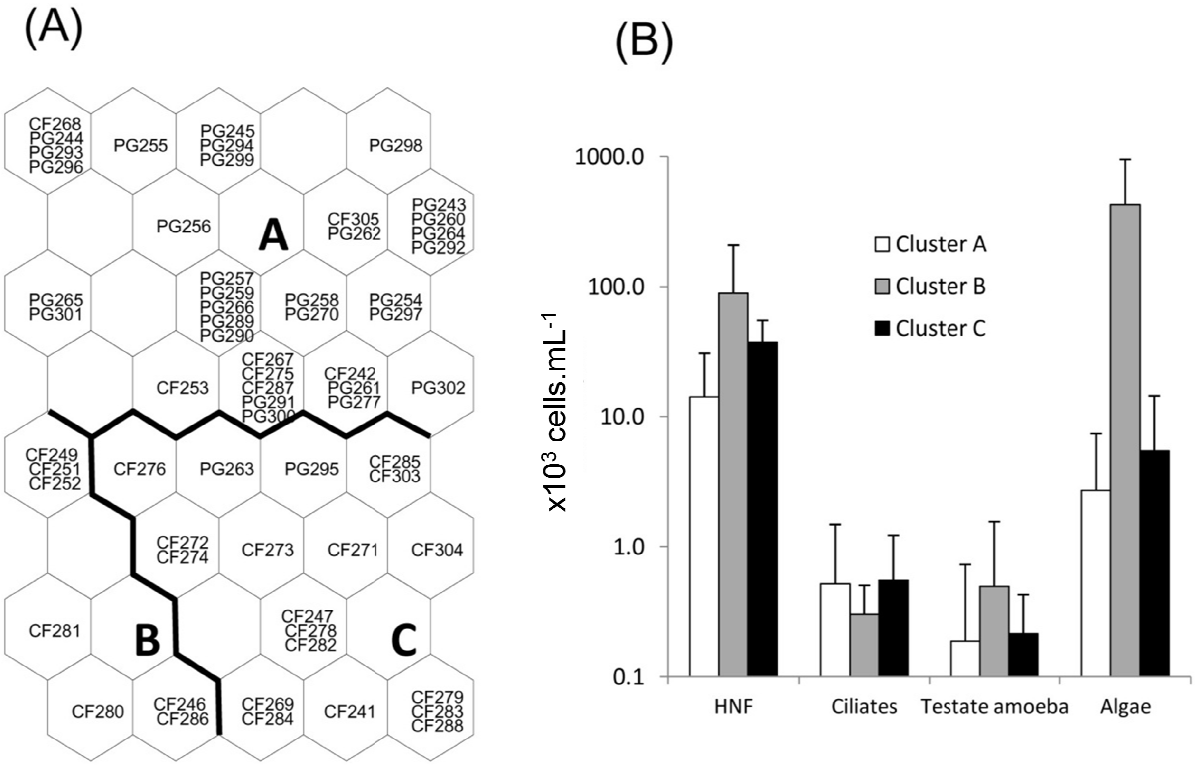


Figure 43. (A) Distribution and clustering of the 63 *Aechmea mertensii* bromeliads on the self-organizing map (SOM) according to the abundance of 24 protist taxa. Codes within each hexagon (*e.g.*, CF268, PG244) correspond to individual plants (sampling units); CF = *A. mertensii* associated with *Camponotus femoratus*, PG = *A. mertensii* associated with *Pachycondyla goeldii*. Clusters A–C (separated by a thick, black line) were derived from the k-means algorithm applied to the weights of the 25 variables in the 40 output neurons of the SOM. **(B)** Mean (+ SE) abundances of functional groups of protists per SOM cluster (A-C). Significant differences in the abundance of each protist group between clusters were tested using the Kruskal-Wallis test; error bars with lowercase letters above indicate significant differences in abundance at $P < 0.01$.

About 94% of the samples from Pg-*Aechmea* were found in cluster A, while clusters B and C were exclusively or almost exclusively composed of Cf-*Aechmea* samples (100% and 89%, respectively). The distribution of each protist morphospecies on the trained SOM is presented in **Fig. S5**. Differences in the abundances of the functional groups of protists between the three clusters indicated that cluster A is characterized by lower abundances of HNF, algae, and (though non-significant) testate amoebae compared to clusters B and C **(Fig. 43B)**. In contrast, the highest densities of HNF, algae and testate amoeba were recorded in cluster B, with values of algal densities in this cluster two orders of magnitude higher than in the other two clusters. Algal taxa in cluster B were dominated by four morphospecies, while all of the ciliate taxa were found to have very low abundances in this subset **(Fig. S5)**. Cluster C was characterized by intermediate abundances of HNF, algae and testate amoeba **(Fig. 43B)** and the lowest number of protist taxa. The protist community in the bromeliads from this subset was dominated by a small number of HNF and algal taxa and two large ciliates **(Table S4)**.

When the four physical variables and the five ecological variables were introduced into the SOM previously trained with the abundance data for the 24 protist taxa **(Fig. 44)**, we found that cluster A grouped those bromeliads with the lowest tank diameter, the lowest amounts of water and organic matter **(Fig. 44A)**, and the lowest bacterial densities **(Fig. 44B)**.

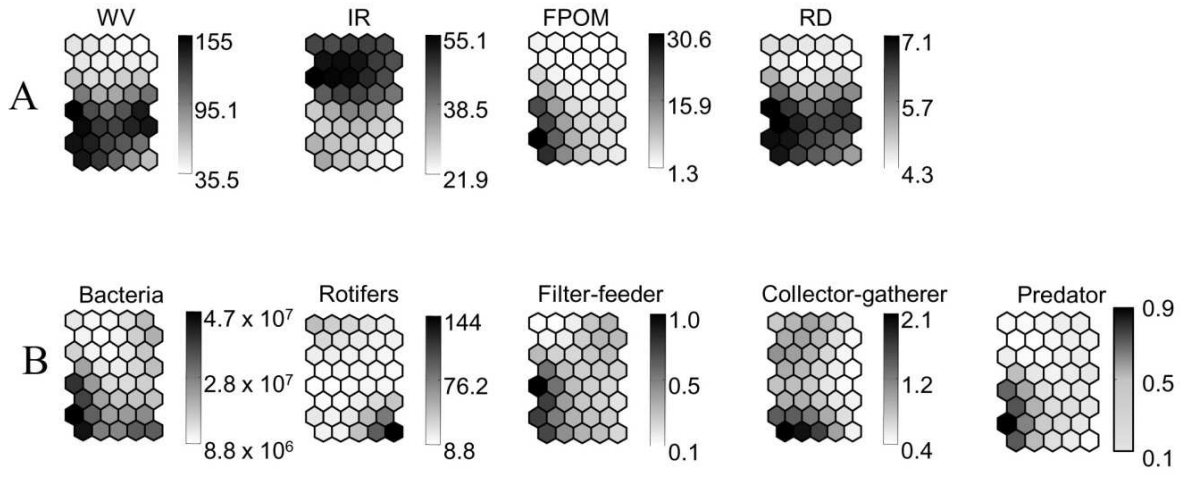


Figure 44. Representation of the four physical **(A)** and biological **(B)** variables that characterized the bromeliads. The mean value for each variable was calculated in each output neuron of the SOM previously trained with protist data. Dark represents a high value, while light is a low value. WV: water volume (mL), IR: incident radiation (%), FPOM: fine particulate organic matter (mL), RD: diameter of the reservoir (cm).

These bromeliads, however, were exposed to the highest percentage of total incident radiation. In contrast, bromeliads from cluster B and C were larger and located in shaded environments. All of the bromeliads in cluster B were associated with *C. femoratus* and were characterized by the highest amounts of water and organic matter. These plants hosted high numbers of bacteria and invertebrates, whatever the FFG **(Fig. 44B)**. The bromeliads in cluster C received moderate amounts of organic matter and were characterized by low abundances of invertebrates (all FFGs) and bacteria but had the highest densities of rotifers.

A schematic illustration of the main trophic relationships between protists and the other components of the food web that takes the three clusters obtained by means of the SOM into account is presented in **Fig. 45**.

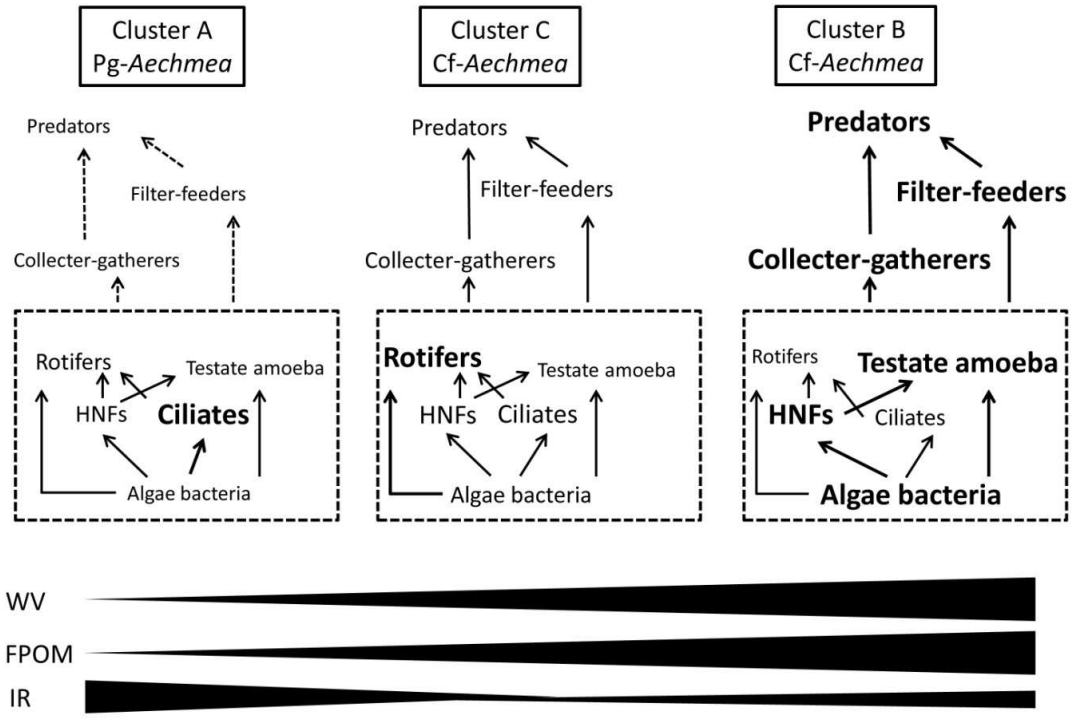


Figure 45. A schematic representation of the three types of aquatic food webs characterizing *A. mertensii* phytotelmata based on taxa abundances for the 63 bromeliads and on the three clusters obtained from the self-organizing map (SOM). The highest abundances of organisms are in bold. Differences in the arrows' thickness indicate potential differences in the strength of the trophic relationships. WV: water volume, FPOM: fine particulate organic matter, IR: incident radiation, HNFs: heterotrophic flagellates. The microbial food web is delimited by a dotted line.

DISCUSSION

Although plant-insect interactions are pervasive in the tropics and elsewhere **(McKey *et al.*, 2005; Rico-Gray & Oliveira, 2007)**, the influence of cross-scale interactions on microorganisms (*i.e.*, how plant-insect interactions affect the microbial components of natural systems) has not yet been investigated. This is owing to the fact that ecologists have primarily focused on the outcomes of predation by grazers/filter-feeders (including their cascading impacts on microbial foodwebs **(Zöllner *et al.*, 2003; Sommer, 2008)** and/or resource availability **(Hoekman *et al.*, 2009; Faithfull *et al.*, 2011)**, while the indirect impacts of non-trophic interactions between plants and/or animals (*e.g.*, competition, mutualisms, chemical cues) upon entire microbial communities have been less often addressed **(Kent & Triplett, 2002; Adl & Gupta, 2006)**. It is, however, well known that organisms may exert community-wide effects *via* physical changes to habitats **(Jones *et al.*, 1994)** with consequences for the structural organization of the occupants and their functions **(Jones *et al.*, 1997)**. These diverse organisms have been defined as physical ecosystem engineers **(Jones *et al.*, 1997)**. They include social insects **(Chapman & Bourke, 2001; Fox-Dobbs *et al.*, 2010)** among which ants are considered the most ubiquitous engineers **(Folgarait, 1998)**. Some ants are known to change habitat structure and the nutrient content of the soil which in turn affect decomposers and higher trophic levels **(Folgarait, 1998; Sanders & van Veen, 2011)**. Also, the nests of leaf-cutting ants (Attini) alter the forest structure and microclimate in the Neotropics **(Correa *et al.*, 2010; Meyer *et al.*, 2011)**. By offering a habitat for epiphytes and animals through the construction of their arboreal nests and the subsequent AGs, ant-garden ants also appear to be typical terrestrial-ecosystem engineers **(Jones *et al.*, 1997)** in both the Neotropics and the Southeastern Asian Paleotropics **(Orivel & Leroy, 2011)**. As dispersal agents for the tank-bromeliad *A. mertensii* in the Neotropics **(Corbara *et al.*, 1999)**, the ant-garden ants *C. femoratus* and *P. goeldii* determine the location of its seedlings, and because these ant species have different nesting preferences as regards light intensity, they indirectly influence the phenotype of the plant **(Leroy *et al.*, 2009)**. As a consequence, *A. mertensii* presents significant plasticity in its vegetative traits which induces changes both in habitat characteristics (*e.g.*, tank shape and size) and resource availability (*e.g.*, incoming water and litter). Here, we provide evidence that the functional structure of the protist communities greatly depend on the identity of the ant partner. As depicted by our SOM analysis, the ants indirectly exert a strong influence on the densities of the different functional groups of protists *via* changes in bacterial resources, habitat structure and available light. The outcome of this

ant-plant interaction is the establishment of different microbial food webs in the same species of tank bromeliad **(Fig. 45)** and therefore the enhancement of the functional diversity in the phytotelm.

The protist richness was significantly higher in large Cf-*Aechmea* individuals compared to the smaller Pg-*Aechmea* individuals. In addition to larger volumes of water and detritus, larger numbers of sub-reservoirs per plant result in greater habitat complexity providing more micro-habitats and resources to protists (Cf-*Aechmea*), and permit more species to coexist. Positive relationships between species richness and heterogeneity/complexity have also been recorded for invertebrates living in diverse bromeliad species **(Richardson, 1999; Jabiol *et al*., 2009)**, and generally both the numbers of taxa and individuals per plant increase with habitat size (*i.e.*, water volume) and number of leaf axils holding water (*i.e.* sub-reservoirs) **(Srivastava *et al*., 2008; Céréghino *et al*., 2010)**. The unexpected differences in the Shannon diversity and evenness indices between the two AGs (opposite patterns when compared to taxonomic richness) probably result from the greater availability of bacterial prey in Cf-*Aechmea* which promotes the dominance of a few species of bacterivorous protists. The latter are probably more subject to competition for food in Pg-*Aechmea* where fewer bacteria develop.

As expected, the abundance of heterotrophic protists increased with bacterial abundance according to the size of the plant and the amounts of organic matter in the phytotelm. The partially-shaded sites selected by *C. femoratus* foster the development of large tank-bromeliads that receive large amounts of organic matter from overhanging trees. Cf-*Aechmea*, and especially the largest individuals grouped in cluster B, was a very favorable site for HNFs and testate amoebae which are known to consume both suspended and attached bacteria, and organic matter. Also, the large amounts of organic matter and microorganisms found in these individuals sustain a higher diversity of macroinvertebrate FFGs, underlining a more complex food web. By fragmenting detrital organic particles, detritivorous invertebrates are known to enhance bacterial activity **(Cummins & Klug, 1979)** and thus the predators of these bacteria. Testate amoebae are frequently associated with organic surfaces and larger reservoirs with a more diverse range of microhabitats likely facilitate their growth. Unlike most HNFs and testate amoeba, the ciliates found in our bromeliads are true filter-feeders, and, owing to their higher volume-specific clearance rates in comparison to other protozoa, they are undoubtedly better adapted to consuming suspended prey in a diluted environment such as the phytotelmata of Pg-*Aechmea*.

In contrast to our predictions, algae show high abundances in the largest Cf-*Aechmea* which receive incident radiations two times lower than Pg-*Aechmea*. This result conflicts with the patterns of algal abundance among "non-AG" bromeliads **(Brouard *et al.*, 2011)** and suggests that the nutrients provided by the decomposition of organic matter, rather than light, are a key factor controlling algal growth in *A. mertensii*. The abundant bacteria and bacterivorous protozoa in the largest Cf-*Aechmea* might stimulate the rate of decomposition of organic matter, thus releasing more nutrients in forms available to algae **(Ngai & Srivastava, 2006)**. In contrast, the small amounts of organic matter and the consequent low abundances of microbial decomposers and their predators in Pg-*Aechmea* revealed a nutrient-limited microcosm likely to restrict algal growth as light is not a limiting factor for photosynthesis in this case. Also, it is likely that the trichome-coated Pg-*Aechmea* leaves outcompete algae for nutrient uptake in water- and nutrient-stressed conditions.

Besides resources, habitat structure and competition for nutrients, predation by detritivorous invertebrates, especially filter-feeding mosquitoes, may be an important controlling factor for phytotlem protists **(Addicott, 1974; Brouard *et al.*, 2010)**. Interestingly, we recorded the lowest abundance of ciliates in the largest Cf-*Aechmea* (cluster B) which contain high densities of filter-feeding insects. Because of their larger size and lack of a protective shell in comparison to HNFs and testate amoeba, ciliates are assumed to be more vulnerable to metazoan predation and this characteristic could also explain their lower abundances in these plants. The main consumers of protists in phytotelmata are non-selective omnivorous filterers mainly represented by mosquito larvae **(Frank, 1983)**. Both protozoa and algae constitute a significant part of the diet of the mosquitoes that inhabit tank-bromeliads **(Brouard *et al.*, 2011)**. Although the significance of mosquito predation on protists cannot be verified from our data, it is likely that this impact is more relevant in Cf-*Aechmea* in which filter-feeders and collector-gatherer insects (which generally consume microorganisms and organic matter) are diverse and abundant. In contrast, the impact of detritivorous invertebrates on the microbial communities in Pg-*Aechmea* is assumed to be weak because potential consumers of microorganisms are often absent or present in very low densities in these plants. The small size of these habitats may limit the attractiveness to adult females in quest of nesting sites. In the same way, we cannot infer from our results the degree to which ants indirectly affect predators and the potential cascading effect on protists. Predatory invertebrates were mainly represented by the large-bodied mosquito larvae *Toxorhynchites purpureus* which is considered an important predator of filter-feeding

mosquitoes **(Céréghino *et al*., 2011)**. We may thus postulate that the presence of *T. purpureus* could reduce the impact of filterers on microorganisms. Our data indicate, however, congruent patterns in the abundances of microorganisms (bacteria and protists) and macroinvertebrate FFGs. Values increased with the increase in phytotelm size showing that resources rather than predation shape the structure of the aquatic communities. This feature is consistent with the finding that an increase in habitat size reduces both predator efficiency and detritivore efficiency in phytotelmata **(Srivastava, 2006)**.

It is widely accepted that nutrient assimilation in epiphytic tank-bromeliads relies heavily on the phytotelm **(Benzing, 2000; Inselbacher *et al*., 2007)**. Thus, larger plants (Cf-*Aechmea*) contain a greater abundance of microorganisms and animals, so that greater amounts of both inorganic and organic nutrients are available to *A. mertensii* through the uptake by the leaf trichomes **(Leroy *et al*., 2009)**. We can assume that the functional structure of the phytotelm food web influences nutrient assimilation by the leaves, and thus plant fitness. This assumption is strengthened by the recent study by **Leroy *et al*. (2011)** who found that, for a similar phytotelm size, Cf-*Aechmea* produce more flowers and fruits per inflorescence than Pg-*Aechmea*. However, the size of the phytotelm is probably not the only factor influencing the fitness of *A. mertensii* as ants could also play a direct role in the transfer of nutrients to the plants most likely through the roots of the bromeliad **(Leroy *et al*. 2011)**.

Because ant–plant interactions determine the light-exposure conditions, the physical structure of the container habitat, and the amount of detritus at the base of the aquatic food web in the bromeliad *A. mertensii*, functional shifts (mostly abundance patterns) occur as the protist community structure changes from one ant partner to the other. This study therefore underscores how one level of interspecific interaction (an ant-bromeliad mutualism) can affect another level of interaction (the bromeliad food web), thereby influencing ecosystem function. Finally, Neotropical ant-garden ants act not only as terrestrial-ecosystem engineers but also aquatic-ecosystem engineers.

SUPPORTING INFORMATION LEGENDS

Text S3. The Self-Organizing Map algorithm used as a tool to establish congruent patterns between bromeliads, the protist taxa inhabiting their tanks, and environmental and ecological variables.

To bring out the relationships between the bromeliads and the protist taxa inhabiting their tanks, we used the Self-Organizing Map algorithm (SOM, neural network). Combining ordination and gradient analysis functions, the SOM is a convenient way to show high-dimensional ecological data in a readily interpretable manner without prior transformation. The SOM algorithm is an unsupervised learning procedure that transforms multi-dimensional input data into a two-dimensional map subject to a topological (neighbourhood preserving) constraint [details presented in **Kohonen, (2001)**]. The SOM thus plots the similarities of the data by grouping similar data items together onto a 2D-space (displayed as a grid) using an iterative learning process that was presented in **Park *et al.* (2003)**. The SOM algorithm is especially relevant for analyzing sets of variables that vary and co-vary in a non-linear fashion, and/or that have skewed distributions. Additionally, the SOM algorithm averages the input dataset using weight vectors through the learning process and thus removes noise. A full description of the modeling procedure employed here (*i.e.*, training, map size selection, number of iterations, map quality values) was provided in **Park *et al.* (2003)** and **Céréghino & Park (2009)**.

The data set presented to the network consisted here of 63 independent samples (63 bromeliads) characterized by p descriptors (24 protist morphospecies). Each sample is represented by a vector that includes all p descriptors, and there are as many sample vectors as samples. The input layer is comprised of p nodes, or neurons. The output layer forms a rectangular two-dimensional grid (map) with C neurons laid out over a hexagonal lattice. Each neuron c_j of the output layer is also called a ‘‘cell’’ (shown as a hexagon), and is linked to the neurons i = 1, 2, . . . , p of the input layer by connections that have weights w_{ij} associated with them, forming a vector w_{ij}. These weights represent the virtual values for each descriptor in each output neuron such that each cell in the output layer c_j stores a ‘‘virtual vector’’ of connection weights w_{ij}. These virtual vectors represent the co-ordinates of centers of groups of similar input vectors, where similarity is measured in terms of Euclidean distance $D(x, w_j)=[\Sigma(i=1, . . . , p) (x_i – w_{ij})2]^{1/2}$ for all neurons c_j. The aim of the SOM is to organize the distribution of sample vectors in a two-dimensional space using their relationship to the

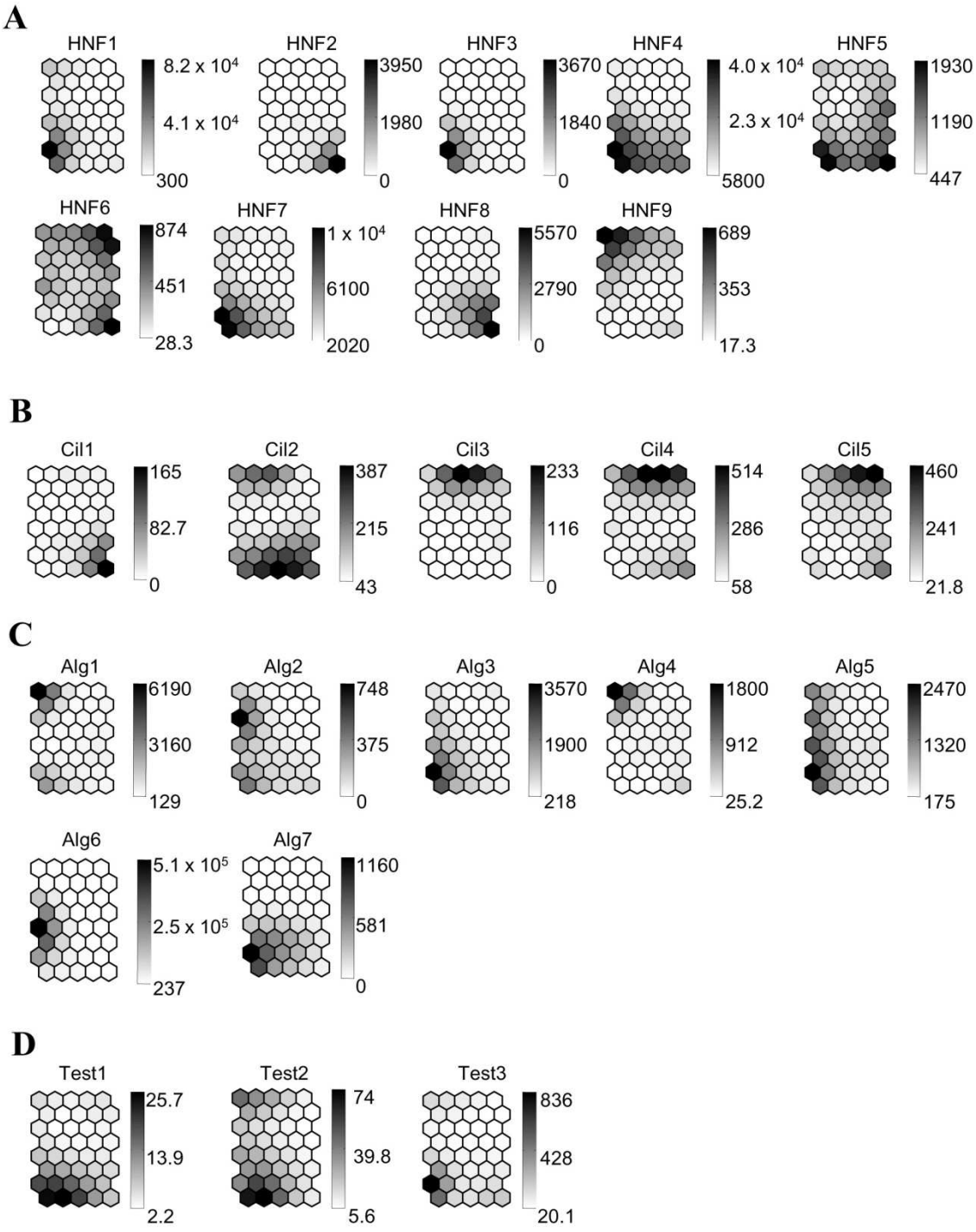
virtual-vector distribution, thus preserving the similarities and the differences between the input vectors. Similar input vectors are allocated to the same virtual vector and the virtual vector changes with the addition of new input vectors. The virtual vectors that are neighbors on the map (neighboring neurons) are expected to represent neighboring groups of sample vectors; consequently, sample vectors that are dissimilar are expected to be distant from each other on the map. The process of organization involves the random selection of a sample vector that is presented as input in the SOM. Using a distance measure, the sample vector is compared to each virtual vector that has been randomly assigned to the output neurons at the beginning of the algorithm. The output neuron for which the virtual vector is closest to the sample vector is selected and called the ‘‘best matching unit’’ (BMU), or ‘‘winner.’’ The virtual vectors of the BMU and of its neighbors are then moved slightly (connection weights are adjusted) towards the sample vector using a Gaussian function. The process is repeated for all of the samples until a total of 10 000 iterations is completed. At the end of the training, a BMU is determined for each sample vector such that each sample (bromeliad) is assigned to a neuron on the map, and the virtual values of the descriptors (abundances of protist morphospecies) are known for each neuron on the map. In other words, the bromeliads that are in the same cell are very similar in terms of the morphospecies composition of their tank, and the bromeliads that are distant in the modeling space represent larger expected differences in their protist communities. A k-means algorithm was applied to cluster the trained map. The SOM units (hexagonal cells) were divided into clusters according to the weight vectors of the neurons, and the clusters were justified according to the lowest Davis Bouldin index, *i.e.*, for a solution with low variance within clusters and high variance between clusters **(Céréghino *et al.*, 2003)**. To emphasize patterns in the functional structure of protists among SOM clusters, we calculated the abundance of each broad functional group (*i.e.*, algae, ciliates, HNF, and testate amoebae) in each cluster.

Finally, in order to bring out relationships between variables, we introduced four environmental variables and five ecological variables into a SOM previously trained with the abundance data for the 24 protist morphospecies. During the training, we used a mask function to give a null weight to the nine introduced variables, whereas protist variables were given a weight of 1 so that the ordination process was based on the 24 protist taxa only **(Compin & Céréghino, 2007)**. Setting mask value to 0 for a given component removes the effect of that component on map organization **(Sirola *et al.*, 2004)**.

Table S4. List of the protist morphospecies found in the ant-garden bromeliad *Aechmea mertensii* associated with *Camponotus femoratus* (Cf-Aechmea) and *Pachycondyla goeldii* (Pg-Aechmea) and their main features. Taxonomic determinations were supervised by specialists in the field (Pr A. Couté, D. Sargos and Pr D. Gilbert).

	Occurrence		Length (µm)	Width (µm)	Volume (µm^3)	Morphological characteristics
	Cf-Aechmea	Pg-Aechmea				
HNF1	x	x	14.8	5.3	217.6	Teardrop shape, one single flagellum, euglenoïd: *Menoidium obtusum*
HNF2	x	x	14.9	3.8	8.3	Sickle shape, one single flagellum, euglenoïd: *Menoidium* sp
HNF3	x		26.5	16.9	1054.7	Flattened cell, one single flagellum, euglenoïd: *Hyalophacus*
HNF4	x	x	2.9	2.8	11.9	Spherical, one single flagellum
HNF5	x	x	2.5	2.4	98.0	Spherical cell, two almost equal flagella
HNF6	x	x	4.6	2.7	13.2	Bean shape, two unequal flagella (recurrent and posterior), bodonid
HNF7	x	x	5.4	4.7	62.4	Spherical shape, two unequal flagella, *Monas*
HNF8	x		4.4	2.8	18.1	Teardrop shape, apical conical collar, one single flagella, choanoflagellate
HNF9	x	x	8.5	2.8	34.9	Ellipsoid cell, one single flagellum
Cil1	x	x	111.6	54.3	172203.6	Ellipsoid shape, mouth cavity, hymenostome
Cil2	x	x	46.2	29.3	20756.6	Reniform to ovoid shape, with mouth cavity, *Colpoda*
Cil3	x	x	28.6	8.7	1132.9	Lanceolated shape
Cil4	x	x	28.8	16.1	3906.8	Ovoid shape, end free from cilia, but one caudal cilia, *Urotricha*
Cil5	x	x	16.6	8.7	657.5	Elongated-ovoid cell, entirely covered with cilia
Alg1	x	x	17.7	5.0	231.6	Ellipsoid cells, free or in a lorica, *Bumilleriopsis*
Alg2	x	x	10.3	5.3	151.4	Square shape, four spiny projections, *Chodatella*
Alg3	x	x	18.1	2.4	8.8	Cells spindle-shaped, *Monoraphidium*
Alg4	x	x	16.0	12.9	1393.4	Hemispherical shape, *Haematococcus*
Alg5	x	x	5.2	3.2	27.9	Ellipsoid shape
Alg6	x	x	2.9	2.6	10.3	Spherical shape, *Chlorella*
Alg7	x		4.8	3.2	25.7	Ovoid to spherical shape, with lorica
Test1	x	x	61.3	40.9	53720.7	Hemispherical lorica with spines, *Euglypha* sp1
Test2	x	x	38.6	36.4	26746.3	Spherical lorica with invaginated pseudostome, *Cyclopyxis*
Test3	x	x	17.6	13.2	1696.5	Hemispherical lorica with spines, *Euglypha* sp2

Figure S5. Gradient analysis of the abundance (*i.e.*, number of individuals per mL) for each protist taxon (A: heterotrophic nanoflagellates, B: ciliates, C: algae, D: testate amoebae) on the trained SOM represented by a shaded scale (dark = high abundance, light = low abundance). HNF: heterotrophic nanoflagellates, Cil: ciliates, Alg: algae, Test: testate amoebae. For a detailed description of the 24 taxa, see **Table S4**.



PUBLICATION 4 : LES CARCASSES DE FOURMIS ET LA STRUCTURE DE L'HABITAT FAÇONNENT LES COMMUNAUTÉS MICROBIENNES DANS LA BROMÉLIACÉE À RÉSERVOIRS INSECTIVORE, *CATOPSIS BERTERONIANA*

Préambule

La majorité des Broméliacées à réservoirs reçoivent de la matière organique détritique en provenance de la litière. Celle-ci est captée dans sa chute par l'agencement des feuilles de la Broméliacée, ce qui permet une alimentation en eau et en détritus du phytotelme. Toutefois, certaines espèces, telles *Catopsis berteroniana* et *Brocchinia reducta*, se sont adaptées à des environnements extrêmes que représentent par exemple les inselbergs et les tépuys. Au sein de ces formations géologiques, les plantes sont soumises à la combinaison de nombreux facteurs environnementaux (sols acides, fortes pluies, ensoleillement intense, vent violent, amplitude thermique importante…), ce qui naturellement seraient défavorables à l'établissement de végétaux **(Benzing, 2000 ; McPherson, 2007 ; Karagatzides *et al.*, 2009)**. Curieusement, ces environnements abritent une flore (et une faune) riche et diversifiée, où les plantes ont développé de nombreuses adaptations (feuilles sclérophylles, réduites, cireuses, brillantes, en touffes ou en rosettes, en urnes…) **(Jolivet, 1990)**. La carnivorie représente également une stratégie que certaines plantes ont développée afin de coloniser de tels milieux et s'affranchir ainsi de la pauvreté du substrat. Ainsi, au sein de la réserve des Nouragues, *C. berteroniana* capture et utilise la matière organique animale (insectes) pour sa nutrition **(Frank & O'Meara, 1984)**, ce qui lui a permis de coloniser et de se développer sur le sommet de l'inselberg, milieu très ouvert et soumis à de fortes variations journalières thermiques et hygrométriques **(Sarthou *et al.*, 2009)**.

Cette quatrième étude est donc consacrée à l'analyse des communautés microbiennes aquatiques de *C. berteroniana.* Plus précisément, nous avons cherché à savoir si l'origine de la matière organique animale pouvait influencer les communautés microbiennes. Nous avons ainsi analysé la composition des carcasses d'invertébrés piégées dans les réservoirs de 26 individus de *C. berteroniana* ainsi que la distribution des communautés de micro-organismes et d'invertébrés.

Nos résultats montrent que les fourmis représentent la principale source de matière organique pour le phytotelme, et constituent avec le volume d'eau et le nombre de réservoirs, les principaux facteurs qui structurent les communautés microbiennes des réservoirs de *C. berteroniana*. Des travaux complémentaires d'analyse de la diversité taxonomique bactérienne par des approches de biologie moléculaire (Fingerprint et clonage séquençage) sont en cours d'analyse et viendront compléter ultérieurement cette étude.

Les analyses et les dénombrements des cadavres de macro-invertébrés ont été réalisés au Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement de l'Université Paul Sabatier de Toulouse. Les dénombrements et l'analyse des micro-organismes et des micro-invertébrés ont été réalisés au Laboratoire Microorganismes: Génome et Environnement. J'ai participé à la campagne d'échantillonnage, effectué les dénombrements des micro-organismes et micro-invertébrés, analysé les résultats et contribué à la rédaction de l'article.

Article en préparation

Ant carcasses and habitat structure shape microbial communities in the insectivorous tank-bromeliad *Catopsis berteroniana*

Olivier Brouard, Bruno Corbara, Céline Leroy, Régis Céréghino, Laurent Pélozuelo, Alain Dejean, Anne-Hélène Le Jeune & Jean-François Carrias

Ant carcasses and habitat structure shape microbial communities in the protocarnivorous bromeliad *Catopsis berteroniana*

Olivier Brouard[1, 2], Bruno Corbara[1, 2], Céline Leroy[3], Régis Céréghino[4,5], Laurent Pelozuelo[4,5], Alain Dejean[3,5], Anne-Hélène Le Jeune[1, 2] and Jean-François Carrias[1, 2*]

[1] CNRS - UMR 6023, Laboratoire Microorganismes, Génome et Environnement (LMGE), Complexe Scientifique des Cézeaux, BP 80026, 63171 Aubière cedex, France
[2] Clermont Université, Université Blaise Pascal, BP 10448 F-63000 Clermont-Ferrand, France
[3]CNRS - UMR 8172, Écologie des Forêts de Guyane (Ecofog), Campus agronomique, BP 709, 97387 Kourou cedex, France
[4] CNRS - UMR 5245, Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement (EcoLab), 31055 Toulouse, France
[5] Université de Toulouse, UPS, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France

ABSTRACT

Carnivorous plants trap animals and use their carcasses to acquire inorganic nutrients for their own nutrition, which enable them to colonize nutrient-poor habitats. Although some pitcher insectivorous plants are generally considered as carnivorous *sensu lato*, no evidence of secretion of digestive enzymes has been observed in their pitcher, leading to the notion of protocarnivory. The digestive processes involved in this case rely on a aquatic food web, among which microorganisms are expected to play a key role both in prey degradation and in plant nutrition. In this study, we examined how the composition of dead insects and habitat structure affect the assemblage of aquatic microbial communities inhabiting the tank-forming bromeliad *Catopsis berteroniana*, a protocarnivorous pitcher plant located in sun exposed habitat in French Guiana. Our results show that animal's carcasses are mostly composed of dead ants and that an increase in their number improves bacterial densities. We also showed that bacteria, rotifers and algae were the dominant microbial biomass in the fluid suggesting a complex scenario of prey degradation in the fluid of *C. berteroniana*. Potential roles of microbial communities within microbial food web in *C. berteroniana* are discussed.

Key words: microbial communities; tank-bromeliads; *Catopsis berteroniana*; phytotelmata; French Guiana; insectivorous plants

INTRODUCTION

Since the pioneer studies of **Darwin (1875)**, carnivorous plants have fascinated numbers of ecologists. To meet their requirements for inorganic nutrients, such as nitrogen and phosphorus, these plants trap and digest insects **(Schulze *et al.*, 1997)**, enable them to colonize nutrient-poor habitats such as bogs, outwash sand plains, and inselbergs **(Givnish *et al.*, 1984; Benzing, 1987, 2000; Juniper *et al.*, 1989; Ellison & Gotelli, 2001; Karagatzides *et al.*, 2009)**. Leaf-organs are responsible for trapping prey. Traps can be active as in the case of sundews (Droseraceae), or passive when leaves constitute a pitfall trap (either tubular or pitcher-shaped). Passive pitfall traps (also called pitcher traps) are characteristic of Sarraceniaceae, Nepenthaceae, Cephalotaceae and the Bromeliaceae *Brocchinia* and *Catopsis*. It has been estimated that such plants obtain up to 80% of their nitrogen from captured prey **(Schulze *et al.*, 1997; Ellison & Gotelli, 2001; Butler & Ellison, 2007)**. Considering that most carnivorous plants have weakly developed root systems **(Butler & Ellison, 2007; Adlassnig *et al.*, 2011)**, the general view is that their nutrition primarily relies on prey-derived nutrients **(Darwin, 1875; Lloyd, 1942; Ellison & Gotelli, 2009)**.

Carnivorous plants (*e.g.* Sarraceniaceae, Nepenthaceae) have multicellular glands involve in the secretion of digestive enzymes and in the absorption of insect-nutrients **(Owen, 1999; Givnish *et al.*, 1984)**. Moreover, nutrient cycling is facilitated by the presence of aquatic microorganisms and invertebrates forming a food web in the pitcher. In *Sarracenia purpurea*, the prey-insects are shredded by flesh fly (*Fletcherimyia fletcheri*, Sarcophagidae) and midge larvae (*Metriocnemus knabi*, Chironomidae), and then decomposed and mineralized by microorganisms **(Buckley *et al.*, 2010)**. Primary producers are lacking **(Cochran-Stafira & von Ende, 1998; Butler *et al.*, 2008)** and bacteria form the first trophic level. They are consumed by bacterivorous protozoa, bdelloïd rotifers, and by histiotomatid mites **(Butler *et al.*, 2008; Karagatzides *et al.*, 2009)**. The microbial portion of the food web is strongly controlled by omnivorous filtering mosquito larvae that ingest pieces of dead prey, small protozoa and bacteria **(Addicott, 1974; Kneitel & Miller, 2003; Cochran-Stafira & von Ende, 1998)**. The flesh fly larvae are omnivorous predators that feed on the mosquito larvae and shred prey as well **(Butler *et al.*, 2008; Buckley *et al.*, 2010)**. Conversely, bromeliad plants like *Catopsis* do not produce digestive enzymes and are qualified as "protocarnivore" **(Givnish *et al.*, 1984)**. Instead, they hold rainwater in their traps, thus forming small pools that provide a habitat for aquatic microorganisms and invertebrates.

These plants are called phytotelmata ("plant-held water"). Dead insects collect in the leaf bases are utilized by bacteria and other micro- and macroorganisms. Microbial excretion and invertebrate feces then provide a source of nutrients for the plant, which are absorbed by specialized leaf trichomes. In other words, protocarnivorous plants could be considered as 'assisted carnivores'.

The aquatic microcosm supported by pitcher traps has proven a powerful tool for controlled studies of food web structure and function, because it is small in size, highly replicated, can be exhaustively sampled, and yet contains simplified communities with multiple trophic levels. However, most of our current knowledge of food web structure in pitchers of true carnivorous plants (reviewed in **Adlassnig *et al.*, 2011**) has come from studies of the insectivorous Sarraceniaceae *Sarracenia purpurea* L. in which aquatic communities appear mainly controlled by the amount of prey and habitat size **(Kneitel & Miller, 2002; Miller *et al.*, 2002; Hoekman, 2007)**. Much less is known about the food web in protocarnivorous, tank-forming bromeliads like *Catopsis berteroniana* and *Brocchinia reducta*. Previous studies on non-carnivorous bromeliads highlighted the role of vegetative traits (habitat complexity), food resource (detrital inputs) and habitat size (water volume) in shaping invertebrate species assemblages **(Armbruster *et al.*, 2002; Srivastava, 2006; Jabiol *et al.*, 2009; Céréghino *et al.*, 2011)**. Therefore, if the digestive process only relies on the aquatic food web in protocarnivorous bromeliads **(McPherson, 2007; Adlassnig *et al.*, 2011)**, then both prey capture (quality and quantity) and habitat structure are expected to play a key role in shaping microbial communities in a kind of microorganism-plant-microorganism feedback loop, where variation in foliar traits mediated by microbe-assisted nutrition affect prey capture and, subsequently, microbial structure. In order to test these assumptions, we analysed the quantitative patterns of microorganisms (from bacteria to rotifers) in the tank-forming bromeliad *Catopsis berteroniana*, in relation to 14 habitat variables (vegetative traits, size, etc.) and insect capture (identity and number of prey in the pitchers).

MATERIALS AND METHODS

Study site

The study was carried out on a granitic inselberg in a primary rainforest, characteristic of the eastern Amazon, around the Nouragues Tropical Forest Research Station (4°5' N,

52°41' W, French Guiana). The area is totally uninhabited, and anthropogenic disturbance on the inselberg is limited to scientific activities. The Nouragues Station is located 100 km from Cayenne in the Nouragues Natural Reserve (see **Brouard *et al.*, 2012** for a map of the study site). On the inselberg, relictual patches of savanna ("rock-savannas") can be found intermingled with patches of shrubby trees belonging to the Clusiaceae, Myrtaceaea and Bombacaceae families **(Sarthou *et al.*, 2009)**. The climate is tropical moist, with circa 3,000 mm of annual precipitation distributed over 280 days. There is a major drop in rainfall between September and November (the dry season) and another shorter and more irregular dry period in March. The maximum and minimum monthly temperatures average 33.5°C (32.1-35.8°C) and 20.3°C (19.7-21°C), respectively. The inselberg is also characterized by high daily variation of air temperature and moisture (from 18 to 55 °C and from 20% to 100%, respectively; **Sarthou *et al.*, 2009**).

The plant

Catopsis berteroniana is epiphytic and occurs in open, sun-exposed areas. All *Catopsis berteroniana* individuals were rooted on *Clusia minor* shrubs. Although it intercepts small amounts of windborne nutrients and leaf litter, its nutrition mostly relies on the capture of terrestrial insects thanks to a powdery wax that cover the surface of its leaves **(Frank & O'Meara, 1984)**. The epicuticular wax is both supposedly involved in UV-reflecting properties employed in insect attraction **(Frank & O'Meara, 1984; Gaume *et al.*, 2004; McPherson, 2007)**, and also acts as a slippery surface that allows the plant to catch insects that fall in the tank **(Givnish *et al.*, 1984; Gaume *et al.*, 2004,** pers. obs**)**. Despite no evidence of digestive enzymes production by the bromeliad **(Adlassnig *et al.*, 2011)**, it is assumed that prey degradation is performed by the inquiline community that inhabits the tanks, especially microorganisms.

Sampling and field data

Field data acquisition and sampling were carried out during October 2009 (dry season). We selected 26 individuals of *Catopsis berteroniana*, growing as epiphytes on *Clusia minor* shrubs located on the summit of the inselberg (420 m a.s.l.). We focused on mature bromeliads at the flowering stage, to avoid possible bias resulting from ontogenetic gradients. Sample collections necessary to scientific research are authorized by the Nouragues Field

Station Scientific Board, provided that their impact upon the environment is considered negligible (see guidelines at http://www.nouragues.cnrs.fr/GB-collections.html). In accordance with these guidelines, we used a non-destructive sampling technique to extract the water contained in the plants (*i.e.* the bromeliads were not harvested, nor dismantled).

Prior to sampling, each tank-bromeliad was described with 14 "environmental" variables. A first set of 8 variables included: the elevation above the ground (m), plant height (cm) and plant canopy width (cm) (estimated as the mean of two random measurements taken at 90°), the total number of leaves and the number of distinct wells constituting the reservoir, the length and width of the longest leaf and the diameter of the reservoir (cm) (estimated as the mean of two random measurements taken at 90°). Aquatic communities were sampled by collecting the water retained in the plants. We emptied the wells in each individual by sucking its containing out, and therefore obtained a second set of 5 environmental variables: the volume extracted (mL), the amount of fine particulate organic matter (FPOM; 1000 to 150 µm in size), the number of dead prey and the dry weight of animal prey (see Laboratory analyses).

Water samples were collected with 10-mL micropipette with the end trimmed to widen the orifice **(Jabiol *et al.*, 2009; Jocqué *et al.*, 2010b)** and the volume extracted from each bromeliad was measured using a graduated cylinder. Water was then filtered through a 150-µm pore-size nylon screen, and immediately fixed with 4 percent (final concentration) formaldehyde and 2% acid Lugol's solution in 15-mL plastic tubes (Falcon®) before taking the samples to the laboratory to count the different groups of microorganisms, including the rotifers. The 150-µm pore-size nylon screen was rinsed with distilled water and the > 150-µm fraction, containing dead prey (carcasses), FPOM and macroinvertebrates, was preserved in 4 percent (final concentration) formaldehyde before taking those samples to the laboratory.

Laboratory analyses

The amount of FPOM was expressed as preserved volume (mm^3) after decantation in graduated test-tubes (see also **Harlan & Paradise, 2006**). Prey carcasses were separated from the FPOM with forceps using a stereomicroscope, and then identified and enumerated. Because most prey were dismantled, we counted the head capsules of arthropods. Prey were almost exclusively composed by hymenopterans, mainly ants. Due to their weak abundances, other prey belonging to hemipterans, coleopterans and dipterans, were not considered in the

analysis (see below). For each plant, all of the prey was then dried at 60°C during 48h and weighted.

For bacterial abundance, a 1 mL subsample (from < 150-µm formaldehyde-fixed samples) was filtered through a 10 µm mesh nylon screen to remove the largest organic particles which can clog the cytometer. After staining with SYBR Green I (10^{-4} M), cell densities were analyzed through flow cytometry (Becton Dickinson FACS Calibur). Algae and heterotrophic nanoflagellates (thereafter HNF) were counted under epifluorescence microcopy. Formaldehyde-fixed subsamples of 1-5 mL were stained with primulin **(Caron, 1983)**, collected onto 0.8 µm pore-size black Nuclepore filters, mounted with oil between a glass slide and a cover slip, and then stored at –20°C until counting was performed. The slides were examined under UV light (340-380 nm) at x1100 magnification on a Leica DC 300F epifluorescence microscope. Pigmented protists were detected using the red autofluorescence of chlorophyll *a* under blue light (450-490 nm) excitation. Subsamples of 1-5 mL (from < 150 µm lugol-fixed samples) were settled in plankton chambers to count cyanobacteria, large size algae, protozoa (ciliates and rhizopods) and rotifers. Counts were performed under an inverted Leitz Laborlux microscope equipped with an image analyzer at x500 magnification for cyanobacteria and protozoa, and at x100 magnification for rotifers. Organisms were classified according to dimensions and body shape.

The biomasses of microbial communities were estimated from the mean volume of each taxon based on the corresponding geometric shapes. Total volume of each community was then calculated by summing the individual volume of each taxon. Carbon content was estimated using carbon-volume conversion factors. We considered that 10^6 μm^3 = 1 µg (wet weight) and assumed that organic cell carbon represents 12 percent of the wet weight biomass for algae and cyanobacteria **(Carrias *et al.*, 1998)**. The carbon content of other microbial communities was calculated assuming 204 fgC μm^{-3} for bacteria **(Loferer-Krößbacher *et al.*, 1998)**, 200 fgC μm^{-3} for flagellates **(Børsheim & Bratbak, 1987)** and 190 fgC μm^{-3} for ciliates and rhizopods **(Putt & Stoecker, 1989)**. Rotifers belonged exclusively to genus *Habrotrocha* sp., and, due to osmobiosis (*sensu* **Nogrady *et al.*, 1993**) and the consequent body shrinkage in fixed samples, mean biovolume of this taxon was corrected according to **Błędzki & Ellison (1998)**. Carbon content of rotifers was estimated assuming 1 μm^3=125 fgC **(Mitchell *et al.*, 2003)**.

Data analyses

Relationships between all environmental variables, bromeliads data and microbial abundances data were examined using multivariate ordination. Microbial abundances were log (n+1) transformed prior to analyses. An initial Detrended Correspondence Analysis (DCA) in CANOCO v4.5 showed that a linear model was most applicable because of low species turnover (gradient = 1.494) along axis 1 **(Lepš & Šmilauer, 2003)**; thereafter, Redundancy Analysis (RDA) was used to examine microbial relationships with the 14 environmental variables. Forward selection was employed to test which of the 14 environmental variables explained a significant ($P < 0.05$) proportion of the species variance. The significance of explanatory variables was tested against 500 Monte-Carlo permutations. These analyses were conducted with R software **(R Development Core Team 2010)**.

RESULTS

Vegetative traits of the bromeliad Catopsis berteroniana

The shape of the rosettes, which determines the aquatic habitat, was rather homogenous between all measured bromeliads **(Table 5)**. The rosettes are characterized with a mean of 17 leaves forming an average of 16 distinctive wells. Diameter of the central tank averaged 7.1±0.7 cm. Plant height and canopy width were 31.2±3.9 cm and 23.4±2.4 cm, respectively. The mean elevation of the bromeliads above the ground was 1.0±0.4 m (range: from 0.4 to 2 m) and all plants (and their aquatic biota) were located in sun exposed areas, receiving on average 72.5±13.3 % of the total incident radiation (see also **Brouard *et al.*, 2011**).

Water and detrital organic content of the phytotelmata

The tank of *C. berteroniana* held on average 43 mL of water and from 0.1 to 2 mL of FPOM per plant **(Table 5)**. The total amount of FPOM averaged 0.8 mg and the dry weight of remains of arthropods trapped by a single bromeliad averaged 21 mg. Dead organisms were largely composed of hymenopterans with a mean of 75.3%. Each plant contained on average the remains of 12 ants and 2.5 others hymenopterans **(Table 5)**. The ants belonged mainly to *Camponotus crassus* and *Crematogaster* sp. near *curvispinosa*. The remaining prey were

mostly composed by carcasses of coleopterans, hemipterans and dipterans with 8.1, 6.7 and 6.1%, respectively.

Table 5. Main vegetative and tank content characteristics of the tank-bromeliad *Catopsis berteroniana* located on the Nouragues inselberg (French Guiana). Mean values (± SD) were calculated from 26 individual plants.

Vegetative traits	Mean±SD	Range
Plant height (cm)	31.2 ± 3.9	22.5-37.5
Plant width (cm)	23.4 ± 2.4	17.5-27.5
Total number of leaves	17.0 ± 1.5	15-19
Number of distinct wells	16.0 ± 1.5	14-18
Length of the longest leave (cm)	31.2 ± 3.8	22.5-37
Width of the longest leave (cm)	5.0 ± 0.5	3.8-5.9
Reservoir height (cm)	21.9 ± 3.0	16-27
Diameter of the reservoir (cm)	7.1 ± 0.7	5.7-8.8
Tank content		
Amount of fine particulate organic matter (mL per plant)	0.8 ± 0.6	0.1-2
Number of dead ants per plant	12.5 ± 8.5	1-37
Number of dead hymenopterans per plant (excluding ants)	2.5 ± 2.7	0-11
Total amount of dead animals (mg dry weight per plant)	21.2 ± 17.3	4.7-88.9
Water volume (mL per plant)	42.7 ± 17.8	15-95

Abundances and carbon content of microbial communities

Abundances of bacteria and cyanobacteria averaged 6.6±6.2 $x10^6$ cell.mL^{-1} and 1.8±2.0 $x10^3$ cell.mL^{-1}, respectively. Eukaryotic algae were more abundant than cyanobacteria in all the plants, and reached a mean density of 1.5±2.7 $x10^4$ cell.mL^{-1}. Mean densities of HNF, ciliates and rhizopods were 3.2±3.8 $x10^3$ cell.mL^{-1} (range: 0.3 to 18.2 $x10^3$ cell.mL^{-1}), 91.3±134.6 cell.mL^{-1} (8.0 to 685.3 cell.mL^{-1}), and 41.4±41.7 cell.mL^{-1} (0 to 148.8 ind.mL^{-1}) respectively. The density of rotifers averaged 38.0±30.0 ind.mL^{-1} (0.5 to 101.3 ind.mL^{-1}).

Bacteria dominated the microbial community for 53.8% *C. berteroniana*, with an average biomass of 2.2±2.0 µgC.mL^{-1} (maximum: 7.1 µgC.mL^{-1}), representing 48.9% of the total microbial biomass **(Figure 46)**. In 42.3% of the plants, the microbial carbon content was dominated by rotifers. Their biomass averaged 1.4±1.1 µgC.mL^{-1} (maximum: 3.6 µgC.mL^{-1}) which represented 31.1% of total microbial biomass. All rotifers were identified as the bdelloïd *Habrotrocha* sp. Carbon content of algae and cyanobacteria (0.8±1.8 µgC.mL^{-1},

maximum: 9.4 µgC.mL^{-1}) comprised 18.4% of the carbon content of the microbial communities. *Bumilleriopsis* sp. (Xanthophyceae) was the dominant taxa, representing almost 99% of the autotrophic biomass. Other taxa of eukaryotic algae (0.9% of the autotrophic biomass) were *Chlorella* sp., *Coenococcus* sp. and *Haematococcus* sp. Biomass of cyanobacteria (genus *Stigonema*, *Scytonema* and *Synechocystis*) was low (< 0.01µgC.mL^{-1}) and contributed to 0.2% of autotrophic microorganisms. Protozoa (HNF, ciliates and rhizopods) represented 1.6% of the microbial biomass.

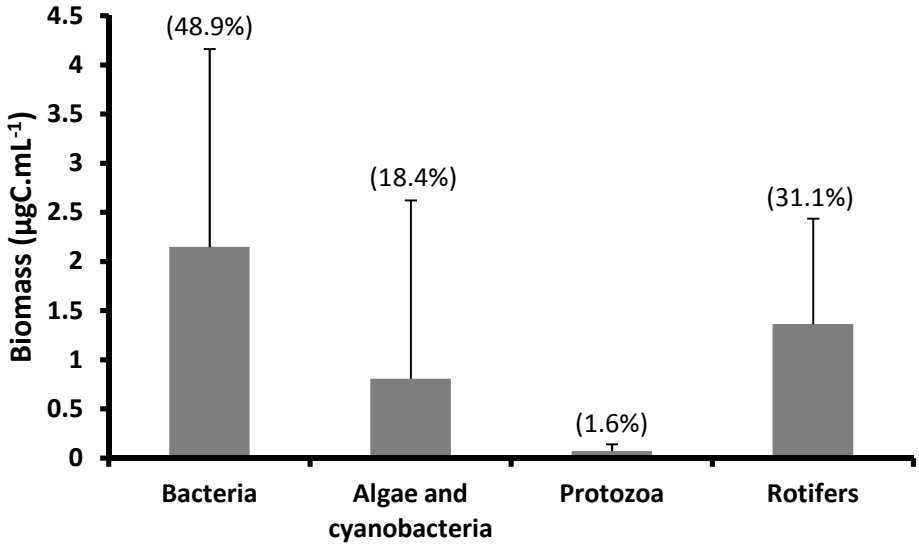


Figure 46. Mean biomasses (µgC.mL^{-1}) of microbial communities found in the tanks of *C. berteroniana*. Values in parentheses indicate the mean relative contribution (%) of each group to total microbial biomass. Protozoa include heterotrophic nanoflagellates, ciliates and rhizopods.

Microbial communities-environment relationships

Axes 1 and 2 of the RDA accounted for 26.4% of the total communities' variance and 76.2% of the communities–environment relationship **(Fig. 47)**. Eigenvalues for axes 1 and 2 were 0.19 and 0.08, respectively. Community–environment correlations were 0.68 for axis 1 and 0.66 for axis 2. Forward selection identified three variables as explaining a significant amount of the community variance (bold arrows in **Fig. 47**): number of dead ants (DA), number of wells (NW) and water volume (WV) (P=0.008, P=0.04 and P=0.05, respectively). The number of dead ants accounted for the greatest proportion of the total canonical eigenvalues (29%; F = 3.90; P = 0.008). Axis 1 showed a gradient of organic matter [amount of dead ants from low (left side of the scatterplot) to high (right)], and to a lesser extend, a

gradient of habitat complexity (*i.e.* number of reservoirs) from low (left side of the scatterplot) to high (right). Axis 2 displayed a clear gradient of habitat size (*i.e.* water volume) from low (bottom) to high (top). Bacterial densities clearly increased with increasing numbers of dead ants, and with habitat complexity **(Fig. 47)**. HNF, algae and ciliates, showed a quite similar pattern but were more related to FPOM and other hymenopterans. In contrast to bacterial densities, the abundances of rotifers, rhizopods and cyanobacteria increased with decreasing numbers of dead ants and habitat complexity.

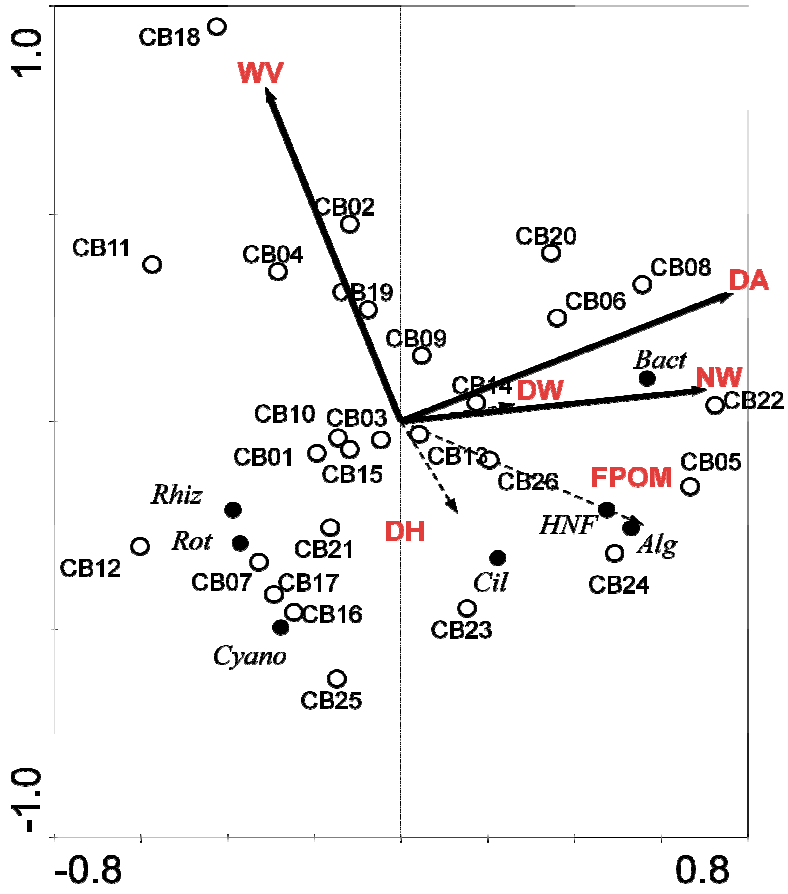


Figure 47. Redundancy analysis (RDA) plot showing bromeliads, environmental variables and distribution of microbial communities in the ordination space. Environmental variables are represented as vectors; directions show the gradients, arrow length represents the strengths of the variables on the ordination space. Black circles indicate distribution of microbial communities in the ordination space. White circles with codes (*e.g.*, CB02, CB23) correspond to individual plants (sampling units). Abbreviations for microbial communities are: Bact, bacteria; Cyano, cyanobacteria; HNF, heterotrophic nanoflagellates; Alg, algae; Cil, ciliates; Rhiz, rhizopods; Rot, rotifers. Abbreviations for environmental variables are: NW, number of distinct wells constituting the reservoir; WV, water volume (mL); FPOM, amount of fine particulate organic matter (mL); DH, dead hymenopterans; DA, number of dead ants; DW, dry weight of animal detritus. Variables explaining a significant ($P < 0.05$) proportion of the species variance are represented by bold arrows; other variables, when representable, are figured by dotted arrows.

DISCUSSION

Understanding which factors affect the community structure of decomposers is of key interest when studying protocarnivorous pitcher plants. To our knowledge, this study is the first attempt to relate microbial community structure to preyed animals in the water reservoir of a protocarnivorous bromeliad. Our results show that animal carcasses in *C. berteroniana* are mostly composed of dead ants, and that bacterial densities increase with the number of trapped ants. We also showed that bacteria, rotifers and algae dominated the microbial biomass in the tanks suggesting a complex scenario of prey degradation in *C. berteroniana*.

Ants are often the dominant prey of insectivorous pitcher plants, such as *Heliamphora nutans, Brocchinia reducta* **(Givnish *et al.*, 1984)**, and *Sarracenia purpurea* **(Hoekman *et al.*, 2007)**. Ants are ubiquitous and numerous animals, especially in tropical lands **(Hölldobler & Wilson, 1990)** where they make up 10 to 15% of animal biomass**.** Their significance as prey for most carnivorous plants results from their ability to explore large surface areas in search of resources for their colony. The number of dead ants per plant recorded by **Hoekman *et al.* (2007**) in *Sarracenia purpurea* (11.1) is close to the value we found in *C. berteroniana* (12.5). This emphasizes that ants are also the main food resources for carnivorous plants that grow as epiphytes in extreme environments such as tropical inselbergs. **Frank & O'Meara (1984)** examined the dead arthropods in four bromeliad species from the Everglades National Park (Southern Florida), including *Catopsis berteroniana*. Dead arthropods were 12 times more numerous in *C. berteroniana* than in the other bromeliads, leading to the conclusion that *C. berteroniana* has ability to insectivory. Hymenopterans constituted most of the carcasses of total trapped invertebrates but in lower proportion compared to this study (45.9% *vs* 75.3%, respectively). The total number of dead prey per plant was higher in the population of *C. berteroniana* from the Nouragues inselberg compared to the study of **Frank & O'Meara (1984)** (19.3±10.7 *vs* 12±5.0, respectively) while, surprisingly, lower water volumes were recorded (42.7±17.8 mL *vs* 172.0±107.0 mL, respectively).

Rotifers dominated microbial biomass in 42.3% of the samples and their densities increased along a gradient of decreasing carcass abundance and decreasing habitat heterogeneity. The bdelloid *Habrotrocha* sp. was the only rotifer inhabiting tanks of *C. berteroniana* with densities (mean = 38.0±30.0 ind.mL^{-1}) close to those recorded in *S. purpurea* (31.8±51.7 ind.mL^{-1}; **Błędzki & Ellison, 1998**). It is likely that they represent the higher predators at the top of the microbial food web, fedding on both bacteria and protists, as

well as fine detritus particles **(Cochran-Stafira & von Ende, 1998; Błędzki & Ellison, 1998)**. Rotifers feed rather on organic matter with a high palatability than on fresh carcasses of ants. They also constituted a food source for invertebrates in both *S. Purpurea* (**Błędzki & Ellison, 1998)** and *C. berteroniana* **(Brouard *et al.*, 2011)**. Habitat heterogeneity may increase their vulnerability to predators by inducing a greater distribution of water between each reservoir, leading to lower water volumes per tank. Rotifers are also strongly involved in nutrient cycling and in the nutrition of pitcher plants. According to **Błędzki & Ellison (1998)**, the release of nitrogen and phosphorus by an average population of rotifers in a pitcher plant far exceeds the amount of nutrients originating from insect capture or rainfall. In addition, in contrast to *S. purpurea, C. berteroniana* lacks shredding invertebrates (**Jabiol *et al.*, 2009; Brouard *et al.*, 2012**), emphasizing the role of rotifers and protozoa in nutrient cycling in this protocarnivorous bromeliad.

Bacteria dominated the microbial biomass in most bromeliads and their densities increased along a gradient of increasing carcass abundance and increasing habitat heterogeneity. The positive effect of habitat heterogeneity on bacterial density is probably the result of the increase in ant carcasses with the number of wells. This shows ant capture increases with plant growth. We do not know the time required for the entire degradation of an ant, although this could inform us about the bacterial activity. It is clearly recognized, however, that animal detritus from trapped insects provides more nutrient-rich resources than materials from leaf-litter **(Yee & Juliano, 2006)**. Moreover, if algae are generally lacking from the food web of carnivorous plants such as *S. purpurea* **(Cochran-Stafira & von Ende, 1998; Butler *et al.*, 2008)**, algae may represented a significant fraction of the total microbial biomass in *C. berteroniana*. Autotrophic microorganisms, almost exclusively *Bumilleriopsis*, were found in all of the bromeliads studied (see also **Brouard *et al.*, 2011, 2012; Marino *et al.*, 2011)**. This suggests that algal community provide the resource basis of a complementary perennial non-detrital food web **(Brouard *et al.*, 2011)**. Thus, despite the presence of a significant algal component, the microbial food web in *C. berteroniana* remained primarily based on the degradation of ant carcasses by heterotrophic bacteria. Nutrient-rich carcasses could stimulate both bacteria and algae biomass in sun-exposed environments (see **Brouard *et al.*, 2011, 2012**). Bacteria could also be stimulated by algae through the production of dissolved oxygen during photosynthesis and by the release of dissolved organic carbon. In turn, bacteria may provide inorganic nutrient to sustain algal growth. This mutualistic relationship probably operates in the tanks of *C. berteroniana*, leading to a congruent pattern

of the distribution of the two communities, a feature already observed among different species of tank bromeliads **(Brouard *et al.*, 2011)** and in various other aquatic ecosystems **(Cole *et al.*, 1988)**.

Nitrogen derived from insect carcasses has been estimated not to be sufficient to support total nutrient required by insectivorous plants **(Chapin & Pastor, 1995; Ellison *et al.*, 2003)**, emphasizing the role of the microbial component in nutrient mineralization and excretion processes **(Błędzki & Ellison, 1998; Butler *et al.*, 2008; Karagatzides *et al.*, 2009)**. In addition, recent studies have highlighted that litter fall **(Moran *et al.*, 2003)**, vertebrate feces **(Clarke *et al.*, 2009, Grafe *et al.*, 2011)** and algae **(Peroutka *et al.*, 2008)** could significantly supply nutrients for plants. Our study provides support of an unsuspected complexity of the microbial food web in *C. berteroniana* with diverse important contributors to the nutrition of the plants, including bacteria, rotifers and algae. Although habitat structure and prey capture play a significant role in shaping microorganisms, variation in foliar traits mediated by microbe-assisted nutrition may affect prey capture and, subsequently, microorganisms, suggesting a kind of microorganism-plant-microorganism feedback loop. This statement cannot be directly deducted from our study and deserves further study. Specifically, it would be useful to disentangle the role of the various components of the microbial assemblage in prey-insects degradation in this protocarnivorous bromeliad.

ACKNOWLEDGEMENTS

Financial support for this study was provided by the *Programme Amazonie II* (Project *2ID*) and the *Programme Nouragues 2009* (Project *Diversité microbienne et réseau trophique aquatique d'une broméliacée épiphyte carnivore à réservoirs, Catopsis beteroniana*) of the French *Centre National de la Recherche Scientifique.* We are grateful to the members of the Nouragues research station (French Guiana) for accommodations, logistical support, and the use of their facilities. We thank Andrea Yockey-Dejean for proofreading the manuscript.

DISCUSSION GÉNÉRALE, CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

L'objectif général de ce travail de thèse a été d'analyser l'influence de différents facteurs environnementaux et biologiques sur la structure et la diversité des communautés microbiennes aquatiques des Broméliacées à réservoirs. Rappelons que les quelques études disponibles n'apportent qu'une image très fragmentée de l'organisation des micro-organismes présents dans cet écosystème. Ce travail contribue à une meilleure compréhension du réseau trophique aquatique détritique du phytotelme des Broméliacées par la prise en compte et l'intégration de l'ensemble des communautés microbiennes aquatiques. Ainsi, cette étude, qui repose sur l'analyse de plus de 300 phytotelmes, met en lumière l'ubiquité de l'ensemble des différentes communautés de micro-organismes dans les phytotelmes des Broméliacées et la présence significative d'organismes autotrophes dans ce réseau considéré jusque là comme entièrement détritique. Ces travaux identifient les principaux facteurs responsables de la structuration des communautés et soulignent l'importance de l'écosystème bromélien pour le maintien de la diversité taxonomique et fonctionnelle des micro-organismes en forêt tropicale.

I. STRUCTURE DU RÉSEAU TROPHIQUE MICROBIEN DANS LES RÉSERVOIRS DES BROMÉLIACÉES

1. Abondance et distribution des communautés aquatiques microbiennes

Nos premières analyses ont permis de montrer que l'ensemble des communautés microbiennes (virus, bactéries, algues eucaryotes et cyanobactéries, protozoaires et micro-métazoaires) des écosystèmes d'eau douce de grande dimension (lacs, rivières) sont aussi présentes dans l'écosystème bromélien, et que ce dernier couvre une large gamme de statuts trophiques, depuis des milieux très oligotrophes jusqu'à des milieux très productifs **(Tableau 6)**. Ainsi, nos travaux révèlent des densités bactériennes s'échelonnant de 2×10^4 à $8{,}2 \times 10^7$ cellules.mL^{-1}, et des densités virales de 2×10^6 à $8{,}3 \times 10^7$ particules.mL^{-1} **(Tableau 6)**. Les valeurs moyennes d'abondances pour les bactéries, les particules virales, les algues, les HNF et les ciliés des Broméliacées correspondent généralement à celles rapportées pour des milieux pélagiques lacustres productifs. Néanmoins, les densités moyennes des protozoaires ciliés, des rhizopodes et des rotifères (de l'ordre de 10^2 ciliés et rhizopodes par mL et 30 rotifères par mL) sont relativement élevées en comparaison de celles rapportées pour des milieux lacustres et lotiques (généralement <100 ciliés et rhizopodes par mL et <10 rotifères par mL). Ces valeurs correspondent à celles retrouvées dans les tourbières et dans d'autres phytotelmes, en particulier ceux de *Sarracenia purpurea*. Chez cette plante toutefois, les

organismes autotrophes sont absents des populations autochtones **(Tableau 6)**. Les valeurs de densité d'algues des Broméliacées à réservoirs (en moyenne 10^4 cellules.mL^{-1}) correspondent à celles mentionnées pour des populations allochtones de *S. purpurea* en Europe **(Gebühr *et al.*, 2006)**.

Tableau 6. Abondances moyennes et extrêmes des principales communautés microbiennes dans les réservoirs des Broméliacées étudiées et valeurs d'abondances de ces communautés pour d'autres environnements aquatiques d'eau douce.

	Phytotelmes			Lacs et réservoirs			Rivières	Tourbières oligotrophes
	Broméliacées		*S. purpurea*	Oligothophes	Mésotrophes	Eutrophes		
	Abondance moyenne	min-max						
Bactéries (x10^6 cellules.mL^{-1})	8,5	0,02-82,3	0,1-10	0,6-5,1	2,7-6,7	3-8	0,1-1	7,3
Virus (x10^7 cellules.mL^{-1})	1,7	0,2-8,3	?	2-8	1-19	5,5-13	0,2-0,6	?
Algues (x10^4 cellules.mL^{-1})	2,8	0-140	négligeable	<0,001-1	0,5-7,8	1-1300	0,01-100	1-10
HNF (x10^3 cellules.mL^{-1})	14,8	0,25-358	0,4-9,2	0,8	0,7-5,7	1,9-21	0,3-7,8	7,4
Ciliés (cellules.mL^{-1})	282,0	0-4,2x10^3	145	0,9-10,8	3,3-51	4-155	0,1-34	255
Rhizopodes (cellules.mL^{-1})	106,6	0-2,9x10^3	?	?	0,1-3	?	max 13,4	139-4200
Rotifères (ind.mL^{-1})	30,3	0-484	22,5-31,8	<0,001-0,01	0,2-0,5	0,07-0,7	0,02-4,2	4,0-5
Références	Cette étude		a, b, c, d, e	f, g, h, i	f, g, i, j, k, l, m	i, n, o, p, q, r, s	t, u, v, w, x, y, z, α, β, γ	δ, ε, λ

HNF : nano-flagellés hétérotrophes ; ? : absence de données

a : **Cochran-Stafira & von Ende, 1998** – b : **Błędzki & Ellison, 1998** – c : **Trzcinski *et al.*, 2005b** – d : **Gebühr *et al.*, 2006** – e : **Kneitel, 2007** – f : **Personnic *et al.*, 2009a** – g : **Tzaras & Pick 1994** – h : **Stockner & Shortreed, 1989** – i : **Carrias *et al.*, 1998** – j : **Sime-Ngando *et al.*, 2008** – k : **Personnic *et al.*, 2009b** – l : **Adrian & Scheider-Olt, 1999** – m **: Biyu, 2000** – n : **Carrias *et al.*, 2002** – o : **Sanders *et al.*, 1989** – p : **Weithoff *et al.*, 2000** – q : **Bennet *et al.*, 1990** – r : **Work & Havens, 2003** – s : **Tijdens *et al.*, 2008** – t : **Sekiguchi *et al.*, 2002** – u : **Baker *et al.*, 2004** – v : **Lemke *et al.*, 1997** – w : **Train & Rodrigues, 1998** – x : **Smith *et al.*, 1998** – y : **Kiss *et al.*, 2009** – z : **Leff, 2000** – α : **Weitere & Arndt, 2003** – β : **May & Bass, 1998** – γ : **Ferrari *et al.*, 1989** – δ : **Gilbert *et al.*, 1998** – ε : **Jackson & Jackson, 2008** – λ : **Mieczan, 2010**.

Constituant en moyenne 50% de la biomasse des micro-organismes, les bactéries représentent la plus grande part de la biomasse microbienne, ce qui souligne le caractère hétérotrophe de cet écosystème **(Benzing, 2000**). Alors que la biomasse des rotifères représente une part importante du carbone microbien (entre 30 et 65%), celle des protozoaires hétérotrophes reste en revanche faible, en particulier dans les réservoirs de *Catopsis berteroniana* (environ 2%). Cette tendance contraste avec les proportions retrouvées au sein des réservoirs d'*Aechmea mertensii*, dans lesquels, en terme de biomasse, la contribution des rotifères demeure faible, de l'ordre de 2 à 4%, et celle des protistes hétérotrophes supérieure à 20%, soulignant probablement un rôle plus accru de ces derniers dans ces réservoirs. En outre, nos résultats indiquent des densités plus élevées de macro-invertébrés (filtreurs et collecteurs) dans les réservoirs d'*A. mertensii* de Petit-Saut que dans ceux des plantes des Nouragues (1,2 et 0,3 ind.mL^{-1}, respectivement). Ainsi, il est probable que ces prédateurs de micro-organismes (en particulier les taxons *Wyeomya*, *Culex* et Chironominii) exercent une pression de prédation plus importante sur les rotifères conduisant par cascade trophique, à une biomasse plus importante des protozoaires dans les réservoirs d'*A. mertensii*.

Comme cela a été rapporté pour des environnements pélagiques et benthiques **(Weinbauer, 2004 ; Danovaro *et al.*, 2008)**, les patrons de distribution des virus au sein des Broméliacées sont identiques à ceux des bactéries, soulignant que la plupart des virus sont bactériophages **(Weinbauer & Höfle, 1998)**. Il apparaît que les bactéries, les virus et les champignons sont cosmopolites au sein du phytotelme des Broméliacées et sont fortement dépendants de la matière organique particulaire. Ces micro-organismes sont fortement impliqués dans la décomposition (bactéries et champignons) et le recyclage (bactérie et virus) de la matière organique et forment la base vivante du réseau trophique détritique. De par l'importance de la litière et des communautés fongiques, la plupart des Broméliacées présentent un phytotelme dont le fonctionnement est sans doute proche des environnements lotiques **(Sigee, 2005)**. Les bactéries sont considérées comme des consommateurs de MOD qui ne peut pas être directement ingérée par les autres organismes, et de par la transformation de cette MOD, elles sont responsables de la libération de nutriments pouvant faciliter la croissance des organismes autotrophes **(Coveney & Wetzel, 1995)**. Ainsi, les bactéries des Broméliacées agissent sans doute à la fois sur la croissance de la plante hôte et sur les algues qu'elle héberge. Les champignons et les virus, qui sont généralement peu considérés dans l'analyse des réseaux trophiques microbiens, apparaissent comme des acteurs essentiels dans le fonctionnement de l'écosystème bromélien. En effet leur cosmopolitisme et leurs fortes

abondances suggèrent que la stratégie parasitaire, extrêmement répandue en milieu aquatique **(Lafferty *et al.*, 2006)**, peut être importante dans ces écosystèmes, contribuant ainsi à accélérer le recyclage des éléments nutritifs. Grâce à leur capacité à dégrader des molécules complexes comme la lignine, la cellulose et la chitine, les champignons sont fortement impliqués dans la minéralisation des matières organiques récalcitrantes **(Abdel-Raheem & Ali, 2004 ; Jobard *et al.*, 2010)**. Ainsi, dans les phytotelmes des Broméliacées, ces organismes auraient un rôle primordial dans la dégradation des litières végétales mais également des carcasses d'invertébrés, qui constituent l'essentiel de la matière organique particulaire chez la Broméliacée protocarnivore *C. berteroniana*. Ils faciliteraient ainsi l'acquisition de ressources pour les bactéries.

Les communautés de protistes des Broméliacées situées sous-couvert végétal [*Aechmea mertensii* associée à *Camponotus femoratus* (Am-Cf), *Vriesea splendens*] sont dominées par les HNF et les rhizopodes alors que celles des plantes localisées en milieu ouvert et en lisière présentent des abondances élevées d'organismes autotrophes et de protistes ciliés [*Aechmea mertensii* associée à *Pachycondyla goeldii* (Am-Pg), *Catopsis berteroniana*, *Pitcairnia geyskesii*]. La structure des communautés microbiennes de ces plantes est assez proche de celle des communautés microbiennes lacustres, notamment celles présentes dans les lacs peu profonds ou de statut trophique élevé **(Jürgens *et al.*, 1999 ; Jürgens & Jeppesen, 2000)**. Les ciliés semblent préférentiellement se développer dans les plantes exposées, où la quantité de matière organique et les densités de bactéries sont généralement plus faibles (plantes de lisières), ou bien où la base de la chaîne alimentaire est composée de détritus d'origine animale (*C. berteroniana*). Les protozoaires ciliés sont de véritables filtreurs et leur taux de filtration plus élevé que celui des autres protistes **(Thouvenot *et al.*, 1999)** les rendent mieux adaptés à consommer des proies dans des environnements plus dilués, notamment dans les individus les plus exposées d'*A. mertensii* au niveau des lisières. De plus, les ciliés sont connus pour être d'importants consommateurs d'algues **(Sherr & Sherr, 1994)** ce qui peut expliquer leur plus fort développement dans les plantes les plus exposées qui sont aussi les plantes avec de grandes quantités d'algues, lesquelles présentent des tailles suffisamment faibles pour être ingérées par des protozoaires ciliés.

2. Importance des algues et structure du réseau trophique microbien

Bien que le fonctionnement de l'écosystème bromélien soit basé sur la dégradation de la matière organique ("detritus-based system") **(Benzing, 2000)** avec une prépondérance des micro-organismes hétérotrophes, ces travaux de thèse mettent en évidence l'importance des algues au sein des réservoirs des Broméliacées, et ce, quelque soit l'espèce de plante considérée et quelque soit sa position au sein de la forêt. Bien qu'en moyenne faible pour l'ensemble des plantes étudiées (environ 5% de la biomasse microbienne), la contribution des algues à la biomasse microbienne totale est extrêmement variable. En effet, pour les plantes situées sur le site des Nouragues (*Guzmania lingulata, Aechmea bromeliifolia, Vriesea pleiosticha, Vriesea splendens* et *Catopsis berteroniana*), elle varie de 0,1 à plus de 30% pour des intensités lumineuses fluctuant entre 15,8 et 72,5% (respectivement pour *G. lingulata* et *C. berteroniana*). La biomasse des algues sur ce site est corrélée à l'énergie lumineuse. En revanche, la contribution des algues dans les réservoirs d'*A. mertensii* (site de Petit-Saut) est faible (en moyenne inférieure à 2%) et cela même au sein des plantes de lisière les plus exposées (*i.e.* Am-Pg ; moy=1,9% ; max=14,8%) qui reçoivent plus de 50% de l'énergie lumineuse incidente. Au sein des réservoirs de cette plante, les fortes abondances algales sont associées aux plantes qui reçoivent une intensité lumineuse inférieure à 30% et qui contiennent de fortes quantités de FPOM (*i.e.* Am-Cf). Ceci suggère que les nutriments provenant de la décomposition de la matière organique contribuent à la croissance des algues et que la lumière n'est pas un facteur limitant pour les algues de cette Broméliacée. Chez *C. berteroniana*, la source d'énergie que fournissent les insectes morts est connue pour être une ressource plus riche que la litière végétale (**Yee & Juliano, 2006)**, pouvant expliquer les fortes abondances et biomasses des algues (et des bactéries) dans les phytotelmes de cette Broméliacée. De plus, nos résultats révèlent que les algues montrent des patrons de distribution similaires à ceux des bactéries et que leurs densités sont corrélées. Les algues sont connues pour sécréter des exsudats contribuant à la croissance bactérienne, alors que les bactéries fournissent les éléments minéraux nécessaires à la croissance algale. Les exemples de relations algues-bactéries sont courants en milieu aquatique **(Sigee, 2005 ; Azam & Malfatti, 2007 ; Carrias & Sime-Ngando, 2009)** et le couplage bactéries-producteurs primaires affecte significativement le fonctionnement des écosystèmes **(Azam & Malfatti, 2007)**. Dans les réservoirs de *C. berteroniana*, la biomasse algale peut surpasser la biomasse bactérienne et en moyenne le rapport de biomasses algues/bactéries est proche de 1. En terme de carbone les algues forment donc une part comparable à celle des bactéries chez cette plante

insectivore. Ces résultats nous conduisent à émettre l'hypothèse que la production primaire dans les réservoirs de *C. berteroniana* pourrait être de première importance.

Nos résultats indiquent également que les algues présentes sont consommées par les organismes herbivores, notamment les larves filtreuses d'insectes du genre *Wyeomyia* et *Culex*, et qu'elles peuvent donc former la base d'un réseau trophique additionnel non détritique chez *Catopsis berteroniana*. Plus généralement, compte tenu des variations de la contribution de la biomasse des algues à la biomasse microbienne (de 0 à 90%) parmi les 300 Broméliacées échantillonnées, on peut supposer un gradient fonctionnel au sein des phytotelmes, depuis des écosystèmes exclusivement hétérotrophes (*e.g. Guzmania lingulata*) jusqu'à des écosystèmes ayant un fonctionnement autotrophe dominant (chez les individus les plus exposés de *C. berteroniana*).

La présence des Euglénophycées dans les phytotelmes des plantes de sous-bois et de lisière (*e.g. Guzmania lingulata, Vriesea pleiosticha, Vriesea splendens, Aechmea bromeliifolia, Aechmea melinonii* et *Aechmea mertensii*), algues connues pour leur capacité mixotrophe **(Neilson & Larsson, 1980)** leur permettant de croître dans des milieux aux conditions environnementales changeantes **(Amblard, 1991 ; Hoffmeister *et al.*, 2004)**, souligne que l'importance de la production primaire est certainement très variable au sein d'une même plante de sous-bois. Suite à un chablis, phénomène courant en forêt tropicale humide, les Broméliacées à réservoirs peuvent en effet se retrouver sous des conditions lumineuses très fluctuantes au cours de la journée, situation qui favorise la présence de protistes mixotrophes.

Dans de nombreux écosystèmes, la majorité de la production primaire (entre 70 et 90%) n'est consommée qu'après son entrée dans les réseaux trophiques détritiques, c'est-à-dire sous forme de matière organique morte ou de détritus **(Paradise, 2000 ; Moore *et al.*, 2004)**, ce qui souligne le rôle crucial des réseaux trophiques détritiques et des micro-organismes associés dans les flux de matière et d'énergie et dans le recyclage des nutriments. A la lumière de la littérature et de nos résultats, le fonctionnement du phytotelme des Broméliacées n'échappe pas à cette règle, la matière organique morte formant l'essentiel de la biomasse dans cet écosystème. Le fonctionnement du réseau trophique microbien des Broméliacées est donc proche de celui des Sarracénies. Cependant, contrairement aux Sarracénies, les Broméliacées sont beaucoup plus diversifiées et croissent dans des environnements très divers. Elles constituent ainsi des micro-écosystèmes très intéressants pour tester diverses théories écologiques en situation réelle, et ceci *via* une large gamme de conditions environnementales établies de manière naturelle.

La présence d'algues à des densités élevées dans le phytotelme des Broméliacées soulève la question de l'importance de la compétition entre les feuilles des réservoirs et les algues pour l'acquisition de l'azote. A l'instar des milieux lacustres tropicaux dans lesquels l'azote, et non le phosphore, représente l'élément limitant la production primaire **(Phlips *et al.*, 1997)**, la croissance des Broméliacées est principalement restreinte par cet élément **(Ngai & Srivastava, 2006)**. C'est par ailleurs sous la forme d'ammonium (NH_4^+) que l'azote est préférentiellement absorbée à la fois par la plante **(Inselsbacher *et al.*, 2007)** et par les algues **(Sigee, 2005)**. De plus, les algues (et les macro-invertébrés) peuvent former un important puits d'azote dans la Broméliacée. Ainsi, nos résultats suggèrent l'établissement d'un compromis entre le carbone (lumière) et la disponibilité en nutriments, en particulier chez les plantes exposées au soleil. Par ailleurs, des travaux récents montrent une division spatiale et fonctionnelle dans l'absorption de sources d'azote chez une espèce épiphyte de Broméliacée à réservoirs, *Vriesea gigantea*. Chez cette plante, la partie supérieure de la feuille absorberait préférentiellement l'azote sous forme d'ammonium, et la partie basale sous forme de nitrate **(Takahashi & Mercier, 2011)**. Cette particularité permettrait ainsi à la Broméliacée d'optimiser l'absorption et l'assimilation d'azote.

II. PRINCIPAUX FACTEURS DE RÉGULATION DES COMMUNAUTÉS MICROBIENNES

L'étude des patterns de distribution des micro-organismes a permis de montrer que la structure du réseau trophique microbien des Broméliacées dépend en grande partie (1) de la structure de l'habitat, c'est-à-dire des traits végétatifs des plantes tels que la taille de celles-ci et le nombre de réservoirs, et (2) des conditions environnementales dans lesquelles sont situées les plantes, à savoir l'exposition à la lumière et l'approvisionnement en ressources détritiques. Pour la Broméliacée de jardins de fourmi A*echmea mertensii*, l'identité de la fourmi associée conditionne à la fois la structure de l'habitat et la localisation de la plante, ce qui influence indirectement la structure du réseau trophique microbien. Les invertébrés aquatiques, dont les patrons de distribution sont influencés par ces mêmes facteurs **(Céréghino *et al.*, 2011)**, sont également impliqués dans la structuration des communautés microbiennes à la fois directement par leur activité de prédation et par leurs excrétions et indirectement par le circuit de recyclage de la matière organique et leur activité de fragmentation des détritus.

1. La matière organique particulaire (MOP)

La quantité de MOP est un facteur essentiel façonnant la composition des communautés d'invertébrés **(Armbruster *et al.*, 2002 ; Jabiol *et al.*, 2009)** et de micro-organismes (cette étude) dans les Broméliacées. Elle agit positivement sur les abondances des décomposeurs (bactéries et champignons) dans toutes les Broméliacées échantillonnées, mais également sur les communautés de protistes, à savoir les thécamoebiens et certains taxons de flagellés (*e.g.* des petits HNF et des Euglénophycées) et d'algues non flagellées (*e.g.* des chlorelles) dans les réservoirs d'*A. mertensii*. En revanche, dans cette Broméliacée, la quantité de MOP influence indirectement de manière négative les densités de protistes ciliés. Il n'est pas étonnant que les rhizopodes soient associés aux fortes quantités de matière organique dans les phytotelmes, puisque ces micro-organismes sont reconnus pour leur affinité avec le benthos dans les autres écosystèmes aquatiques, tels que les lacs, les marres, les eaux courantes ou encore les tourbières **(Han *et al.*, 2008)**. De même les Euglénophycées sont fréquemment associées aux eaux riches en matière organique où elles se nourrissent de substances organiques dissoutes et de bactéries **(Buetow, 1968)**. Les Euglénophycées, sont par ailleurs absentes des réservoirs de *Catopsis berteroniana* (alors qu'elles sont présentes dans les réservoirs d'une autre Broméliacée de l'inselberg, *Aechmea aquilega*, données non publiées) peut être en raison de l'absence de litière végétale contenue dans les réservoirs de *C. berteroniana*.

La structure en taille de la MOP affecte la structure fonctionnelle du réseau trophique microbien. En effet, la MOP fine (<30 µm) influence positivement les densités des décomposeurs. Cette matière organique fine représenterait une ressource plus accessible en offrant aux bactéries et aux champignons des surfaces de colonisation plus élevées que les détritus intacts. En outre, ce résultat suggère que c'est uniquement au terme d'un processus de fragmentation de la MOP par les invertébrés ("processing chain" *sensu* **Heard, 1994**) que la matière organique serait utilisée et utilisable comme ressources pour les micro-organismes dans les réservoirs des Broméliacées, résultats en adéquation avec ceux d'autres écosystèmes aquatiques, en particulier les autres phytotelmes **(Cochran-Stafira & von Ende, 1998)** et les milieux lotiques **(Sigee, 2005)**. Ce résultat suggère que cette MOP fine (<30 µm) constitue LA ressource qui module le réseau trophique microbien des Broméliacées, ressource résultant en grande partie des activités des invertébrés (détritivores). Néanmoins, il serait intéressant de disposer de données relatives à la quantité de MOD, substrat considéré comme majoritairement utilisé par les bactéries.

Dans les réservoirs de la Broméliacée insectivore *Catopsis berteroniana*, l'essentiel de la MOP provient des invertébrés qui se noient dans les réservoirs, essentiellement des cadavres de fourmis. Celles-ci représentent le principal facteur structurant les communautés microbiennes et agissent positivement sur la densité bactérienne. La littérature indique que ces hyménoptères constituent couramment la majorité des proies chez les plantes pichets insectivores, comme par exemple dans *Sarracenia purpurea* **(Hoekman *et al.*, 2007)**, *Nepenthes bicalcarata* **(Cresswell, 2000)**, *Heliamphora nutans* et également dans une autre Broméliacée insectivore, *Brocchinia reducta* **(Givnish *et al.*, 1984)**. La chitine représente l'un des polymères les plus abondants sur terre et constitue un élément important de la paroi des cellules fongiques et de l'exosquelette de nombreux invertébrés **(Ravi Kumar, 2000)**. La nature complexe de ce polysaccharide rend sa transformation difficile, et sa dégradation est réalisée par les organismes possédant la faculté de produire une enzyme hydrolytique, la chitinase. Des travaux actuellement en cours (Stage post-doctoral) utilisant des approches d'empreintes génétiques et de clonage séquençage à partir de l'amplification de l'ADN 16S et 18S, permettront de caractériser plus précisément les communautés bactériennes et fongiques impliquées dans le fonctionnement des réservoirs de *C. berteroniana*.

2. La lumière

La structure étagée de la forêt tropicale atténue fortement l'intensité lumineuse parvenant au sol, ce qui a tendance à limiter le développement de la végétation au niveau de la strate herbacée **(Puig, 2001)**. En effet, il est courant que des intensités lumineuses inférieures à 5% soient retrouvées au niveau des sols de forêts de sous-bois **(Messier *et al.*, 2009)**. Pourtant, nos résultats révèlent la présence d'algues dans toutes les espèces de Broméliacées et cela même au sein des réservoirs des plantes se développant dans ces conditions de faible intensité lumineuse (*i.e. V. splendens* et *G. lingulata*, recevant respectivement 16,3 et 15,8% de lumière incidente ; **Tableau 7)**, dans lesquels la présence d'Euglénophycées a pu être mise en évidence. Les densités les plus élevées d'algues se retrouvent dans les plantes les plus exposées (*C. berteroniana*, *P. geyskesii*, respectivement 72,5 et 62,3% de lumière incidente). De part le cosmopolitisme des algues dans les Broméliacées, ces organismes autotrophes participent donc au fonctionnement général de la forêt en contribuant à la production primaire des milieux tropicaux.

Tableau 7. Densités moyennes d'algues et pourcentage de lumière incidente dans les réservoirs des Broméliacées échantillonnées lors de cette étude.

Espèces	**Formes de développement**	**Lumière (%)**	**Densités moyenne d'algues** (x 10^4 cellules.mL^{-1})
Aechmea aquilega [α]	Epiphyte / épilithique[*]	62,3 ± 7,2	45,4 ± 126,0
Aechmea bromeliifolia	Epiphyte / épilithique	24,2 ± 2,9	0,03 ± 0,04
Aechmea mertensii- Cf	Epiphyte / jardin de fourmis	38,1 ± 3,9	10,1 ± 29,4
Aechmea mertensii-Pg	Epiphyte / jardin de fourmis	54,5 ± 4,9	0,2 ± 0,4
Catopsis berteroniana	Epiphyte / protocarnivore	72,5 ± 5,8	6,2 ± 9,4
Guzmania lingulata	Epiphyte / épilithique	15,8 ± 2,3	0,01± 0,01
Vriesea pleiosticha	Epiphyte / épilithique	24,2 ± 2,9	0,04 ± 0,04
Vriesea splendens	Epiphyte / terrestre	16,3 ± 2,9	1,8 ± 2,5

[α] données non publiées
Aechmea mertensii-Cf : Aechmea mertensii associée à *Camponotus femoratus ; Aechmea mertensii-Pg : Aechmea mertensii* associée à *Pachycondyla goeldii*

Ainsi, au sein des réservoirs des Broméliacées, la densité des algues est corrélée positivement au pourcentage de radiations lumineuses reçues (coefficient de corrélation de Pearson, R^2= 0,60 ; p=0,02 ; **Fig. 48**), soulignant que, globalement, la lumière représente un facteur essentiel à un établissement significatif de communautés algales dans les phytotelmes des Broméliacées. Cependant, nous n'avons mesuré la lumière reçue par la plante que de façon globale au cours d'une année **(**cf. **Matériel et méthodes, p.102)**. Même si cette mesure apparaît judicieuse afin d'analyser le potentiel de chaque espèce de plante vis-à-vis de leur capacité à héberger des algues, elle reste néanmoins imprécise du fait que ces micro-organismes peuvent se développer rapidement suite à un rayon lumineux reçu à la surface d'un réservoir. Ainsi pour chaque plante, il serait intéressant de mesurer précisément en valeur absolue la lumière reçue au cours de la journée pour le réservoir central par exemple, et de suivre en parallèle le développement et l'activité des algues.

[*] Espèce se développant sur la roche et autres matériaux minéraux

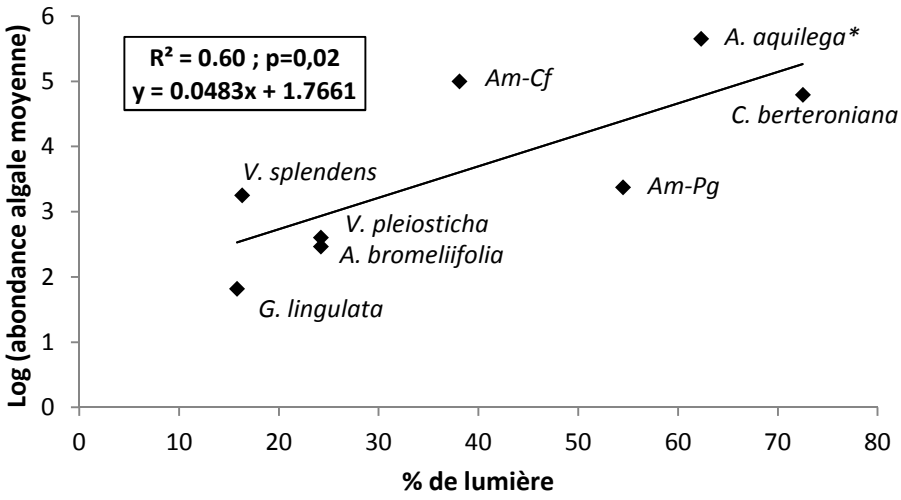


Figure 48. Relation entre l'abondance moyenne des algues et le pourcentage de lumière incidente (valeurs transformées en Log) reçue pour 7 espèces de Broméliacées à réservoirs.
* : données non publiées.
G. lingulata : Guzmania lingulata ; V. pleiosticha : Vriesea pleiosticha ; A. bromeliifolia : Aechmea bromeliifolia ; V. splendens : Vriesea splendens ; C. berteroniana : Catopsis berteroniana ; Am-Cf : Aechmea mertensii associée à *Camponotus femoratus ; Am-Pg : Aechmea mertensii* associée à *Pachycondyla goeldii ; A. aquilega : Aechmea aquilega.*

A notre connaissance, ces résultats représentent les premiers travaux attestant d'une telle relation entre l'abondance d'algues et l'intensité lumineuse dans les réservoirs des Broméliacées et plus généralement dans les phytotelmes. En outre, une étude récente montre que la biomasse algale est essentiellement régulée par la taille de l'habitat dans les plantes les plus exposées à la lumière **(Marino *et al.*, 2011)**.

3. Structure de l'habitat

L'influence de la structure de l'habitat sur les communautés microbiennes aquatiques a pu être appréhendée par la mesure des traits des plantes. Parmi les différents paramètres mesurés relatifs aux traits des Broméliacées, nos résultats montrent que la structure des communautés microbiennes est principalement influencée par (1) la taille de la plante qui conditionne le volume d'eau, et donc la taille de l'habitat pour les organismes aquatiques et (2) le nombre de feuilles qui conditionne le nombre de réservoirs, indicateur de la complexité et de l'hétérogénéité de l'habitat.

Exception faite des protistes ciliés et des rotifères, les micro-organismes d'*Aechmea mertensii* (site de Petit-Saut) présentent des densités plus élevées chez les plantes ayant des

volumes d'eau importants. Nos résultats indiquent également qu'au sein de cette plante, la richesse spécifique des protistes augmente avec le volume d'eau. Ceci suggère qu'une relation positive espèces-aire puisse s'établir (théorie biogéographique des îles, **MacArthur & Wilson, 1967**), les îles plus grandes permettant à un plus grand nombre de taxons de coexister en diminuant la probabilité de rencontre entre prédateurs et proies. Néanmoins en ce qui concerne les plantes situées aux Nouragues, nous n'observons pas d'effet marqué et distinct du volume d'eau sur les patrons de distribution de densités des micro-organismes aux vues des faibles valeurs de significativité de cette variable (taille de l'habitat) dans les différentes études. La taille de la plante influence directement la quantité de matière organique (plus une plante est grande et plus elle intercepte de litière), et donc indirectement la structure des communautés microbiennes et d'invertébrés. Il est probable que l'effet de la taille de l'habitat sur les communautés microbiennes dans les plantes de ce site soit atténué par les effets des autres variables environnementales (*e.g.* quantité de MOP et intensité lumineuse). En effet, le pourcentage d'énergie lumineuse représente la plus grande proportion totale des valeurs propres ("eigenvalues", 22% ; F=42.38; P=0.002) dans les plantes des Nouragues, ce qui suggère que sur ce site, la structure des communautés microbiennes est en priorité influencée par ce facteur.

Les Broméliacées à réservoirs sont constituées de plusieurs unités, dont les volumes d'eau peuvent varier d'un réservoir à l'autre, communiquant ou non, et dont l'orientation peut éventuellement influer sur la composition des taxons d'organismes **(Picado, 1913 ; Laessle, 1961)**. Ainsi, chez *A. mertensii*, les plantes ayant un plus grand nombre de réservoirs (Am-Cf) fournissent une complexité d'habitat supérieure procurant plus de micro-habitats et de ressources pour les organismes. De même, au sein de *C. berteroniana*, le nombre de réservoirs (*i.e.* nombre de pièges) affecte positivement la quantité de proies piégées ainsi que la densité bactérienne. Nos résultats sont ainsi en accord avec ceux provenant d'études traitant des communautés d'invertébrés des phytotelmes **(Armbruster *et al.*, 2002 ; Richardson, 1999 ; Srivastava *et al.*, 2008 ; Jabiol *et al.*, 2009 ; Céréghino *et al.*, 2010 ; Montero *et al.*, 2010 ; Céréghino *et al.*, 2011)**. Cependant, sur l'ensemble des Broméliacées des Nouragues, nous avons observé une faible variabilité des abondances et biomasses microbiennes entre les réservoirs d'une même plante, à l'exception de la biomasse algale, présentant des valeurs supérieures dans les réservoirs centraux. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cette faible variabilité notamment (1) des phénomènes de débordement et de mélange de l'eau des différents réservoirs lors d'événements pluvieux (dont la fréquence est très élevée en climat tropical), homogénéisant ainsi la composition des réservoirs d'une même

Broméliacée et/ou (2) un effet lié à un faible échantillonnage (n=55 dont 20 réservoirs centraux contre 35 réservoirs périphériques toutes plantes confondues). Ces effets supposés seraient moins marqués pour les algues pour lesquelles la position du réservoir central au sein de la Broméliacée leur permet de bénéficier sans doute d'une situation plus favorable pour recevoir à la fois des nutriments (litière, excréments d'animaux…) mais également plus de lumière directe.

4. Invertébrés aquatiques

L'influence des invertébrés aquatiques sur les communautés microbiennes a pu être analysée aux travers d'une biomanipulation des communautés ainsi que par l'analyse des patrons de distribution des invertébrés et des micro-organismes.

Nous avons ainsi observé un fort impact descendant des larves de moustique filtreurs (genre *Wyeomyia* et *Culex*) sur l'ensemble des communautés microbiennes. Le régime alimentaire de ces larves se compose à la fois de matière organique et de micro-organismes **(Frank, 1983)** parmi lesquels les algues contribuent substantiellement à leur alimentation. Puisque les algues semblent peu consommées par les protozoaires et les rotifères, leur consommation par les invertébrés filtreurs peut constituer un lien trophique direct, plus efficient dans le transfert de matière et d'énergie entre ces deux groupes, court-circuitant ainsi le réseau trophique microbien. Néanmoins l'impact descendant de la prédation *in natura* est probablement moins marqué que celui mesuré dans notre étude, de par l'existence de micro-refuges et de l'hétérogénéité spatiale de l'habitat **(Srivastava, 2006)**, et de par la présence de top-prédateurs (*e.g. Toxorhynchites*, Diptera, Culicidae ; *Coenagrionidae, Mecistogaster*, Odonata, Zygoptera) de ces filtreurs. Cependant la présence des top-prédateurs n'est pas systématique dans les réservoirs **(Srivastava *et al.*, 2005)**. Les invertébrés filtreurs sont associés aux plantes de sous-bois (Am-Cf, *V. splendens, V. pleiosticha, G. lingulata, A. bromeliifolia, A. melinonii*), en raison probablement de la plus grande quantité de détritus provenant de la végétation sus-jacente, ce qui suggère que dans ces réservoirs productifs, l'activité microbienne est principalement responsable de la décomposition des litières et que les filtreurs sont les principaux consommateurs de ces micro-organismes.

Les invertébrés ne sont pas uniquement impliqués dans une relation de prédation avec les micro-organismes car certains d'entre eux (en particulier les déchiqueteurs) contribuent à la fragmentation de la matière organique **(Starzomski *et al.*, 2010)**, ce qui favorise l'activité

bactérienne **(Cummins & Klug 1979)** et les prédateurs des bactéries, les protozoaires **(Finlay & Esteban 1998)**. Les invertébrés déchiqueteurs n'ont été que rarement observés dans les Broméliacées échantillonnées en Guyane. L'absence de ce groupe fonctionnel semble cohérente avec le patron de distribution générale de ces invertébrés, dont la contribution décroit en se rapprochant des faibles latitudes, jusqu'à devenir insignifiante dans les régions tropicales **(Dodson *et al.*, 2002 ; Mathuriau & Chauvet, 2002)**. Ainsi, à l'inverse des réservoirs de *S. purpurea* dans lesquels cette fragmentation est essentiellement réalisée par la larve de *Metriocnemus knabi* (Diptera, *Chironomidae*, résident obligatoire), cette activité est probablement minime dans les réservoirs des Broméliacées étudiées, ce qui implique un rôle accru des micro-organismes dans la décomposition de la matière organique.

De par leurs activités alimentaires, les invertébrés filtreurs et collecteurs convertissent la MOP grossière en MOP fine et donc favorisent l'activité des micro-organismes même s'ils consomment une grande part de ces derniers. Ainsi nos résultats concernant les patrons de distribution des communautés montrent clairement que les plantes contenant de plus grandes quantités de MOP (*i.e.* Am-Cf) présentent également des patrons de densités d'invertébrés (filtreurs et collecteurs) et de leurs proies (*e.g.* bactéries, HNF, rhizopodes) similaires. De même, les plantes de sous-bois des Nouragues (*e.g. A. melinonii*, *V. splendens*…) arborent des densités d'invertébrés filtreurs, de bactéries et de champignons plus élevées. Les activités excrétrices (*e.g.* fèces, urine) de l'ensemble des invertébrés fournissent sans doute un approvisionnement constant en substances organiques, même en absence d'apport de litière ou d'organismes morts. *A contrario*, la réduction des apports en substances organiques résultant de plus faibles abondances de ces invertébrés expliquent sans doute que des densités importantes de protistes ciliés soient retrouvées dans les réservoirs d'*A. mertensii* localisées en milieu ouvert (Am-Pg) ou encore des abondances supérieures d'algues et de rotifères dans les plantes exposées comme *Catopsis berteroniana*.

5. Mutualisme plante-fourmi

Les insectes sociaux, et en particulier les fourmis, représentent les animaux les plus fréquemment rencontrés sous les tropiques **(Wilson, 1987 ; Rico-Gray & Oliveira, 2007)**. A ce titre les fourmis sont impliquées dans diverses et nombreuses relations avec d'autres organismes (*e.g.* les plantes), qu'elles soient directes ou indirectes, à avantage exclusif des fourmis ou dans une interaction de type mutualiste **(McKey *et al.*, 2005)**. Par ailleurs, en

exerçant des modifications de la structure de l'habitat **(Jones *et al.*, 1994)**, les fourmis influent sur l'organisation des communautés ainsi que sur leurs fonctions, et sont donc considérées comme des organismes ingénieurs **(Jones *et al.*, 1997 ; Folgarait, 1998)**. Les fourmis impliquées dans la création des jardins de fourmis, constituent un des exemples faisant intervenir les fourmis en tant qu'organismes ingénieurs. En effet, *via* la construction de leur nid dans lequel elles incorporent des graines (à l'origine d'un jardin), elles agissent typiquement comme des ingénieurs d'écosystèmes terrestres en créant à la fois un habitat pour les épiphytes et les animaux **(Jones *et al.*, 1997)**. Les jardins de fourmis sont, en outre, un des exemples d'interactions les plus sophistiquées entre plantes et fourmis **(Benzing, 2000 ; Orivel & Leroy, 2011)**. Rappelons qu'en Guyane française, on retrouve cette association impliquant la Broméliacée à réservoirs *Aechmea mertensii* avec deux espèces de fourmis initiatrices de jardins (*Camponotus femoratus* et *Pachycondyla goeldii)* **(Corbara & Dejean, 1996)**. Au sein de cette association, les fourmis vont créer naturellement, de par leurs préférences écologiques, des gradients de conditions environnementales (ressources et habitats) en déterminant la localisation des graines des Broméliacées **(Leroy *et al.*, 2009)**. Selon l'espèce de fourmi à laquelle *A. mertensii* est associée, l'exposition à la lumière, la structure physique de l'habitat ainsi que la quantité de matière organique reçue sont différents **(Leroy *et al.*, 2009 ; Céréghino *et al.*, 2010** ; cette étude**)**. Nos résultats montrent que cette association mutualiste induit l'établissement de différents réseaux trophiques dans le phytotelme d'*A. mertensii* en modifiant la structure fonctionnelle des assemblages microbiens, en particulier la structure et la diversité des communautés de protistes. Ceci indique qu'un mutualisme plante-insecte peut entrainer des effets en cascade sur l'ensemble de la communauté microbienne. Ce travail est un des exemples qui illustrent que les écosystèmes ne sont pas des unités indépendantes les unes des autres et que des interactions entre deux écosystèmes interviennent dans leur fonctionnement respectif **(Romero & Srivastava, 2010 ; Céréghino *et al.*, 2011)**. Nos travaux sont également innovants car ils sont, à notre connaissance, les premiers à montrer l'influence d'organismes terrestres de petite taille (insectes) sur le fonctionnement et la structure de l'ensemble d'un écosystème aquatique, soulignant ainsi que des organismes ingénieurs appartenant à un écosystème (*i.e.* terrestre) impactent aussi bien le fonctionnement de cet écosystème que celui d'un autre écosystème (*i.e.* aquatique). Ce type de jardins de fourmis étant très répandu sur l'ensemble du bassin amazonien, cette association apparaît donc d'une importance capitale pour l'écologie des lisières forestières. Ces fourmis ingénieurs sont en effet responsables de la présence d'écosystèmes aquatiques au niveau des linéaires de lisière (*e.g.* routes, pistes, fleuves et

criques), permettant la présence de nombreux organismes aquatiques dans ces écotones, qui, sans les fourmis, ne seraient pas présents.

III. CONCLUSIONS ET PERPECTIVES

En tenant compte de l'ensemble de nos résultats, nous pouvons proposer un schéma conceptuel **(Fig. 49)** illustrant l'influence des paramètres environnementaux et des interactions biologiques sur la structure des communautés microbiennes aquatiques dans les réservoirs des Broméliacées.

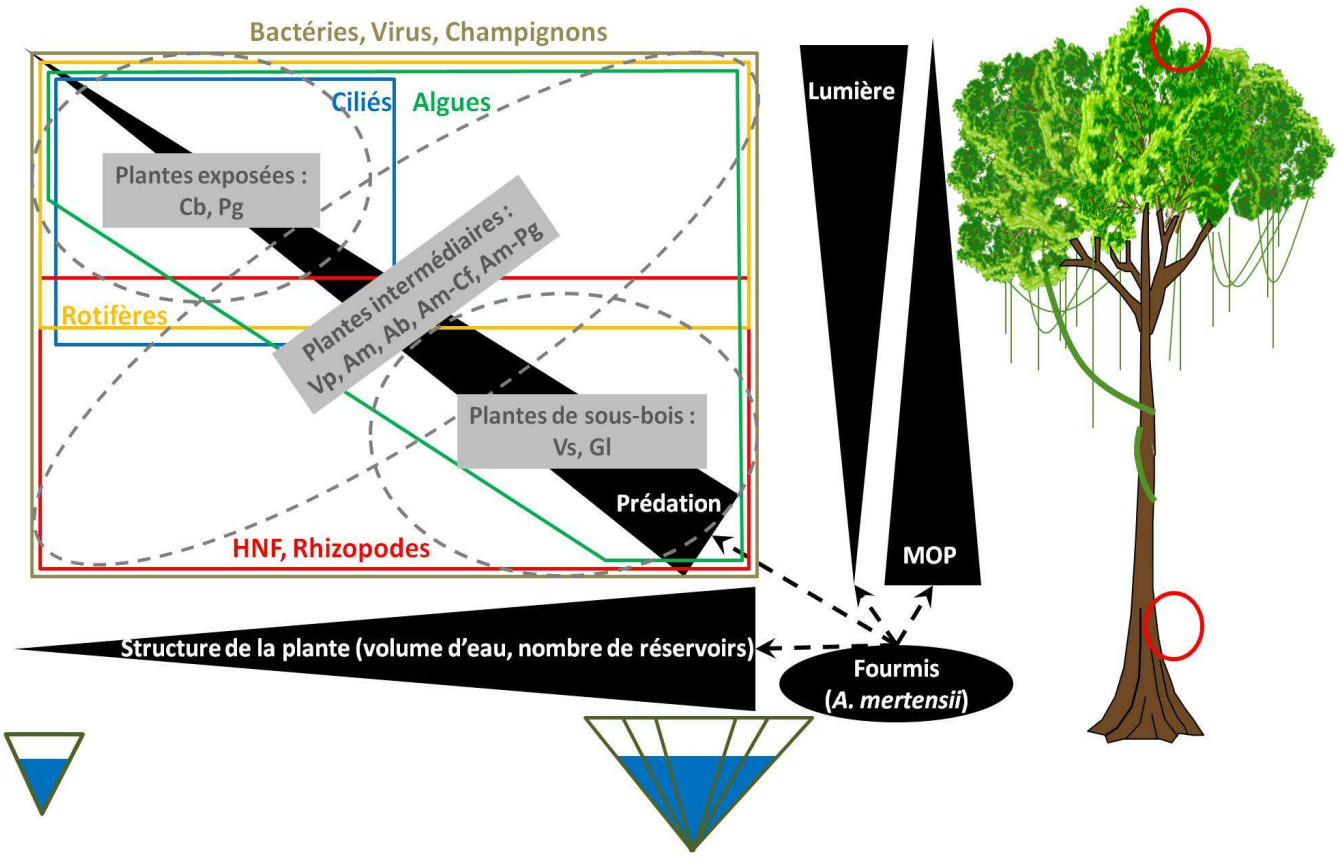


Figure 49. Schéma récapitulatif montrant la distribution des communautés microbiennes aquatiques (*i.e.* les différents carrés de couleurs) dans les réservoirs des Broméliacées en Guyane française. L'influence des principaux facteurs est indiquée par les triangles noirs. Les cercles en pointillés gris représentent les catégories de Broméliacées dans lesquelles se distribuent les différentes communautés microbiennes aquatiques. Cb : *Catopsis berteroniana*, Pg : *Pitcairnia geyskesii*, Vp : *Vriesea pleiosticha*, Am : *Aechmea melinonii*, Ab : *Aechmea bromeliifolia*, Am-Cf : *Aechmea mertensii* associée à *Camponotus femoratus*, Am-Pg : *Aechmea mertensii* associée à *Pachycondyla goeldii*, Vs : *Vriesea splendens*, Gl : *Guzmania lingulata*.
MOP : Matière Organique Particulaire ; HNF : Nano-flagellés hétérotrophes.

A notre connaissance, ce travail de thèse constitue un des premiers travaux illustrant la structure des communautés microbiennes aquatiques en forêt tropicale et les facteurs qui influencent celles-ci. Cette étude permet de comprendre comment sont structurées les communautés microbiennes et comment différents groupes fonctionnels évoluent en fonction de leur habitat et des conditions environnementales. Les Broméliacées représentent ainsi une très large gamme d'écosystèmes aquatiques avec des différences de structure à la fois inter-espèces et intra-espèces, différences très marquées en particulier dans le cas d'*Aechmea mertensii*, plante associée à des fourmis. L'évolution de la structure des communautés aquatiques en fonction de l'âge de la plante n'a toutefois pas été considérée car nous avons choisi des plantes au même stade de développement afin d'analyser prioritairement des différences liées à l'identité de la plante. Dans des travaux futurs, il serait intéressant d'envisager d'étudier les variations de la structure du réseau trophique en fonction de l'ontogénie de la plante, comme cela a pu être précédemment réalisé chez une plante insectivore du genre *Nepenthes* **(Sota *et al.*, 1998)**, dans laquelle les auteurs reportent que la quantité de détritus, la densité bactérienne, la densité et la richesse spécifique des invertébrés ainsi que le nombre de niveaux trophiques, augmentent avec l'âge du phytotelme **(Sota *et al.*, 1998)**. La faculté des Broméliacées à l'hétéroblastie[*] **(Meisner & Zotz, 2011)** laisse en effet supposer des structures des communautés aquatiques très différentes entre les stades juvéniles et adultes d'une même espèce.

Si la caractérisation taxonomique reste encore possible pour certains groupes de protistes sans l'aide d'outils de biologie moléculaire, celle des bactéries et des champignons, dont l'importance fonctionnelle apparaît cruciale pour le phytotelme, nécessite d'avoir recours à des méthodes de clonage et de séquençage. Des travaux réalisés en parallèle à ceux présentés dans cette thèse, sont en cours, et visent à caractériser la diversité taxonomique des communautés fongique et bactérienne par des approches d'empreintes génétiques (TTGE) et de clonage séquençage, aussi bien à partir d'échantillons naturels que de cultures de souches isolées du milieu naturel. Ces travaux s'intéressent tout particulièrement aux communautés présentes chez *Catopsis berteroniana*, en raison de la particularité de cette plante dont le phytotelme est exclusivement alimenté par de la matière organique morte d'origine animale. L'objectif principal est de comparer les communautés microbiennes de cette plante avec

[*] Chez une espèce, modification brusque et substantielle de la forme et de la fonction (forme/taille de feuille, phyllotaxie…) entre les stades juvénile et adulte.

celles d'une plante voisine, *Aechmea aquilega,* située sur le même site et recevant la même quantité de lumière mais n'ayant aucune capacité insectivore. Des travaux en cours d'analyse, mais n'ayant pu être présenté dans ce mémoire, indiquent que les communautés d'algues et de cyanobactéries sont significativement différentes entre ces deux plantes, *Catopsis berteroniana* présentant les communautés les moins diversifiées et les plus homogènes en fonction des individus. De même, les premiers résultats concernant l'étude de la diversité des communautés bactériennes par des approches moléculaires, révélent des structures diverses et distinctes entre ces deux plantes. En effet, les communautés bactériennes présentent une richesse spécifique et une diversité plus faible dans les réservoirs de *C. berteroniana* que dans ceux d'*A. aquilega,* et sur un total de 112 unités taxonomiques opérationnelles (*i.e.* OTUs), seules 5 se sont avérées communes aux deux plantes (Lejeune A-H, com. pers.). Ainsi, la source de matière organique apparaîtrait comme un facteur majeur dans la structuration des communautés bactériennes des réservoirs des Broméliacées.

Si la structure des communautés aquatiques dépend de la Broméliacée **(Leroy *et al.*, 2009 ; Céréghino *et al.*, 2010** ; cette étude**)**, en retour, la plante est dépendante et étroitement liée au fonctionnement du réseau trophique aquatique et à sa complexité pour l'acquisition des nutriments nécessaires à sa croissance **(Ngai & Srivastava, 2006 ; Inselsbacher *et al.*, 2007)**. Il existe donc une véritable relation mutualiste entre la Broméliacée et l'écosystème aquatique qu'elle héberge au sein de son phytotelme. La mise en évidence de communautés algales à des densités et biomasses parfois très importantes dans ces réservoirs **(Brouard *et al.*, 2011 ; Marino *et al.*, 2011)** soulèvent donc de nombreuses questions quant à cette relation mutualiste. En effet, les fortes biomasses d'algues dans les réservoirs des plantes exposées impliquent indéniablement un rôle important de ces dernières dans le cycle des nutriments. Il est ainsi possible d'envisager que les algues puissent être des compétiteurs importants de la Broméliacée pour l'acquisition de l'ammonium, élément limitant de la croissance de la plante **(Ngai & Srivastava, 2006 ; Inselsbacher *et al.*, 2007**) et des algues **(Sigee, 2005)**. Il serait donc pertinent d'analyser l'influence des algues sur l'acquisition de l'azote par la plante. Cet aspect pourrait être abordé par des expériences sous serres en manipulant les communautés et le contenu en azote du phytotelme, notamment en utilisant de l'azote marqué.

Nos travaux ont clairement mis en évidence l'importance des Broméliacées dans la création de microcosmes aquatiques diversifiés en forêt tropicale. En raison de leur forte densité [jusqu'à plus de 30000 plantes.ha^{-1} **(Richardson *et al.*, 2000a)**] et de leur répartition, les Broméliacées contribuent inexorablement au fonctionnement général de la forêt ainsi

qu'au maintien d'une grande diversité microbienne et animale **(Carrias *et al.*, 2011)**. Elles constituent un modèle d'étude et un outil pertinent pour comprendre le fonctionnement d'écosystèmes plus vastes, tels que les lacs ou les rivières par exemple. Ainsi, l'utilisation des Broméliacées pourrait contribuer à élucider de nombreux mécanismes, comme par exemple les mécanismes de contrôle des processus d'autotrophie et d'hétérotrophie. La compréhension de ces processus est capitale afin d'évaluer de façon pertinente les flux de carbone au niveau de l'écosystème. Ceci impliquerait d'analyser la production de CO_2 et d'O_2 par des Broméliacées, par exemple au moyen de méthodes de mesure de flux de ces gaz, *in situ* ou en milieu contrôlé. Parallèlement il serait intéressant de suivre à la fois la diversité des algues et des bactéries ainsi que leurs activités au cours du cycle nycthéméral.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

Abdel-Raheem, A.M. & Ali, E.H. (2004). Lignocellulolytic enzyme production by aquatic hyphomycetes species isolated from the Nile's Delta region. *Mycopathologia*, **157**: 277-286 .

Abdullah, S.K. & Taj-Aldeen, S.J. (1989). Extracellular enzymatic activity of aquatic and aero-aquatic conidial fungi. *Hydrobiologia*, **174**: 217-223.

Abelho, M. (2001). From litterfall to breakdown in streams: a review. *The Scientific World*, **1**: 656-680.

Addicott, J.F. (1974). Predation and prey community structure: an experimental study of the effect of mosquito larvae on the protozoan communities of pitcher plants. *Ecology, 55*: 475-492.

Adl, M.S. & Gupta, V. (2006). Protists in soil ecology and forest nutrient cycling. *Canadian Journal of Forest Research*, **36**: 1805-1817.

Adlassnig, W., Steinhauser, G., Peroutka, M., Musilek, A., Sterba, J.H., Lichtscheidl, I.K. & Bichler, M. (2009). Expanding the menu for carnivorous plants: Uptake of potassium, iron and manganese by carnivorous pitcher plants. *Applied Radiation and Isotopes*, **67**: 2117-2122.

Adlassnig, W., Peroutka, M. & Lendl, T. (2011). Traps of carnivorous pitcher plants as a habitat: composition of the fluid, biodiversity and mutualistic activities. *Annals of Botany*, **107**: 181-194.

Adrian, A. & Schneider-Olt, B. (1999). Top-down effects of crustacean zooplankton on pelagic microorganisms in a mesotrophic lake. *Journal of Plankton Research*, **21**: 2175-2190.

Adrian, R. & Frost, T.M. (1993). Omnivory in Cyclopoid copepods: comparison of algae and invertebrates as food for three, differently sized species. *Journal of Plankton Research*, **14**: 1369-1382.

Albert, V.A., Williams, S.E., & Chase, M.W. (1992). Carnivorous plants: Phylogeny and structural evolution. *Science*, **257**: 1491-1495.

Allan, J. (1995). *Stream ecology*. Chapman and Hall, London, UK.

Allende, L. (2009). Combined effects of nutrients and grazers on bacterioplankton and phytoplankton abundance in an Antarctic lake with even food-chain links. *Polar Biolology*, **32**: 493-501.

Alpatoff, W.W. (1922). Epiphytengewässer und ihren fauna. *Russkii Gidrobiologicheskii Zhurnal*, **1**: 164-166.

Aly, C. (1988). Filtration-Rates of Mosquito Larvae in Suspensions of Latex Microspheres and Yeast-Cells. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **46**: 55-61.

Amblard, C. (1991). Carbon Heterotrophic Activity of Microalgae and Cyanobacteria - Ecological Significance. *Année Biologique*, **30**: 6-107.

Amblard, C., Boisson, J.C., Bourdier, G., Fontvielle, D., Gayte, X. & Sime-Ngando, T. (1998). Ecologie microbienne en milieu aquatique : des virus aux protozoaires. *Revue des Sciences de l'Eau*, n° spécial: 145-162.

Anderson, O.R., (2007). A seasonal study of the carbon content of planktonic naked amoebae in the Hudson estuary and in a productive freshwater pond with comparative data for ciliates. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **54**: 388-391.

Archer, S.D., Leakey, R.J.G., Burkill, P.H., Sleigh, M.A. & Appleby, C.J. (1996). Microbial ecology of sea ice at a coastal Antarctic site: Community composition, biomass and temporal change. *Marine Ecology Progress Series*, **135**: 179-195.

Arditi, R. & Ginzburg, L.R. (1989). Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence. *Journal of Theoretical Biology*, **139**: 311-326.

Armbruster, P., Hutchinson, R.A. & Cotgreave, P. (2002). Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. *Oikos*, **96**: 225-234.

Arndt, H., (1993a). A critical review of the importance of rhizopods (naked and testate amoebae) and actinopods (Heliozoa) in lake plankton. *Marine Microbial Food Webs*, **7**: 3-29.

Arndt, H. (1993b). Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) – a review. *Hydrobiologia*, **255**: 231-246.

Arndt, H., Dietrich, D., Auer, B., Cleven, E.J., Gräfenhan, T., Weitere, M., Mylnikov, A.P. (2000). Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems. In: Leadbeater, B.S.C. & Green, J.C. (eds). *The flagellates*. Taylor & Francis, London, pp. 240-268.

Arndt, H., Hausmann, K. & Wolf, M. (2003). Deep-sea heterotrophic nanoflagellates of the Eastern Mediterranean Sea: qualitative and quantitative aspects of their pelagic and benthic occurrence. *Marine Ecology Progress Series*, **256**: 45-56.

Arsuffi, T.L. & Suberkropp, K. (1989). Selective feeding by shredders on leaf-colonizing stream fungi: comparison of macroinvertebrate taxa. *Oecologia*, **79**: 30-37.

Aso, K. (1910). Können Bromeliaceen durch die Schuppen der Blätter Salze aufnehmen? *Flora*, **100**: 447-450.

Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A. & Thingstad, F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, **10**: 257-263.

Azam, F. & Malfatti, F. (2007). Microbial structuring of marine Ecosystems. *Nature*, **5**: 782-791.

B

Badly, V., Chauvet, E. & Gessner, M.O. (1995). Bacteria, fungi and the breakdown of leaf litter in a large river. *Oikos*, **74**: 93-102.

Baiser, B., Ardeshiri, R.S. & Ellison A.M. (2010). Species Richness and Trophic Diversity Increase Decomposition in a Co-Evolved Food Web. *PLoS One*, **6**: e20672.

Baker, P.W. & Leff, L.G. (2004). Seasonal patterns of abundance of viruses and bacteria in a Northeast Ohio (USA) stream. *Archiv für Hydrobiologie*, **161**: 225-233.

Barret, J. (2008). *Atlas illustré de la Guyane*, 4ème édition. IRD. 215p.

Bateman, L.E. (1987). A bdelloid rotifer living as an inquilines in leaves of the picher plant, *Sarracenia purpurea*. *Hydrobiologia*, **147**: 129-133.

Beaver, R.A. (1972). Ecological studies on Diptera breeding in dead snails. Biology of the species found in *Cepaea nemoralis* (L.). *Entomologist*, **105**: 41-52.

Beaver, R.A. (1973). The effect of larval competition on puparial size in *Sarcophaga* spp. (Diptera: Sarcophagidae) breeding in dead snails. *Journal of Entomology* (A), **48**: 1-9.

Beaver, R.A. (1985). Geographical variation in food web structure in *Nepenthes* pitcher plants. *Ecological entomology*, **10**: 241-248

Becks, L., Hilker, F.M., Malchow, H., Jurgens, K. & Arndt, H. (2005). Experimental demonstration of chaos in a microbial food web. *Nature*, **435**: 1226-1229.

Bell, T., Newman, J.A., Silverman, B.W., Turner, S.L. & Lilley, A.K. (2005a). The contribution of species richness and composition to bacterial services. *Nature* (London), **436**: 1157-1160.

Bell, T., Ager, D., Song, J-I., Newman, J., Thompson, I.P., Lilley, A.K. & van der Gast, C. (2005b). Larger Islands House More Bacterial Taxa. *Science*, **308**: 1884.

Bennett, S.J., Sanders, R.W. & Porter, K.G. (1990). Heterotrophic, autotrophic and mixotrophic nanoflagellates: Seasonal abundances and bacterivory in a eutrophic lake. *Limnology and Oceanography*, **35**: 1821-1832.

Benz, B.W. & Martin, C.E. (2006). Foliar trichomes, boundary layers, and gas exchange in 12 species of epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Journal of Plant Physiology*, **163**: 648-656.

Benzing, D.H. (1980). *The biology of bromeliads*. Mad-River Press, Eureka, California. 106p.

Benzing, D.H. (1987). The origin and rarity of botanical carnivory. *TREE*, **2**: 364-369.

Benzing, D.H. (1990). *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 354p.

Benzing, D.H. (2000). *Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 690p.

Bergh, O., Børsheim, K.Y., Bratbak, G. & Heldal, M. (1989). High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature* (London), **340**: 467-468.

Bermudes, D. & Benzing, D.H. (1991). Nitrogen Fixation in Association with Ecuadorean Bromeliads. *Journal of Tropical Eco*logy, **7**: 531-536.

Berninger, U.G., Wickham, S.A. & Finlay, B.J. (1993). Trophic coupling within the microbial food-web – A study with fine temporal resolution in eutrophic fresh-water ecosystem. *Freshwater Biology*, **30**: 419-432.

Berthelin, J. (1987). Des bactéries pour extraire des métaux. *La Recherche*, **188**: 720-725.

Bettarel, Y., Dolan, J.R., Hornak, K., Lemée, R., Masin, M., Pedrotti, M.L., Rochell-Newall, E., Simek, K. & Sime-Ngando, T. (2002). Strong, weak, and missing links in a microbial community of the N.W. Mediterranan Sea. *FEMS Microbiology Ecology*, **42**: 451-462.

Bettarel, Y., Amblard, C., Sime-Ngando, T., Carrias, J.-F., Sargos, D., Garabetian, F. & Lavandier, P. (2003). Viral lysis, flagellate grazing potential, and bacterial production in Lake Pavin. *Microbial Ecology*, **45**: 119-127.

Biggs, B.J.F., Stevenson, R.J. & Lowe, R.L. (1998). A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Archiv für Hydrobiologie*, **143**: 21-56.

Bird, D.F. & Kalff, J. (1984). Empirical Relationships between Bacterial Abundance and Chlorophyll Concentration in Fresh and Marine Waters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic* Sciences, **41**: 1015-1023.

Biyu, S. (2000). Planktonic protozooplankton (ciliates, heliozoans and testaceans) in two shallow mesotrophic lakes in China – a comparative study between a macrophyte-dominated lake (Biandantang) and an algal lake (Houhu). *Hydrobiologia*, **434**: 151-163.

Błędzki, L.A. & Ellison, A.M. (1998). Population growth and production of *Habrotrocha rosa* Donner (Rotifera: Bdelloidea) and its contribution to the nutrient supply of its host, the northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea* L. (Sarraceniaceae). *Hydrobiologia*, **385**: 193-200.

Błędzki, L.A. & Ellison, A.M. (2003). Diversity of rotifers from northeastern USA bogs with new species records for North America and New England. *Hydrobiologia*, **497**: 53-62.

Bloem, J., Bar-Gilsen, M.J.B. & Cappenberg, T.E. (1986). Fixation, counting and manipulation of heterotrophic nanoflagellates. *Applied and Environmental Microbiology*, **52**: 1266-1272.

Boenigk, J. & Arndt, H. (2002). Bacterivory by heterotrophic flagellates: community structure and feeding strategies. *Antonie van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology*, **81**: 465-480.

Bonada, N., Doledec, S. & Statzner, B. (2007). Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, **13**: 1658-1671.

Bongers, F., Charles-Dominique, P., Forget, P.M. & Théry, M. (2001). *Nouragues. Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, N.L. 421p.

Børsheim, K.Y. & Bratbak, G. (1987). Cell-volume to cell carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. *Marine Ecology Progress Series*, **36**: 171-175.

Bott, T.L. & Kaplan, L.A. (1990). Potential for protozoan grazing of bacteria in streambed sediments. *Journal of the North American Benthological Society*, **9**: 336-345.

Bourne, G.R., Collins, A.C., Holder, A.M. & McCarthy, C.L. (2001). Vocal communication and reproductive behavior of the frog *Colostethus beebei* in Guyana. *Journal of Herpetology*, **35**: 272-281.

Bradshaw, W.E. (1983). Interaction between the mosquito, *Wyeomyia smithii*, the midge, *Metriocnemus Knabi*, and their carnivorous host, *Sarracenia purpurea*. In: Frank, J.H. & Lounibos, L.P. (eds). *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Host of Aquatic Insect Communities*. Plexus, Medford, pp. 161-189.

Bradshaw, W.E. & Creelman, R.A. (1984). Mutualism between the carnivorous purple pitcher plant *Sarracenia purpurea* and its inhabitants. *American Midland Naturalist*, **112**: 294-304.

Bradshaw, W.E. & Holzapfel, C.M. (1986). Habitat segregation among European tree-hole mosquitoes. *National Geographic Research*, **2**: 167-178.

Brake, S.S. & Hasiotis, S.T. (2010). Eukaryote-Dominated Biofilms and Their Significance in Acidic Environments. *Geomicrobiology Journal*, **27**: 534-558.

Bratbak, G. & Thingstad, T.F. (1985). Phytoplankton-Bacteria Interactions - an Apparent Paradox - Analysis of a Model System with Both Competition and Commensalism. *Marine Ecology Progress Series*, **25**: 23-30.

Brehm, V. (1925). Hängenden Aquarien in der Pflanzenwelt. *Mikrokosmos*, **19**: 1-6.

Brighigna, L., Montini, P., Favilli, F. & Rejo, A.C. (1992). Role of the nitrogen-fixing bacterial microflora in the epiphytism of *Tillandsia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany*, **79**: 723-727.

Brock, T.D. (1978). Use of fluorescence microscopy for quantifuing phytoplankton, especially filamentous blue green algae. *Limnology and Oceanography*, **23**: 158-160.

Bronstein, J.L. (1986). The origin of bract liquid in a Neotropical *Heliconia* species. *Biotropica*, **18**: 111-114.

Brouard, O., Lejeune, A.H., Leroy, C., Céréghino, R., Roux, O., Pelozuelo, L., Dejean, A., Corbara, B. & Carrias, J.-F. (2011). Are algae relevant to the detritus-based food web in tank-bromeliads? *PLoS ONE*, **6**: e20129.

Brouard, O., Céréghino, R., Corbara, B., Leroy, C., Pélozuelo, L., Dejean, A., & Carrias, J.-F. (2012). Understory environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems. *Freshwater Biology*, in press.

Brown, P.B. & Wolfe, G.V. (2006). Protist genetic diversity in the acidic hydrothermal environments of Lassen Volcanic National Park, USA. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **53**: 420-431.

Buckley, H.L., Miller, T.E., Ellison, A.M. & Gotelli, N.J. (2003). Reverse latitudinal trends in species richness of pitcher-plant food webs. *Ecology Letters*, **6**: 825-829

Buckley, H.L., Miller, T.E, Ellison, A.M. & Gotelli, N.J. (2010). Local- to continental-scale variation in the richness and composition of an aquatic food web. *Global Ecology and Biogeography*, **19**: 711-723

Buetow, D.E. (1968). *The Biology of* Euglena*, Vol. 1, General Biology and Ultrastructure*. Academic Press, New York and London, pp. 27-44.

Butler, J.L. & Ellison, A.M. (2007). Nitrogen cycling dynamics in the carnivorous northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. *Functional Ecology*, **21**: 835-843.

Butler, J.L., Gotelli, N.J. & Ellison, A.M. (2008). Linking the brown and green: nutrient transformation and fate in the *Sarracenia* microecosystem. *Ecology*, **89**: 898-904.

C

Caldwell, J.P. (1993). Brazil nut fruit capsules as phytotelmata: interactions among anuran and insect larvae. *Canadian Journal of Zoology*, **71**: 1193-1201.

Callieri, C. & Stockner, J.G. (2002). Freshwater autotrophic picoplankton: a review. *Journal of Limnology*, **61**: 1-14.

Carlough, L.A. & Meyer, J.L. (1991). Bacterivory by sestonic protists in a southeastern blackwater river. *Limnology and Oceanography*, **36**: 873-883.

Caron, D.A. (1983). Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures. *Applied and Environmental Microbiology*, **46**: 491-498.

Caron, D.A. & Countway, P.D. (2009). Hypotheses on the role of the protistan rare biosphere in a changing world. *Aquatic Microbial Ecology*, **57**: 227-238.

Caron, D.A., Worden, A.Z., Countway, P.D., Demir, E. & Heidelberg, K.B. (2009). Protists are microbes too: a perspective. *International Society for Microbial Ecology*, **3**: 4-12.

Carpenter, S.R. (1982). Stemflow chemistry: effects on population dynamics of detritivorous mosquitoes in tree-hole ecosystems. *Oecologia*, **53**: 1-6.

Carpenter, S.R. (1983). Resource limitation of larval tree hole mosquitoes subsisting on beech detritus. *Ecology*, **64**: 219-223.

Carpenter, S.R. (1996). Microcosm experiments have limited relevance for community and ecosystem ecology. *Ecology*, **77**: 677-680.

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

Carrias, J.-F. & Sime-Ngando T. (2009). Bacteria, Attached to Surfaces. In: Likens, G.E. (ed). *Encyclopedia of Inland Waters*, Volume 3. Elsevier, Oxford. pp. 182-192,

Carrias, J.-F., Amblard, C. & Bourdier, G. (1996). Protistan bacterivory in an oligomesotrophic lake: importance of attached ciliates and flagellates. *Microbial Ecology*, **31**: 249-268.

Carrias, J.-F., Amblard, C. & Bourdier, G. (1998). Seasonal dynamics and vertical distribution of planktonic ciliates and their relationship to microbial food resources in the oligomesotrophic Lake Pavin. *Archiv für Hydrobiologie*, **143**: 227-255.

Carrias, J.-F., Cussac, M.E. & Corbara, B. (2001). A preliminary study of freshwater protozoa in tank bromeliads. *Journal of Tropical Ecology*, **17**: 611-617.

Carrias, J.-F., Serre, P., Sime-Ngando, T. & Amblard, C. (2002). Distribution, size, and colonization of pico- and nano-detrital organic particles (DOP) in two lakes of different trophic status. *Limnology and Oceanography*, **47**: 1202-1209.

Carrias, J.-F., Leroy, C., Lehours, A.-C., Pélozuelo, L., Dejean, A. & Corbara, B. (2011). Des plantes tropicales qui forment des marres : un écosystème aquatique miniature capital pour la biodiversité. *Le Courrier de la Nature*, **261**: 20-27.

Cascante-Marin, A., Wolf, J.H.D., Oostermeijer, J.G.B., den Nijs, J.C.M., Sanahuja O. & Duran-Apuy, A. (2006). Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology*, **7**: 520-532.

Cavallero, L., López, D. & Barberis, I.M. (2009). Morphological variation of *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) in a Chaco forest: habitat and size-related effects. *Plant Biology*, **11**: 379-391.

Céréghino, R., Park, Y.S., Compin, A. & Lek, S. (2003). Predicting the species richness of aquatic insects in streams using a limited number of environmental variables. *Journal of North American Benthological Society*, **22**: 442-456.

Céréghino, R. & Park, Y.S. (2009). Review of the self-organizing map (SOM) approach in water resources: commentary. *Environmental Modelling & Software*, **24**: 945-947.

Céréghino, R., Leroy, C., Dejean, A. & Corbara, B. (2010). Ants mediate the structure of phytotelm communities in an ant-garden bromeliad. *Ecology*, **91**: 1549–1556.

Céréghino, R., Leroy, C., Carrias, J.-F., Pélozuelo, L., Ségura, C., Bosc, C., Dejean, A. & Corbara, B. (2011). Ant-plant mutualisms promote functional diversity in phytotelm communities. *Functional Ecology*, **25**: 954-963.

Chapin, C.T. & Pastor, J. (1995). Nutrient limitations in the northern pitcher plant *Sarracenia purpurea. Canadian Journal of Botany*, **73**: 728-734.

Chapman, R.E. & Bourke, A.F.G. (2001). The influence of sociality on the conservation biology of social insects. *Ecological Letters*, **4**: 650-662.

Chen, B. & Wise, D.H. (1999). Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus based terrestrial food web. *Ecology*, **80**: 761-772.

Chessman, B.C., Westhorpe, D.P., Mitrovic, S.M. & Hardwick, L. (2009). Trophic linkages between periphyton and grazing macroinvertebrates in rivers with different levels of catchment development. *Hydrobiologia*, **625**: 135-150.

Chin, W.C., Orellana, M.V., Quesada, I. & Verdugo, P. (2004). Secretion in unicellular marine phytoplankton: demonstration of regulated exocytosis in *Phaeocystis globosa*. *Plant Cell Physiology*, **45**: 535-542.

Clarholm, M., (1994). The microbial loop in soil. In: Ritz, K., Dighton, J. & Giller, K.E. (eds). *Beyond the Biomass*. Wiley-Sayce, London, pp. 221–230.

Clarholm, M., (2002). Bacteria and protozoa as integral components of the forest ecosystem-their role in creating a naturally varied soil fertility. *Antonie van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology*, **81**: 309-318.

Clarholm, M. (2005). Soil protozoa: an under-researched microbial group gaining momentum. *Soil Biology and Biochemistry*, **37**: 811-817.

Clarke, C.M., Bauer, U., Lee, C.C., Tuen, A.A., Rembold, K. & Moran, J.A. (2009). Tree shrew lavatories: a novel nitrogen sequestration in a tropical pitcher plant. *Biology Letters*, **5**: 632-635.

Clarke, S.A. (1985). Demographic aspects of the pitcher of *Cephalotus follicularis* (Labill.) and development of the contained community. PhD Thesis, University of Western Australia, Perth. 260p.

Claudia Wieltschnig, C., Fischer, U.R., Velimirov, B., & Kirschner, A.K.T. (2008). Effects of Deposit-Feeding Macrofauna on Benthic Bacteria, Viruses, and Protozoa in a Silty Freshwater Sediment. *Microbial Ecology*, **56**: 1-12.

Cochran-Stafira, D.L. & von Ende, C.N. (1998). Integrating bacteria into food webs: studies with *Sarracenia purpurea* inquilines. *Ecology*, **79**: 880-898.

Cole, J.J., Findlay, S. & Pace M.L. (1988). Bacteria production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Marine Ecology Progress Series*, **43**: 1-10.

Coleman, A.W. (2002). Microbial eukaryote species. *Science*, **297**: 337.

Collins, S. & Bell, G. (2004). Phenotypic consequences of 1000 generations of selection at elevated CO2 in a green alga. *Nature*, **431**: 566-569.

Colombet, J. (2008). Importance de la variabilité verticale dans un lac méromictique profond : diversité et activité lysogène des communautés virales. Thèse de Doctorat, Université de Clermont-Ferrand II. 204p.

Compin, A. & Céréghino, R. (2007). Spatial patterns of macroinvertebrate functional feeding groups in streams in relation to physical variables and land-cover in Southwestern France. *Landscape Ecology*, **22**: 1215-1225.

Conover, R.J. (1982). Interrrelations between microzoopkankton and other plankton organisms. *Annales de l'Institut Océanographique*, **58**: 31-45.

Corbara, B. & Dejean, A. (1996). Arboreal-nest building and ant-garden initiation in a ponerine ant. *Naturwissenschaften*, **83**: 227-230.

Corbara, B., Dejean, A. & Orivel, J. (1999). Les 'jardins de fourmis', une association plantes-fourmis originale. *L'Année Biologique*, **38**: 73-89.

Corliss, J.O. (2004). Why the world needs protists! *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **51**: 8-22.

Correa, M.M., Silva, P.S.D., Wirth, R., Tabarelli, M. & Leal, I.R. (2010). How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia*, **162**: 103-115.

Coveney, M.F. & Wetzel, R.G. (1995). Biomass, production, and specific growth rate of bacterioplankton and coupling to phytoplankton in an oligotrophic lake. *Limnology and Oceanography*, **40**: 1187-1200.

Cresswell, J.E. (2000). Resource input and the community structure of larval infaunas of an eastern tropical pitcher plant *Nepenthes bicalcarata*. *Ecological entomology*, **25**: 362-366.

Crowl, T.A., McDowell, W.H., Covich, AP. & Johnson, S.L. (2001). Freshwater Shrimp Effects on Detrital Processing and Nutrients in a Tropical Headwater Stream. *Ecology*, **82**: 775-783.

Cummins, K.W. (1973). Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, **18**: 183-206.

Cummins, K.W. (1974). Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, **24**: 631-641.

Cummins, K.W. & Klug, M.J. (1979). Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **10**: 147-172.

D

Dahlgren, R.M.T., Clifford, H.T. & Yeo, P.F. (1985). *The Families of the Monocotyledons: Structure, Evolution and Taxonomy*. Springer, Berlin. 520p.

Daily, G.C., Söderqvist, T., Aniyar, S., Arrow, K. Dasgupta, P., Ehrlich, P.R., Folke, C., Jansson, A.M, Jansson, B.-O., Kautsky, N., Levin, S., Lubchenco, J., Mäler, K.-G., Simpson, D., Starrett, D., Tilman, D. & Walker, B. (2000). The value of nature and the nature of value. *Science*, **289**: 395-396.

Danger, M., Lacroix, G., Ka, S., Ndour, E.H., Corbin, D., Lazzaro, X. (2009). Food-web structure and functioning of temperate and tropical lakes: A stoichiometric viewpoint. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, **45**: 11-21.

Danovaro, R., Dell'Anno, A., Corinaldesi, C., Magagnini, M., Noble, R., Tamburini, C. & Weinbauer, M. (2008). Major viral impact on the functioning of benthic deep-sea ecosystems. *Nature*, **454**: 1084-1087.

Darwin, C. (1875). *Insectivorous plants*. New York: D. Appleton and Company. 462p.

Davidson, D.W. & Epstein, W.W. (1989). Epiphytic associations with ants. In: Lüttge, U. (ed). *Vascular plant as epiphytes*. Springer Verlag, New York, NY, USA. pp. 201-233.

DeHaan, H. (1993). Solar UV-light penetration and photodegradation of humic substances in peaty lake water. *Limnology and Oceanography*, **38**: 1072-1076.

Dejean A. & Olmsted I. (1997). Ecological studies on *Aechmea bracteata* (Schwartz) (Bromeliaceae). *Journal of Natural History*, **31**: 1313-1334.

Dejean, A., Corbara, B., Orivel, J., Snelling, R.R., Delabie, J.H.C. & Belin-Depoux, M. (2000). The importance of ant gardens in the pioneer vegetal formations of French Guiana. *Sociobiology*, **35**: 425-439.

Demergasso, C., Casamayor, E.O., Chong, G., Galleguillos, P., Escudero, L. & Pedrós-Alió, C. (2004). Distribution of prokaryotic genetic diversity in athalassohaline lakes of the Atamaca Desert, Northern Chile. *FEMS Microbiology Ecology*, **48**: 57-69.

DeMott, W.R. (1988). Discrimination between algae and artificial particules by freshwater and marine copepods. *Limnology and Oceanography*, **33**: 397-408.

Devetter, M. (2009). Clearance rates of the bdelloid rotifer, *Habrotrocha thienemanni*, a tree-hole inhabitant. *Aquatic Ecology*, **43**: 85-89.

Dietrich, D. & Arndt, H. (2000). Biomass partitioning of benthic microbes in a Baltic inlet: relationships between bacteria, algae, heterotrophic flagellates and ciliates. *Marine Biology*, **136**: 309-322.

Diez, B., Pedrós-Alió, C. & Massana, R. (2001). Study of genetic diversity of eukariotic picoplancton in different oceanic regions by small-subunit rRNA gene cloning and sequencing. *Applied and Environmental Microbiology*, **67**: 2932-2941.

Dodson, M. Mathooko, J.M., Magana, A. & Ndegwa, F.W. (2002). Macroinvertebrate assemblages and detritus processing in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? *Freshwater Biology*, **47**: 909-919.

Domaizon, I., Viboud, S. & Fontvielle, D. (2003). Taxon-specific and seasonal variations in flagellates grazing on heterotrophic bacteria in the oligotrophic Lake Annecy – importance of mixotrophy. *FEMS Microbiology Ecology*, **46**: 317-329.

Dorigo, U., Jacquet, S. & Humbert, J.F. (2004). Cyanophage diversity, inferred from g20 gene analyses, in the largest natural lake in France, Lake Bourget. *Applied and Environmental Microbiology*, **70**: 1017-1022.

Dorigo, U., Volatier, L. & Humbert, J.-F. (2005). Molecular approaches to the assessment of biodiversity in aquatic microbial communities. *Water Research*, **39**: 2207-2218.

Downing, J.A., Prairie, Y.T., Cole, J.J., Duarte, C.M., Tranvik, L.J., Striegl, R.G., McDowell, W.H., Kortelainen, P., Caraco, N.F., Melack, J.M. & Middelburg, J.J. (2006). The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*, **51**: 2388-2397.

Downs, W.G. & Pittendrigh, C.S. (1946). Bromeliad malaria in Trinidad, British West Indies. *American Journal of Tropical Medecine*, **26**: 47-66.

Drake, J.A., Huxel, G.R. & Hewitt, C.L. (1996). Microcosms as Models for Generating and Testing Community Theory. *Ecology*, **77**: 670-677.

Dryden, R.C. & Wright, S.J.L. (1987). Predation of cyanobacteria by protozoa. *Canadian Journal of Microbiology*, **33**: 471-482.

Ducklow, H.W. & Carlson, C.A. (1992). Oceanic bacterial production. *Advances in Microbial Ecology*, **12**: 113-181.

Duffy, J.E., Cardinale, B.J., France, K.E., McIntyre P.B., Thebault, E. & Loreau, M. (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, **10**: 522-538.

E

Eaton, J.S., Likens, G.E. & Bormann, F.H. (1973). Throughfall and stemflow chemistry in a northern hardwood forest. *Journal of Ecology*, **61**: 495-508.

Edwards, K.J., Hu, B., Hamers, J.R. & Banfield, J.F. (2001). A new look at microbial leaching patterns on sulfide minerals. *FEMS Microbial Ecology*, **34**: 197-206.

Ehrlich, H.L. (2002). *Geomicrobiology*. 4th edition Marcel Dekker Inc., New York. 768p.

Ekelund, F. & Rønn, R., (1994). Notes on protozoa in agricultural soil, with emphasis on heterotrophic flagellates and naked amoebae and their ecology. *FEMS Microbiology Reviews*, **15**: 321-353.

Ekelund, F., Saj, S., Vestergård, M., Bertaux, J. & Mikola, J. (2009). The ‘‘soil microbial loop’’ is not always needed to explain protozoan stimulation of plants. *Soil Biology and Biochemistry*, **41**: 2336-2342.

Ellison, A.M. & Gotelli, N.J. (2001). Evolutionary ecology of carnivorous plants. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 623-629.

Ellison, A.M., & Gotelli, N.J. (2002). Nitrogen availability alters the expression of carnivory in the northern pitcher plant *Sarracenia purpurea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**: 4409-4412.

Ellison, A.M. & Gotelli, N.J. (2009). Energetics and the evolution of carnivorous plants—Darwin’s ‘most wonderful plants in the world’. *Journal of Experimental Botany*, **60**: 19-42.

Ellison, A.M., Gotelli, N.J., Brewer, J.S., Cochran-Stafira, D.L., Kneitel, J.M., Miller, T.E., Worley, A.C. & Zamora, R. (2003). The evolutionary ecology of carnivorous plants. *Advances in Ecological Research*, **33**: 1-74.

Ellison, A.M., Buckley, H.L., Miller, T.E. & Gotelli, N.J. (2004). Morphological variation in *Sarracenia purpurea* (Sarraceniaceae): Geographic, environmental, and taxonomic correlates. *American Journal of Botany*, **91**: 1930-1935.

Endres, L. & Mercier, H. (2001). Ammonium and urea as nitrogen sources for bromeliads. *Journal of Plant Physiology*, **158**: 205-212.

Erickson, R. (1968). *Plant of Prey in Australia*. Lamb, Perth. 94p.

Ettinger, M.R., Webb, S.R., Harris, S.A., McIninch, S.P., Garman, G.C. & Brown, B.L., (2003). Distribution of free-living amoebae in James River, Virginia, USA. *Parasitology Research*, **89**: 6-15.

F

Faithfull, C.L., Huss, M., Vrede, T. & Bergstrom, A.K. (2011). Bottom-up carbon subsidies and top-down predation pressure interact to affect aquatic food web structure. *Oikos*, **120**: 311-320.

Falkowski, P.G. (1997). Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO_2 in the ocean Source. *Nature*, **387**: 272-275.

Falkowski, P.G., Fenchel, T. & Delong, E.F. (2008). The Microbial Engines That Drive Earth’s Biogeochemical Cycles. *Science*, **320**: 1034-1039.

Feminella, J.W. & Hawkins, C.P. (1995). Interactions between stream herbivores and periphyton: a quantitative analysis of past experiments. *Journal of the North American Benthological Society*, **14**: 465-509.

Fenchel, T. & Finlay, B.J. (2005). Bacteria and Island Biogeography. *Science*, **309**: 1997.

Fennel, K., Follows, M. & Falkowski, P.G. (2005). The co-evolution of the nitrogen, carbon and oxygen cycles in the Proterozoic ocean. *American Journal of Science*, **305**: 526-545.

Ferrari, I., Farabegoli, A. & Mazzoni, R. (1989). Abundance and diversity of planktonic rotifers in the Po River. *Hydrobiologia*, **186/187**: 201-208.

Fincke, O.M. (1998). The population ecology of *Megaloprepus coerulatus* and its effect on species assemblages in water-filled tree holes. In: Dempster, J.P. & McLean, I.F.G. (eds.) *Insect populations: in theory and in practice*. Kluwer Academic Publ., London. 486p.

Findlay, S., Pace, M.L., Lints, D., Cole, J.J., Caraco, N.F. & Peierls, B. (1991). Weak coupling of bacterial and algal production in a heterotrophic ecosystem: The Hudson River estuary. *Limnology and Oceanography*, **36**: 268-278.

Findlay, S., Pace, M. & Fisher, D. (1996). Spatial and temporal variability in the lower food web of the tidal freshwater Hudson River. *Estuaries*, **19**: 866-873.

Findlay, S., Tank, J., Dye, S., Valett, H.M., Mulholland, P.J., McDowell, W.H., Johnson, S.L., Hamilton, S.K., Edmonds, J., Dodds, W.K. & Bowden, W.B. (2000). A cross-system comparison of bacterial and fungal biomass in detritus pools of headwater streams. *Microbial Ecology*, **43**: 55-66.

Finlay, B.J. & Esteban, G.F. (1998). Freshwater protozoa: biodiversity and ecological function. *Biodiversity and Conservation*, **7**: 1163-1186.

Finlay, B.J. (2002). Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, **296**: 1061-1063.

Fish, D. (1983). Phytotelmata: Flora and Fauna. In: Frank, J.H. & Lounibos, L.P. (eds). *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*. Plexus Publishing Inc., Medford, NJ. pp. 1-127.

Fish, D. & Hall, D.W. (1978). Succession and stratification of aquatic insects inhabiting the leaves of the insectivorous pitcher plant *Sarracenia purpurea*. *American Midland Naturalist*, **99**: 172-183.

Fish, D. & Carpenter, S.R. (1982). Leaf litter and larval mosquito dynamics in tree-hole ecosystems. *Ecology*, **63**: 283-288.

Foissner, W. (2003a). Morphology and ontogenesis of *Lambornella trichoglossa* nov spec., a new tetrahymenid ciliate (Protozoa, Ciliophora) from Brasilian tank bromeliads (Bromeliaceae). *European Journal of Protistology*, **39**: 63-82.

Foissner, W. (2003b). Morphology and ontogenesis of *Bromeliophrya brasiliensis* gen. n., sp n., a new ciliate (Protozoa : Ciliophora) from Brazilian tank bromeliads (Bromeliaceae). *Acta Protozoologica*, **42**: 55-70.

Foissner, W. (2008). Protist diversity and distribution: some basic considerations. *Biodiversity and Conservation*, **17**: 235-242.

Foissner, W. (2010). Life Cycle, Morphology, Ontogenesis, and Phylogeny of *Bromeliothrix metopoides* nov gen., nov spec., a Peculiar Ciliate (Protista, Colpodea) from Tank Bromeliads (Bromeliaceae). *Acta Protozoologica*, **49**: 159-193.

Foissner, W., Struder-Kypke, M., van der Staay, G.W.M., Moon-van der Staay, S.Y. & Hackstein, J.H.P. (2003). Endemic ciliates (Protozoa, Ciliophora) from tank bromeliads (Bromeliaceae): a

combined morphological, molecular, and ecological study. *European Journal of Protistology*, **39**: 365-372.

Foissner, W. & Wolf, K.W. (2009). Morphology and ontogenesis of *Platyophrya bromelicola* nov spec., a new macrostome-forming colpodid (Protists, Ciliophora) from tank bromeliads of Jamaica. *European Journal of Protistology*, **45**: 87-97.

Folgarait, P.J. (1998). Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, **7**: 1221-1244.

Forsyth, A.B. & Robertson, R.J. (1975). K reproductive strategy and larval behaviour of the pitcher plant sarcopagid fly, *Blaesoxipha fletcheri*. *Canadian Journal of Zoology*, **53**: 174-179.

Fox-Dobbs, K., Doak, D.F., Brody, A.K. & Palmer, T.M. (2010). Termites create spatial structure and govern ecosystem function by affecting N_2 fixation in an East African savanna. *Ecology*, **91**: 1296-1307.

Frank, J.H. (1983). Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes. In: Frank, J.H. & Lounibos, L.P. (eds). *Phytotelmata: terrestrial plants as host for aquatic insect communities*. Medford, New Jersey: Plexus Publishing Inc. pp. 101-128.

Frank, J.H. & Fish D. (2008). Potential biodiversity loss in Florida bromeliad phytotelmata due to *Metamasius callizona* (Coleoptera: Dryophthoridae), an invasive species. *Florida Entomologist*, **91**: 1-8.

Frank, J.H. & Lounibos, L.P. (1983). *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts for Aquatic Insect Communities*. Plexus, Medford, N.J. 293p.

Frank, J.H. & Lounibos, L.P. (2009). Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terrestrial Arthropod Reviews*, **1**: 125-153.

Frank, J.H. & O'Meara, G.F. (1984). The bromeliad *Catopsis berteroniana* traps terrestrial arthropods but harbors *Wyeomyia* larvae (Diptera: Culicidae). *Florida Entomologist*, **67**: 418-424.

Frank, J.H., Sreenivasan, S., Benshoff, P.J., Deyrup, M.A., Edwards, G.B., Halbert, S.E., Hamon, A.B., Lowman, M.D., Mockford, E.L., Scheffrahn, R.H., Steck, G.J., Thomas, M.C., Walker, T.J. & Welbourn, W.C. (2004). Invertebrate animals extracted from native *Tillandsia* (Bromeliales: Bromeliaceae) in Sarasota County, Florida. *Florida Entomologist*, **87**: 176-185.

Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999). Gap light analyzer (GLA) 2.0. Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs: users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canada, and the Institute of Ecosystems Studies, Millbrook, New York, USA.

Fuhrman, J.A. & Suttle, C.A. (1993). Virus in marine planktonic systems. *Oceanography*, **6**: 52-63.

G

Gallie, D.R. & Chang, S.C. (1997). Signal transduction in the carnivorous plant *Sarracenia purpurea*. *Plant Physiology*, **115**: 1461–1471.

Gardner, W.S., Cavaletto, J.F., Bootsma, H.A., Lavrentyev, P.J. & Troncone, F. (1998). Nitrogen cycling rates and light effects in tropical Lake Maracaibo, Venezuela. *Limnology and Oceanography*, **43**: 1814-1825.

Garstecki, T., Verhoeven, R., Wickham, S.A. & Arndt, H. (2000). Benthic–pelagic coupling: a comparison of the community structure of benthic and planktonic heterotrophic protists in shallow inlets in the southern Baltic. *Freshwater Biology*, **45**: 147-167.

Gasol, J.M. (1993). Benthic flagellates and ciliates in fine freshwater sediments: calibration of a live counting procedure and estimation of their abundances. *Microbial Ecology*, **25**: 247-262.

Gasol, J.M. & Duarte, C.M. (2000). Comparative analyses in aquatic microbial ecology: how far do they go? *FEMS Microbiology Ecology*, **31**: 99-106.

Gaume, L., Perret, P., Gorb, E., Gorb, S., Labat, J. & Rowe, N. (2004). How do plant waxes cause flies to slide? Experimental tests of wax-based trapping mechanisms in three pitfall carnivorous plants. *Arthropod Structure and Development*, **33**: 103-111.

Gebühr, C., Pohlon, E., Schmidt, A.R. & Kusel, K. (2006). Development of Microalgae Communities in the Phytotelmata of Allochthonous Populations of *Sarracenia purpurea* (Sarraceniaceae). *Plant Biology*, **8**: 849-860.

Gerlt, J.A. & Babbitt, P.C. (2001). Divergent evolution of enzymatic function: Mechanistically diverse superfamilies and functionally distinct suprafamilies. *Annual Review of Biochemistry*, **70**: 209-246.

Gessner, M.O., Chauvet, E. & Dobson, M. (1999). A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, **85**: 377-384.

Gilbert, D., Amblard, C., Bourdier, G. & Francez, A.-J. (1998). The Microbial Loop at the Surface of a Peatland: Structure, Function, and Impact of Nutrient Input. *Microbial Ecology*, **35**: 83-93.

Gilbert, D., Amblard, C., Bourdier, G., Francez, A.-J. & Mitchell, E.A.D. (2000). Le régime alimentaire des thécamoebiens. *L'Année Biologique*, **39**: 57-68.

Givnish, T.J., Burkhardt, E.L., Happel, R.E. & Weintraub, J.D. (1984). Carnivory in the Bromeliad *Brocchinia reducta*, with a Cost-Benefit Model for the General Restriction of Carnivorous Plants to Sunny, Moist, Nutrient-Poor Habitats. *American Naturalist*, **124**: 479-497.

Gleason, F.H., Kagami, M., Lefevre, E. & Sime-Ngando, T. (2008). The ecology of chytrids in aquatic ecosystems: roles in food web dynamics. *Fungal Biology Review*, **22**: 17-25.

Gomi, T., Sidle, R.C. & Richardson, J.S. (2002). Understanding processes and downstream linkages of headwater systems. *BioScience*, **52**: 905-916.

Gonzalez, J.M., Jaffe, K. & Michelangeli, F. (1991). Competition for prey between the carnivorous Bromeliaceae *Brocchinia reducta* and Sarraceniaceae *Heliamphora nutans*. *Biotropica*, **23**: 602-604.

Gotelli, N.J. & Ellison, A.M. (2006). Food-web models predict species abundance in response to habitat change. *PLoS Biology*, **44**: e324.

Graça, M.A.S. (2001). The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams - a review. *International Review of Hydrobiology*, **86**: 383-393.

Graça, M.A.S., Cressa, C., Gessner, M.O., Feio, M.J., Callies, K.A. & Barrios, C. (2001). Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. *Freshwater Biology*, **46**: 947-957.

Grafe T.U., Schöner C.R., Kerth G., Junaidi A. & Schöner M.G. (2011). A novel resource–service mutualism between bats and pitcher plants. *Biological Letters*, **7**: 436-439.

Gray, S.M., Miller, T.M., Mouquet, N. & Daufresne, T. (2006). Nutrient limitation in detritus-based microcosms in *Sarracenia purpurea*. *Hydrobiologia*, **573**: 173-181.

Greeney, H.F. (2004). Fallen flower bracts of the stilt-root palm *Iriartea deltoidea* (Palmae: Iriarteeae) as phytotelmata habitats in a lowland Ecuadorian rainforest. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology*, **101**: 1-20.

Günther, K. (1913). Die lebenden Bewöhner der Kannen der insektenfressenden Pflanze *Nepenthes distillatoria* auf Ceylon. *Zeitschrift für wissenchaftliche Insektenbiologie*, **9**: 90-267.

Guillou, L., Viprey, M., Chambouvet, A., Welsh, R.M., Kirkham, A.R., Massana, R., Scanlan, D.J. & Worden, A.Z. (2008). Widespread occurrence and genetic diversity of marine parasitoids belonging to Syndiniales (Alveolata). *Environmental Microbiology*, **10**: 3349-3365.

Guimarães-Souza, B.A., Mendes, G.B., Bento, L., Marotta, H., Santoro, A.L., Esteve, F.A., Pinho, L., Farjalla, V.F. & Enrich-Prast, A. (2006). Limnological parameters in the water accumulated in tropical bromeliads. *Acta Limnologica Brasiliensis*, **18**: 47-53.

Gullis, V. & Suberkropp, K. (2003). Interactions between stream fungi and bacteria associated with decomposing leaf litter at different levels of nutrient avaibility. *Aquatic Microbial Ecology*, **30**: 149-157.

Gurung, T.B., Urabe, J. & Nakanishi, M. (1999). Regulation of the relationship between phytoplankton *Scenedesmus acutus* and heterotrophic bacteria by the balance of light and nutrients. *Aquatic Microbial Ecology*, **17**: 27-35.

H

Häder, D.-P. (2000). Effects of solar UV-B radiation on aquatic ecosystems. *Advances in Space Research*, **26**: 2029-2040.

Haeckel, E. (1904). Kunstformen der natur. Leipzig. Bibliographisches institut.

Hahn, M.W. & Pockl, M. (2005). Ecotypes of planktonic Actinobacteria with identical 16S rRNA genes adapted to thermal niches in temperate, subtropical, and tropical freshwater habitats. *Applied and Environmental Microbiology*, **71**: 766-773.

Hahn, M.W., Pockl, M. & Wu Q.L. (2005). Low intraspecific diversity in a Polynucleobacter subcluster population numerically dominating bacterioplankton of a freshwater pond. *Applied and Environmental Microbiology*, **71**: 4539-4547.

Hairston, N. & Bohonak, A. (1998). Copepod reproductive strategies: life-history theory, phylogenetic pattern and invasion of inland waters. *Journal of Marine Systems*, **15**: 23-34.

Hall, R.O., Wallace, J.B. & Eggert, S.L. (2000). Organic matter flow in stream food webs with reduced detrital resource base. *Ecology*, **81**: 3445-3463.

Hall, R.O., Likens, G.E. & Malcom, H.M. (2001). Trophic basis of invertebrates production in 2 streams at the Hubbard Brook Experimental Forest. *Journal of the North American Benthological Society*, **20**: 432-447.

Hamilton, A.G. (1904). Notes on the West Australian pitcher plant (*Cephalotus follicularis*, Labill.). *Proceeding of the linnean Society of New South Wales*, **29**: 36-53.

Hamilton, G. (2006). The gene weavers. *Nature* (London) **441**: 683-685.

Han, B.-P., Wang, T., Lin, Q.-Q., & Dumont, H.J. (2008). Carnivory and active hunting by the planktonic testate amoeba *Difflugia tuberspinifera*. *Hydrobiologia*, **596**: 197-201.

Hansen, P.J. & Bjørnsen, P.K. (1997). Zooplankton grazing and growth: scaling within the 2-2,000 µm body size range. *Limnology and Oceanography*, **42**: 687-704.

Harlan, N.P. & Paradise, C.J. (2006). Do habitat size and shape modify abiotic factors and communities in artificial treeholes? *Community Ecology*, **7**: 211-222.

Harvey, E. & Miller, T.E. (1996). Variance in composition in inquiline communities in leaves of *Sarracenia purpurea* L. on multiple spatial scales. *Oecologia*, **108**: 562-566.

Haubrich, C.S., Pires, A.P.F., Esteves, F.A. & Farjalla, V.F. (2009). Bottom-up regulation of bacterial growth in tropical phytotelm bromeliads. *Hydrobiologia*, **632**: 347-353.

Hauer, G. & Rogerson, A. (2005). Remarkable salinity tolerance of seven species of naked amoebae (gymnamoebae). *Hydrobiologia*, **549**: 33-42.

Havel, J.E. (2009). Cladocera. In: Likens, G.E. (ed). *Encyclopedia of Inland Waters. Plankton of Inland Waters*. Oxford, Elsevier. pp. 198-209.

Heard, S.B. (1994). Pitcher plant midges and mosquitoes: a processing chain commensalism. *Ecology*, **75**: 1647-1660.

Hegner, R. (1926). The protozoa of the pitcher plant *Sarracenia purpurea*. *The Biological Bulletin*, **50**: 271-276

Heinemann, S.J. & Belkin, J.N. (1977). Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America" 7. Costa Rica (CR). *Mosquito Systematic*, **9**: 237-287.

Heinemann, S.J. & Belkin, J.N. (1978a). Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America" 10. Panama, including the Canal Zone (PA, GG). *Mosquito Systematics*, **10**: 119-196.

Heinemann, S.J. & Belkin, J.N. (1978b). Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America" 11. Venezuela (VZ); Guianas: French Guiana (FG, FGC), Guyana (GUY), Surinam (SUR). *Mosquito Systematics*, **10**: 365-459.

Henry, R., Hino, K., Tundisi, J.G. & Ribeno, J.S.B. (1985). Responses of phytoplankton in Lake Jacaretinga to enrichment with nitrogen and phosphorus in concentrations similar to those of the River Solimoes (Amazon, Brazil). *Archiv für Hydrobiologie*, **103**: 453-477.

Hewson, I., O'Neil, J.M., Fuhrman, J.A., Dennison, W.C. (2001). Virus-like particle distribution and abundance in sediments and overlying waters along eutrophication gradients in two subtropical estuaries. *Limnology and Oceanography*, **46**: 1734-1746.

Hiebert, M. & Gessner, M.O., (2002). Contribution of stream detritivores, fungi and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology*, **83**: 1026-1038.

Hillebrand, H. (2008). Grazing regulates the spatial variability of periphyton biomass. *Ecology*, **89**: 165-173.

Hobbie, J.E., Daley, R.J. & Jasper, S. (1977). Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Applied and Environmental Microbiology*, **33**: 1225-1228.

Hoekman, D. (2007). Top-down and bottom-up regulation in a detritus-based aquatic food web: a repeated field experiment using the pitcher plant (*Sarracenia purpurea*) inquiline community. *American Midland Naturalist*, **157**: 52-62.

Hoekman, D., Terhorst, C., Bauer, A, Braun, S., Gignac, P, Hopkins, R., Joshi, S., Laskis, K., Sanscrainte, N., Travis, J. & Miller, T. E. (2007). Oviposition decreased in response to enriched water: a field study of the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Ecological Entomology*, **32**: 92-96

Hoekman, D., Winston, R. & Mitchell, R. (2009). Top-down and bottom-up effects of a processing detritivore. *Journal of the American Benthological Society*, **28**: 552-559.

Hoffmeister, M., van der Klei, A., Rotte, C., van Grinsven, K.W.A., van Hellemond, J.J., Henze, K., Tielens, A.G.M. & Martin, W. (2004). *Euglena gracilis* Rhodoquinone: Ubiquinone Ratio and Mitochondrial Proteome Differ under Aerobic and Anaerobic Conditions. *Journal of Biological Chemistry*, **279**: 22422-22429.

Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990). *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732p.

Holyoak, M. & Lawler, S.P. (2005). The Contribution of Laboratory Experiments on Protists to Understanding Population and Metapopulation Dynamics. *Advance in Ecological Research*, **37**: 245-271.

Hughes Martiny, J.B., Bohannan, B.J.M., Brown, J.H, Colwell, R.K., Fuhrman, J.A., Green, J.L., Horner-Devine M.C., Kane, M., Krumins, J.A., Kuske, C.R., Morin, P.J., Naeem, S., Řvreĺs, L., Reysenbach, A.-L., Smith, V.H. & Staley J.T. (2006). Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, **4**: 102-112.

Hutchings, R.S.G. (1994). Palm bract breeding sites and their exploitation by *Toxorhynchites* (Lynchiella) haemorrhoidalis heamorrhoidalis (Diptera: Culicidae) in an upland forest of the central Amazon. *Journal of Medical Entomology*, **31**: 186-191.

I

Ingram, S.W. & Nadkarni, N.M. (1993). Composition and distribution of epiphytic organic matter in a Neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica*, **25**: 370-383.

Inselsbacher, E., Cambui, C. A., Richter, A., Stange, C. F., Mercier, H. & Wanek, W. (2007). Microbial activities and foliar uptake of nitrogen in the epiphytic bromeliad *Vriesea gigantea*. *New Phytologist*, **175**: 311-320.

Irons, J.G., Oswood, M.W., Stout, R.J. & Pringle, C.M. (1994). Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshwater Biology*, **32**: 401-411.

Istock, C.A., Wasserman, S.S. & Zimmer, H. (1975). Ecology and evolution of the pitcher-plant mosquito: Population dynamics and laboratory responses to food and population density. *Evolution*, **29**: 296-312.

J

Jabiol, J., Corbara, B., Dejean, A. & Céréghino, R. (2009). Structure of aquatic insect communities in tank-bromeliads in a East-Amazonian rainforest in French Guiana. *Forest Ecology and Management*, **257**: 351-360.

Jackson, E.F. & Jackson, C.R. (2008).Viruses in wetland ecosystems. *Freshwater Biology*, **53**: 1214-1227.

Jenkins, D.W. & Carpenter, S.J. (1946). Ecology of the tree hole breeding mosquitoes of nearctic North-America. *Ecological Monographs*, **16**: 31-47.

Jensen, H. (1910). *Nepenthes*-tiere II. Biologische Notizen. *Annales de jardin botanique de Buitenxorg*, **3**: 941-946.

Jobard, M., Rasconi, S. & Sime-Ngando T. (2010). Diversity and functions of microscopic fungi: a missing component in pelagic food webs. *Aquatic Sciences*, **72**: 255–268

Jocqué, M., Vanschoenwinkel, B. & Brendonck, L. (2010a). Freshwater rock pools: a review of habitat characteristics, faunal diversity and conservation value. *Freshwater Biology*, **55**: 1587-1602.

Jocqué, M., Kernahan, A., Nobes, A., Williams, C. & Field, R. (2010b). How effective are non-destructive sampling methods to assess aquatic invertebrate diversity in bromeliads? *Hydrobiologia*, **649**: 293-300.

Joel, D.M. & Gepstein, S. (1985). Chloroplasts in the epidermis of *Sarracenia* (the American pitcher plant) and their possible role in carnivory-an immunocytochemical approach. *Physiologia Plantarum*, **63**: 71-75.

Johnson, M.D. & Ward, A.K. (1997). Influence of Phagotrophic Protistan Bacterivory in Determining the Fate of Dissolved Organic Matter (DOM) in a Wetland Microbial Food Web. *Microbial Ecology*, **33**: 149-162.

Johnson, Z.I., Zinser, E.R., Coe, A., McNulty, N.P., Woodward, E.M.S. & Chisholm, S.W. (2006). Niche partitioning among Prochlorococcus ecotypes along ocean-scale environmental gradients. *Science*, **311**: 1737-1740.

Jolivet, P. (1990). A la recherche du monde perdu ou les tepuys du sud du Vénézuéla. *Le Courrier de la Nature*, **124**: 32-35.

Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**: 373-386.

Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, **78**: 1946-1957.

Jürgens, K., Gasol, J.M., Massana, R. & Pedrós-Alió, C. (1994). Control of heterotrophic bacteria and protozoans by *Daphnia pulex* in the epilimnion of lake Ciso. *Archiv für Hydrobiologie*, **131**: 55-78.

Jürgens, K. &. Skibbe, O. & Jeppesen, E. (1999). Impact of metazooplankton on the composition and population dynamics of planktonic ciliates in a shallow, hypertrophic lake. *Aquatic microbial Ecology*, **17**: 61-15.

Jürgens, K. & Jeppesen, E. (2000). The impact of metazooplankton on the structure of the microbial food web in a shallow, hypertrophic lake. *Journal of Plankton Research*, **22**: 1047-1070.

Juniper, B.E., Robins, R.J. & Joel, D.M. (1989). *The carnivorous plants*. Academic Press, New York, USA. 353p.

K

Kagami, M., de Bruin, A., Ibelings B.W. & van Donk, E. (2007a). Parasitic chytrids: their effects on phytoplankton community and food-web dynamics. *Hydrobiologia*, **578**: 113-129.

Kagami, M., von Elert, E., Ibelings, B.W., de Bruin A. & Van Donk, E. (2007b). The parasitic chytrid, Zygorhizidium facilitates the growth of the cladoceran zooplankter, Daphnia in cultures of the

inedible alga, Asterionella. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, **274**: 1561-1566.

Kagami, M., Helmsing, N.R. & van Donk, E. (2011). Parasitic chytrids could promote copepod survival by mediating material transfer from inedible diatoms. *Hydrobiologia*, **659**: 49-54.

Kalff, J. (2002). *Limnology: Inland Water Ecosystems*. New Jersey, Prentice Hall. 592p.

Karagatzides, J.D., Butler, J.L. & Ellison, A.M. (2009). The pitcher plant *Sarracenia purpurea* can directly acquire organic nitrogen and short-circuit the inorganic nitrogen cycle. *PLoS One*, **4**: e6164.

Kaufman, M.G., Walker, E.D., Smith, T.W., Merritt, R.W. & Klug, M.J. (1999). Effects of Larval Mosquitoes (*Aedes triseriatus*) and Stemflow on Microbial Community Dynamics in Container Habitats. *Applied and Environmental Microbiology*, **65**: 2661-2673.

Kaufman, M.G., Goodfriend, W., Kohler-Garrigan, A., Walker, E.D. & Klug, M.J. (2002). Soluble nutrient effects on microbial communities and mosquito production in *Ochlerotatus triseriatus* habitats. *Aquatic Microbial Ecology*, **29**: 73-88.

Kaufmann, E. & Maschwitz, U. (2006). Ant-gardens of tropical Asian rainforests. *Naturwissenschaften*, **93**: 216-227.

Kaufman, M.G., Wanja, E., Maknojia, S., Bayoh, M.N., Vulule, J.M. & Walker E.D. (2006). Importance of algal biomass to growth and development of Anopheles gambiae larvae. *Journal of Medical Entomology*, **43**: 669-676.

Kent, A.D. & Triplett, E.W. (2002). Microbial communities and their interactions in soil and rhizosphere ecosystems. *Annual Review of Microbiology*, **56**: 211-236.

Kiffney, P.M., Richardson, J.S. & Bull, J.P. (2003). Response of periphyton and insect to experimental manipulation of riparian buffer width along forest streams. *Journal of Applied Ecology*, **40**: 1060-1076.

Kikkawa, J. (2001). Microcosm food webs. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**: 322.

Kiss, Á.K., Ács, É., Kiss, K.T. & Török, J.K. (2009). Structure and seasonal dynamics of the protozoan community (heterotrophic flagellates, ciliates, amoeboid protozoa) in the plankton of a large river (River Danube, Hungary). *European Journal of Protistology*, **45**: 121-138.

Kitchell, J.F. & Carpenter, S.R. (1988). Food web manipulation in experimental lakes. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, **23**: 351-358.

Kitching, R.L. (1969). The fauna of tree hole in relation to environmental factors. PhD Thesis, University of Oxford. 616p.

Kitching, R.L. (1971). An ecological study of water filled tree-holes and their position in the woodland ecosystem. *Journal of Animal Ecology*, **40**: 281-302.

Kitching, R.L (1987). A preliminary account of the metazoan food webs in phytotelmata in northern Sulawesi. *Malayan Nature Journal*, **41**: 1-12

Kitching, R.L. (1990). Foodwebs from phytotelmata in Madang, Papua New Guinea. *Entomologist*, **109**: 153-164.

Kitching, R.L. (2000). *Food webs and container habitat: the natural history and ecology of phytotelmata*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 431p.

Kitching, R.L. (2001). Food Webs in Phytotelmata: "Bottom-Up" and "Top-Down" Explanations for Community Structure. *Annual Review of Entomology*, **46**: 729-760.

Kitching, R.L. & Pimm, S.L. (1985). The length of the food chains: phytotelmata in Australia and elsewhere. *Proceeding of the Ecological Society of Australia*, **14**: 123-140.

Kitching, R.L. & Beaver, R. (1990). Patchiness and community structure. In: Stenseth, N.C. & Swingland, I. R. (eds). *Living in a Patchy Environment*. Oxford University Press, Oxford. pp.147-176.

Kneitel, J.M. (2002). Species diversity and trade-offs in *Sarracenia purpurea* inquiline communities. PhD Thesis, Florida State University. 218p.

Kneitel, J.M. (2007). Intermediate-consumer identity and resources alter a food web with omnivory. *Journal of Animal Ecology*, **76**: 651-659

Kneitel, J.M. & Chase, J.M. (2004). Disturbance, predator, and resource interactions alter container community composition. *Ecology*, **85**: 2088-2093.

Kneitel, J.M. & Miller, T.E. (2002). Resource and top predator regulation in the pitcher plant (*Sarracenia purpurea*) inquiline community. *Ecology*, **83**: 680-688.

Kneitel, J.M. & Miller, T.E. (2003). Dispersal rates affect community composition in metacommunities of *Sarracenia purpurea* inquilines. *American Naturalist*, **162**: 165-171.

Kohonen, T. (2001). Self-Organizing Maps, 3rd ed. Springer, Berlin. 501p.

Kohonen, T. (2001). Self-organizing maps of massive databases. *Engineering Intelligent Systems for Electrical Engineering and Communications*, **9**: 179-185.

Kovac, D. & Streit, B. (1996). The arthropod community of bamboo internodes in peninsular Malaysia: microzonation and trophic structure. In: Edwards, D.S., Booth, W.E. & Choy, S.C. (eds). *Tropical Rainforest Research – Current Issues.* Kluwer, Dordrecht, pp. 85-99.

Kress, W.J. (1985). Bat pollination of an Old World *Heliconia*. *Biotropica*, **17**: 302-308.

Kruk, C., Huszar, V.L.M., Peeters, E., Bonilla, S., Costa, L., Lürling, M., Reynolds, C.S. & Scheffer, M. (2010). A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, **55**: 614-627.

L

Lachance, M.-A. (2004). Here and there or everywhere. *BioScience*, **54**: 884.

Lackey, J.B. (1940). The Microscopic Flora and Fauna of Tree Holes. *The Ohio Journal of Science*, **40**: 186-192.

Laessle, A.M. (1961). A Micro-Limnological Study of Jamaican Bromeliads. *Ecology*, **42**: 499-517.

Lafferty, K.D., Dobson, A.P. & Kuris, A.M. (2006). Parasites dominate food web links. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**: 11211-11216.

Lafferty, K.D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C.J., De Leo, G., Dobson, A.P., Dunne, J.A., Johnson, P.T.J., Kuris, A.M., Marcogliese, D.J., Martinez, N.D., Memmott, J., Marquet, P.A., McLaughlin, J.P., Mordecai, E.A., Pascual, M., Robert Poulin, R. & Thieltges, D.W. (2008). Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology Letters*, **11**: 533-546.

Lamentowicz, M. & Edward A. D. Mitchell, E.A.D. (2005). The Ecology of Testate Amoebae (Protists) in Sphagnum in North-western Poland in Relation to Peatland Ecology. *Microbial Ecology*, **50**: 48-63.

Lamentowicz, M., Lamentowicz, Ł., van der Knaap, W.O. & Gąbka, M. & Mitchell, E.A.D. (2010). Contrasting Species—Environment Relationships in Communities of Testate Amoebae, Bryophytes and Vascular Plants Along the Fen–Bog Gradient. *Microbial Ecology,* **59**: 499-510.

Landell, M.F., Billodre, R., Ramos, R.J.P., Leoncini, O., Vainstein, M.H. & Valente, P. (2010). *Candida aechmeae* sp. nov. and *Candida vrieseae* sp. nov., novel yeast species isolated from the phylloplane of bromeliads in Southern Brazil. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **60**: 244-248.

Langenheder, S., Lindstrom, E.S. & Tranvik, L.J. (2006). Structure and function of bacterial communities emerging from different sources under identical conditions. *Applied and Environmental Microbiology*, **72**: 212-220.

Larsson, U. & Hagström, A. (1982). Fractionated phytoplankton primary production, exudates release and bacterial production in Baltic eutrophication gradient. *Marine Biology*, **67**: 57-70.

Lau, D.C.P., Leung, K.M.Y. & Dudgeon, D. (2008). Experimental dietary manipulations and concurrent use of assimilation-based analyses for elucidation of consumer-resource relationships in tropical streams. *Marine and Freshwater Research*, **59**: 963-970.

Lecerf, A. (2005). Perturbations anthropiques et fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin : Etude du processus de décomposition des litières. Thèse de Doctorat, Université Toulouse III, 159p.

Lecoufle, M. (1989). Comment choisir et cultiver vos plantes carnivores. Bordas. 144p.

Lefèvre, E., Bardot, C., Noël, C., Carrias, J.-F., Viscogliosi, E., Amblard, C. & Sime-Ngando, T. (2007). Unveiling fungal zooflagellates as members of freshwater picoeukaryotes: evidence from a molecular diversity study in a deep meromictic lake. *Environmental Microbiology*, **9**: 61-71.

Lefèvre, E., Roussel, B., Amblard, C. & Sime-Ngando, T. (2008). The molecular diversity of freshwater picoeukaryotes reveals high occurrence of putative parasitoids in the plankton. *PLoS One*, **3**: e2324.

Leff, L.G. (2000). Longitudinal changes in microbial assemblages of the Ogeechee River. *Freshwater Biology*, **43**: 605–615.

Lei, Y., Stumm, K., Volkenborn, N., Wickham, S.A. & Berninger, U.-G. (2010). Impact of *Arenicola marina* (Polychaeta) on the microbial assemblages and meiobenthos in a marine intertidal flat. *Marine Biology*, **157**: 1271-1282.

Lemke, M.J., Wickstrom, C.E. & Leff, L.G. (1997). A preliminary study on the distribution of viruses and bacteria in lotic habitats. *Archiv für Hydrobiologie*, **141**: 67-74.

Lepš, J. & Šmilauer, P. (2003). Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO, Cambridge University Press, Cambridge. 269p.

Leroy, C., Corbara, B., Dejean, A. & Céréghino, R. (2009). Ants mediate foliar structure and nitrogen acquisition in a tank-bromeliad. *New Phytologist*, **183**: 1124-1133.

Leroy, C., Céréghino, R., Carrias, J.-F., Pélozuelo, L., Dejean, A. & Corbara, B. (2010). Quelques aspects de la vie d'épiphyte vasculaire. *Biofutur*, **315**: 38-41.

Leroy, C., Corbara, B., Pélozuelo, L., Carrias, J.-F., Dejean, A. & Céréghino, R. (2011). Ant species identity mediates reproductive traits and allocation in an ant-garden bromeliad. *Annals of Botany*, doi:10.1093/aob/mcr253.

Lloyd, F.E. (1942). *The Carnivorous Plants*, first ed. Ronald Press, New York. 352 p.

Lescure, J.P., Puig, H., Riera, B., Leclerc, D., Beekman, A. & Beneteau, A. (1983). La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. *Acta Ecologica*, **4**: 237-251.

Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**: 1943-67.

Likens, G.E., (1992). *Excellence in ecology, 3: The ecosystem approach: its use and abuse*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany. 166p.

Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, **23**: 399-418.

Lindquist, J. (1975). Bacteriological and ecological observations of the Northern Pitcher Plant, *Sarracenia purpurea* L. *Carnivorous Plant Newsletter*, **4**: 65-66.

Loferer-Krößbacher, M., Klima, J. & Psenner, R. (1998). Determination of bacterial cell dry mass by transmission electron microscopy and densitometric image analysis. *Applied and Environmental Microbiology*, **64**: 688-694.

Longino, J.T. (2003). The Crematogaster (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa*, **151**: 1-150.

Lopez, L.C.S. & Rios, R.I. (2001). Phytotelmata Community Distribution in Tanks of Shaded and Sun Exposed Terrestrial Bromeliads from Restinga Vegetation. *Selbyana*, **22**: 219-224.

Lopez, L.C.S., Rodrigues, P.J.F.P & Rios, R.I. (1999). Frogs and snakes as phoretic dispersal agents of bromeliad ostracods (Limnocytheridae : *Elpidium*) and annelids (Naididae : *Dero*). *Biotropica*, **31**: 705-708.

Lopez, L.C.S., Goncalves, D.A., Mantovani, A. & Rios, R.I. (2002).Bromeliad ostracods pass through amphibian (*Scinaxax perpusillus*) and mammalian guts alive. *Hydrobiologia*, **485**: 209-211.

Lopez, L.C.S., Filizola, B., Deiss, I. & Rios, R.I. (2005). Phoretic behaviour of bromeliad annelids (*Dero*) and ostracods (*Elpidium*) using frogs and lizards as dispersal vectors. *Hydrobiologia*, **549**: 15-29.

Lopez, L.C.S., Alves, R.R.D. & Rios, R.I. (2009). Micro-environmental factors and the endemism of bromeliad aquatic fauna. *Hydrobiologia*, **625**: 151-156.

Lopez, L.C.S, Silva, E.G.B., Beltrão, M.G., Renata S. Leandro, R.S., Barbosa, J.E.L. & Beserra, E.B. (2011). Effect of tank bromeliad micro-environment on *Aedes aegypti* larval mortality. *Hydrobiologia*, **665**: 257-261

Lounibos, L.P. (1980). The bionomics of three sympatric *Eretmapodites* (Diptera: Culicidae) at the Kenya coast. *Bulletin of Entomological Research*, **70**: 309-320.

Lowe, W. & Likens, G.E. (2005). Moving headwater streams to the head of the class. *BioScience*, **55**: 196-197.

Luther, H.E. (2008). *An alphabetical list of bromeliad binomials*. The Marie Selby Botanical Gardens Sarasota, Florida, USA, 11th edition. Bromeliad Society International. 110p.

Lutz, A. (1903). Waldmosquitoes und Waldmalaria. Centralbt. F. Batker, etc., Abt. I. **32**: 282-292.

M

Mabberley, D.J. (1997). *The Plant Book*. Cambridge University Press, UK. 856p.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton (New Jersey), 203p.

Maguire, B. (1971). Phytolelmata: biota and community structure determination in plant-held waters. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **2**: 439-464.

Maguire, B. & Belk, D. (1967). Paramecium transport by land snails. *Journal of Protozoology*, **14**: 445-447.

Maguire, B., Belk, D. & Wells, G. (1968). Control of community structure by mosquito larvae. *Ecology*, **49**: 207-210.

Manini, E., Fiordelmondo, C., Gambi, C., Pusceddu., A, Danovaro, R. (2003). Benthic microbial loop functioning in coastal lagoons: a comparative approach. *Oceanologica Acta*, **26**: 27-38.

Marie, D., Brussaard, C.P.D., Partensky, F. & Vaulot, D. (1999). Flow cytometric analysis of phytoplankton, bacteria and viruses. In: Robinson, J., Wiley, J. & Sons (eds). Current Protocols in Cytometry, New York, 1999. pp.1-15.

Marino, N.A.C., Guariento, R.B., Dib, V., Azevedo, F.D. & Farjalla V.F. (2011). Habitat size determine algae biomass in tank-bromeliads. *Hydrobiologia*, doi: 10.1007/S10750-011-0848-4.

Martinelli, G. (2000). Gefährdete Raritäten. Bromelien im atlantischen Regenwald. *Spektrum der Wissenschaft*, **6**: 66-73.

Mathes, J. & Arndt, H. (1994). Biomass and composition of protozooplankton in relation to lake trophy in north German lakes. *Marine Microbial Food Webs*, **8**: 357-375.

Mathes, J. & Arndt, H. (1995). Annual cycle of protozooplankton (ciliates, flagellates and sarcodines) in relation to phytoplankton and metazooplankton in lake Neumuhler-See (Mecklenburg, Germany). *Archiv für Hydrobiologie*, **134**: 337-358.

Mathuriau, C. & Chauvet, E. (2002). Breakdown of leaf litter in neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **21**: 384-396.

May, L. & Bass, J.A.B. (1998). A study of rotifers in the River Thames, England, April–October, 1996. *Hydrobiologia*, **387/3**88: 251-257.

Mayden, R.L. (1997). A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: Claridge, M.F., Dawah, H.A. & Wilson, M.R. (eds). *Species: The units of biodiversity*. Chapman and Hall, London, pp. 381-424.

McKey, D., Gaume, L., Brouat, C., Di Giusto, B., Pascal, L., Debout, G., Dalecky, A. & Heil, M. (2005). The trophic structure of tropical ant-plant-herbivore interactions: community consequences and coevolutionary dynamics. In: Burslem, D., Pinard, M. & Hartley, S. (eds). *Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity*. Cambridge University press. pp. 386-413.

McManus, G.B. & Fuhrman, J.A. (1988). Control of marine bacterioplankton populations: measurement and significance of grazing. *Hydrobiologia*, **159**: 51-62.

McNeely, C., Finlay, J.C. & Power, M.E. (2007). Grazer traits, competition, and carbon sources to a headwater-stream food web. *Ecology*, **88**: 391-401.

McPherson, S. (2007). *Pitcher plants of the Americas*. McDonald and Woodward Publishing Company, Blacksburg. 320p.

McQueen, D.J., Post, J.R. & Mills, E.L. (1986). Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **43**: 1571-1581.

McQueen, D.J., Johannes, M.R.S., Post, J.R., Stewart, T.J. & Lean, D.R.S. (1989), Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monographs*, **59**: 289-309.

Meir, P., Juniper, B.E. & Evans, D.E. (1991). Regulation of free calcium concentration in the pitchers of the carnivorous plant *Sarracenia purpurea*: a model for calcium in the higher plant apoplast? *Annals of Botany*, **68**: 557-561.

Meisner, K. & Zotz G. (2011). Three Morphs, One Species. *Journal of the Bromeliad Society*, **61**: 104-111.

Melack, J.M. (1979). Temporal variability of phytoplankton in tropical lakes. *Oecologia*, **44**: 1-7.

Melone, G., Ricci, C. & Segers, H. (1998). The trophi of Bdelloidea (Rotifera): a comparative study across the class. *Canadian Journal of Zoology*, **76**: 1755-1765.

Merritt, R.W. & Cummins, K.W. (1996). *An introduction to the aquatic insects of North America*. 3rd edition. Dubuque: Kendall/Hunt Publishing Company, Iowa, USA. 441p.

Messier, C., Posada, J., Aubin, I. & Beaudet, M. (2009). Functional Relationships Between Old-Growth Forest Canopies. Understorey Light and Vegetation Dynamics. In: Wirth, C., Gleixner, G. & Heimann, M. (eds). *Old-Growth Forests: function, fate, and value Ecological Studies*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. pp. 115-139.

Mestre, L.A.M., Aranha, J.M.R. & Esper, M.D.P. (2001). Macroinvertebrate fauna associated to the bromeliad *Vriesea inflata* of the Atlantic Forest (Parana State, southern Brazil). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **44**: 89-94.

Meyer, J.L., (1994). The Microbial Loop in Flowing Waters. *Microbial Ecology*, **28**: 195-199.

Meyer, J.L. & O'Hop, J. (1983). Leaf-shredding insects as a source of dissolved organic carbon in headwater streams. *American Midland Naturalist*, **109**: 175-183.

Meyer, S.T., Leal, I.R., Tabarelli, M. & Wirth, R. (2011). Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecological Entomology*, **36**: 14-24.

Mieczan, T. (2010). Vertical Micro-Zonation of Testate Amoebae and Ciliates in Peatland Waters in Relation to Potential Food Resources and Grazing Pressure. *International Review of Hydrobiology*, **95**: 86-102.

Mille-Lindblom, C. & Tranvik, L.J. (2003). Antagonism between bacteria and fungi on decomposing aquatic plant litter. *Microbial Ecology*, **45**: 173-182.

Miller, T.E., Cassill, D., Johnson, C., Kindell, C., Leips, J., McInnes, D., Bevis, T., Mehlman, D. & Richard, B. (1994). Intraspecific and interspecific competition of *Wyeomyia smithii* (Coq.) (Culicidae) in pitcher plant communities. *American Midland Naturalist*, **131**: 136-145.

Miller, T.E., Kneitel, J.M. & Burns, J.H. (2002). Effect of community structure on invasion success and rate. *Ecology*, **83**: 898-905.

Miller, T.E. & Kneitel, J.M. (2005). Inquiline communities in pitcher plants as a prototypical metacommunity. In: Holyoak, M., Leibold, M.A. & Holt, R.D. (eds). *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, IL. pp. 122–145.

Mitchell, E.A.D, Gilbert, D., Buttler, A., Amblard, C., Grosvernier, P. & Gobat, J.-M. (2003). Structure of Microbial Communities in Sphagnum Peatlands and Effect of Atmospheric Carbon Dioxide Enrichment. *Microbial Ecology*, **46**: 187-199.

Mitchell, E.A.D. & Meisterfeld, R. (2005). Taxonomic confusion blurs the debate on cosmopolitanism versus local endemism of free-living protists. *Protist*, **156**: 263-267.

Mogi, M. & Young, H.S. (1992). Aquatic arthropod communities in *Nepenthes* pitchers: the role of niche differentiation, aggregation, predation and competition in community organization. *Oecologia*, **90**: 172-184.

Montemarano, J.J., Kershner, M.W. & Leff, L.G. (2007). Crayfish effects on fine particulate organic matter quality and quantity. *Fundamental and Applied Limnology*, **169**: 223-229.

Montero, G., Feruglio, C. & Barberis, I.M. (2010). The phytotelmata and foliage macrofauna assemblages of a bromeliad species in different habitats and seasons. *Insect Conservation and Diversity*, **3**: 92-102.

Moore, J.C., Berlow, E.L., Coleman, D.C., de Ruiter, P.C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N.C., McCann, K.S., Melville, K., Morin, P.J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A.D., Post, D.M., Sabo, J.L., Scow, K.M., Vanni, M.J. & Wall, D.H. (2004). Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, **7**: 584-600.

Moran, J.A., Clarke, C.M. & Hawkins, B.J. (2003). From carnivore to detritivore? Isotopic evidence for leaf litter utilization by the tropical pitcher plant *Nepenthes ampullaria*. *International Journal of Plant Sciences*, **164**: 635-639.

Mouquet, N., Daufresne, T., Miller, T.E. & Gray, S. (2008). Modelling the relationship between a pitcher plant (*Sarracenia purpurea*) and its phytotelma community: mutualism or parasitism? *Functional Ecology*, **22**: 728-737.

Müller, F. (1879). Wasserthiere in den Wipfeln des Waldes. *Kosmos*, **4**: 390-392.

Murase, J. & Frenzel, P. (2008). Selective grazing of methanotrophs by protozoa in a rice field soil. *FEMS Microbiology Ecology*, **65**: 408-414.

Murzov, S.A. & Caron, D.A. (1996). Sporadic high abundances of naked amoebae in Black Sea plankton. *Aquatic Microbial Ecology*, **11**: 161-169.

Muylaert, K., Van Mieghem, R., Sabbe, K., Tackx, M. & Vyverman, W. (2000). Dynamics and trophic roles of heterotrophic protists in the plankton of a freshwater tidal estuary. *Hydrobiologia*, **432**: 25-36.

Myers, C.W. & Daly, J.W. (1983). Dart-poison frogs. *Scientific American*, **248**: 120-133.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**: 853-858.

Myklestad, S.M. (1995). Release of Extracellular Products by Phytoplankton with Special Emphasis on Polysaccharides. *Science of the Total Environment*, **165**: 155-164.

N

Nadkarni, N.M. (1984). Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica*, **16**: 249-256.

Nadkarni, N.M. (1994). Diversity of species and interaction in the upper tree canopy of forest ecosystems. *American Zoologist*, **34**: 70-78.

Nadkarni, N.M. & Matelson, T.J. (1989). Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. *The Condor*, **91**: 891-907.

Naeem, S. (1990a). Resource heterogeneity and community structure, a case study in *Heliconia imbricata* phytotelmata. *Oecologia*, **84**: 29-38.

Naeem, S. (1990b). Patterns of the distribution and abundance of competing species when resources are heterogeneous. *Ecology*, **71**: 1422-1429.

Neilson, A.H. & Larsson, T. (1980). The Utilization of Organic Nitrogen for Growth of Algae - Physiological-Aspects. *Physiologia Plantarum*, **48**: 542-553.

Ngai, J.T. & Srivastava, D.S. (2006). Predators Accelerate Nutrient Cycling in a Bromeliad Ecosystem. *Science*, **314**: 963.

Noble, R.T. & Fuhrman, J.A. (1998). Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria. *Aquatic Microbial Ecology*, **14**: 113-118.

Nogrady, T., Wallace, R.L. & Snell, T.W. (1993). *Rotifera. Vol. 1: Biology, Ecology and Systematics.* SPB Academic Publishing, The Hague. 142p.

Norf, H., Arndt, H. & Weitere, M. (2009). Responses of Biofilm-Dwelling Ciliate Communities to Planktonic and Benthic Resource Enrichment. *Microbial Ecology*, **57**: 687-700.

O

Obernosterer, I. & Herndl, G.J. (1995). Phytoplankton extracellular release and bacterial growth: dependence on the organic N:P ratio. *Marine Ecology Progress Series*, **116**: 247-257.

Olsen, Y.S., Dausse, A., Garbutt, A., Ford, H., Thomas, D.N. & Jone, D.L. (2011). Cattle grazing drives nitrogen and carbon cycling in a temperate salt marsh. *Soil Biology and Biochemistry*, **43**: 531-541.

Orivel, J. & Dejean, A. (1999). Selection of epiphyte seeds by ant-garden ants. *Ecoscience*, **6**: 51-55.

Orivel, J. & Leroy, C. (2011). The diversity and ecology of ant gardens (Hymenoptera: Formicidae; Spermatophyta: Angiospermae). *Myrmecological News*, **14**: 73-85.

Owen, T.P. & Thomson, W.W., (1991). Structure and function of a specialized cell wall in the trichomes of the carnivorous bromeliad *Brocchinia reducta*. *Canadian Journal of Botany*, **69**: 1700-1706.

P

Packroff, G. & Woelfl, S. (2000). A review on the occurrence and taxonomy of heterotrophic protists in extreme acidic environments of pH values ≤ 3. *Hydrobiologia*, **433**: 153-156.

Paradise, C.J. (2000). Effects of pH and resources on a processing chain interaction in simulated treeholes. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 651-658.

Paradise, C.J. (2004). Relationship of water and leaf litter variability to insects inhabiting treeholes. *Journal of the North American Benthological Society*, **23**: 793-805.

Paradise, C.J. & Dunson, W.A. (1997). Insect species interactions and resource effects in treeholes: are helodid beetles bottom-up facilitators of midge populations? *Oecologia*, **109**: 303-312.

Park, Y.S., Céréghino, R., Compin, A. & Lek, S. (2003). Applications of artificial neural networks for patterning and predicting aquatic insect species richness in running waters. *Ecological Modelling*, **160**: 265-280.

Parry, J.D. (2004). Protozoan grazing of freshwater biofilms. *Advances in Applied Microbiology*, **54**: 167-196.

Passow, U. (2002). Transparent exopolymer particles (TEP) in aquatic environments. *Progress in Oceanography*, **55**: 287-333.

Payne, R.J. (2010). Testate amoeba response to acid deposition in a Scottish peatland. *Aquatic Ecology*, **44**: 373-385.

Pedrós-Alió, C. (2006). Marine microbial diversity: can it be determined? *Trends in Microbiology*, **14**: 257-263.

Pedrós-Alió, C., Calderón-Paz, J.I., MacLean, M.H., Medina, G., Marrasé, C., Gasol, J.M. & Guixa-Boixereu, N. (2000). The microbial food web along salinity gradients. *FEMS Microbiology Ecology*, **32**: 143-155.

Peroutka, M., Adlassnig, W., Volgger, M., Lendl, T., Url, W.G. & Lichtscheidl, I.K. (2008). *Utricularia*: a vegetarian carnivorous plant? Algae as prey of bladderwort in oligotrophic bogs. *Plant Ecology*, **199**: 153-162.

Personnic, S., Domaizon, I., Dorigo, U., Berdjeb, L. & Jacquet, S. (2009a). Seasonal and spatial variability of virio-, bacterio-, and picophytoplanktonic abundances in three peri-alpine lakes Sébastien. *Hydrobiologia*, **627**: 99-116.

Personnic, S., Domaizon, I., Sime-Ngando, T. & Jacquet, S. (2009b). Seasonal variations of microbial abundances and virus- versus flagellate-induced mortality of picoplankton in three peri-alpine lakes. *Journal of Plankton Research*, **31**: 1161-1177.

Persson, L., Anderson, G., Hamrin, S.F. & Johansson, L. (1988). Predator regulation and primary production along the productivity gradient of temperate lake ecosystems. In: Carpenter, S.R. (ed). *Complex interactions in lake communities*. Springer-Verlag, New-York. pp. 45-65.

Petersen, R.L., Hanley, L., Walsh, E., Hunt, H. & Duffield, R.M. (1997). Occurrence of the rotifer, *Habrotrocha* cf. *rosa* Donner, in the purple pitcher plant, *Sarracenia purpurea* L., (Sarraceniaceae) along the eastern seaboard of North America. *Hydrobiologia*, **354**: 63-66.

Peterson, C.N., Day S., Wolfe, B.E., Ellison, A.M., Kolter R. & Pringle A. (2008). A keystone predator controls bacterial diversity in the pitcher-plant (*Sarracenia purpurea*) microecosystem. *Environmental Microbiology*, **10**: 2257-2266.

Phlips, E.J., Cichra, M., Havens, K., Hanlon, C., Badylak, S., Rueter, B., Randall, M. & Hansen, P. (1997). Relationships between phytoplankton dynamics and the availability of light and nutrients in a shallow sub-tropical lake. *Journal of Plankton Research*, **19**: 319-342.

Picado, C. (1913). Les broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, **47**: 215-360.

Pinel-Alloul, B., Mazumder, A., Lacroix, G. & Lazzaro, X. (1998). Les réseaux trophiques lacustres : structure, fonctionnement, interactions et variations spatio-temporelles. *Revue des Sciences de l'eau*, **11**: 163-197.

Pittendrigh, C.S. (1948). The bromeliad-*Anopheles*-malaria complex in Trinidad. I. The bromeliad flora. *Evolution*, **2**: 58-89.

Pittl, E., Innerebner, G., Wanek, W. & Insam, H. (2010). Microbial communities of arboreal and ground soils in the Esquinas rainforest, Costa Rica. *Plant Soil*, **329**: 65-74.

Poelman, E.H. & Dicke, M. (2007). Offering offspring as food to cannibals: oviposition strategies of Amazonian poison frogs (*Dendrobates ventrimaculatus*). *Evolutionary Ecology*, **21**: 215-227.

Polis G.A. & Strong D.R. (1996). Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, **147**: 813-846.

Pomeroy, R.L. (1974). The ocean's food web: a changing paradigm. *Bioscience*, **24**: 499-504.

Pomeroy, L.R. (2001). Caught in the food web: complexity made simple? *Scientia Marina* (Barcelona), **65**: 31-40.

Pomeroy, L.R., Williams, P.J.L., Azam, F. & Hobbies, J.E. (2007). The microbial Loop. *Oceanography*, **20**: 28-33.

Ponnusamy, L., Wesson, D.M., Arellano, C., Schal, C. & Apperson, C.S. (2010). Species Composition of Bacterial Communities Influences Attraction of Mosquitoes to Experimental Plant Infusions. *Microbial Ecology*, **59**: 158-173.

Ponnusamy, L., Xu, N., Stav, G., Wesson, D.M., Schal, C. & Apperson, C.S. (2008a). Diversity of Bacterial Communities in Container Habitats of Mosquitoes. *Microbial Ecology*, **56**: 593-603.

Ponnusamy, L., Xu, N., Nojima, S., Wesson, D.M., Schal, C. & Apperson, C.S. (2008b). Identification of bacteria and bacteria-associated chemical cues that mediate oviposition site preferences by *Aedes aegypti*. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, **105**: 9262-9267.

Pourriot R. & Meybeck, M., (1995). *Limnologie générale*. Collection d'écologie 25, Masson, Paris. 956p.

Pourriot, R. & Francez, A.J. (1986). Introduction pratique des organismes des eaux continentales françaises: Rotifères. Extrait du bulletin mensuel de la société linnéenne de Lyon. Association française de Limnologie. Paris. **5**: 1-37.

Power, M.E. & Dietrich, W.E. (2002). Food webs in river networks. *Ecological Research*, **17**: 451-471.

Prankevicius, A.B. & Cameron, D.M. (1991). Bacterial dinitrogen fixation in the leaf of the northern pitcher plant (*Sarracenia purpurea*). *Canadian Journal of Botany*, **69**: 2296-2298.

Puig, H. (2001). *La Forêt Tropicale Humide*. Edition Belin. 447p.

Pusceddu, A., Fiordelmondo, C. & Danovaro, R. (2005). Sediment Resuspension Effects on the Benthic Microbial Loop in Experimental Microcosms. *Microbial Ecology*, **50**: 602-613.

Pusch, M., Fiebig, D., Brettar, I., Eisenmann, H., Ellis, B.K., Kaplan, L.A., Lock, M.A., Naegeli, M.W. & Traunspurger, W. (1998). The role of micro-organisms in the ecological connectivity of waters. *Freshwater Biology*, **40**: 453-495.

Putt, M. & Stoecker, D.K. (1989). An experimentally determined carbon – volume ratio for marine oligotrichous ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnology and Oceanography*, **34**: 1097-1103.

Q

Quispel, A. (1998). Lourens G.M. Baas Becking (1895–1963), inspirator for many (micro)biologists. *International Microbiology*, **1**: 69-72.

R

R Development Core Team (2010). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org/.

Rader, R.B. & McArthur, J.V. (1994). Relative importance of mechanisms determining decomposition in a southeastern blackwater stream. *The American Midland Naturalist*, **132**: 19-31.

Ramirez, A, Pringle, C.M., Molina, L. (2003). Effects of stream phosphorous levels on microbial respiration. *Freshwater Biology*, **48**: 88-97.

Ratsirarson, J. & Silander, J.A. (1996). Structure and dynamics in *Nepenthes madagascariensis* pitcher plant micro-communities. *Biotropica*, **28**: 218-227.

Ravi Kumar, M.N.V. (2000). A review of chitin and chitosan applications. *Reactive & Functional Polymers*, **46**: 1-27.

Reynolds, C.S. (2006). *Ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press. 535p.

Ribblett, S.G., Palmer, M.A. & Coats, D.W. (2005). The importance of bacterivorous protists in the decomposition of stream leaf litter. *Freshwater Biology*, **50**: 516-526.

Ricci, C. (1998). Anhydrobiotic capabilities of bdelloid rotifers. *Hydrobiologia*, **387/388**: 321 326.

Ricci, C. (2001). Dormancy patterns in rotifers. *Hydrobiologia*, **446/447**: 1-11.

Ricci, C. & Covino, C. (2005). Anhydrobiosis of Adineta sp.1: costs and benefits. *Hydrobiologia*, **546**: 307-314.

Ricci, C. & Perletti, F. (2006). Starve and survive: stress tolerance and life-history traits of a bdelloid rotifer. *Functional Ecology*, **20**: 340-346.

Ricci, C., Melone, G. & Elizabeth J. Walsh, E.J. (2001). A carnivorous bdelloid rotifer, *Abrochtha carnivora* n.sp. *Invertebrate Biology*, **120**: 136-141.

Richards, T.A., Vepritskiy, A.A., Gouliamova, D.E. & Nierzwicki-Bauer, S.A. (2005). The molecular diversity of freshwater picoeukaryotes from an oligotrophic lake reveals diverse, distinctive and globally dispersed lineages. *Environmental Microbiology*, **7**: 1413-1425.

Richardson, B.A. (1999). The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a Neotropical forest. *Biotropica*, **31**: 321-336.

Richardson, B.A. & Hull, G.A. (2000). Insect colonisation sequences in bracts of *Heliconia caribaea* in Puerto Rico. *Ecological Entomology*, **25**: 460-466.

Richardson, B.A., Richardson, M.J., Scatena, F.N. & McDowell, W.H. (2000a). Effects of nutrient availability and other elevational changes on bromeliad populations and their invertebrate communities in a humid tropical forest in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*, **16**: 167-188.

Richardson, B.A., Rogers, C. & Richardson, M.J. (2000b). Nutrients, diversity, and community structure of two phytotelm systems in a lower montane forest, Puerto Rico. *Ecological Entomology*, **25**: 348-356.

Rico-Gray, V. & Oliveira, P.S. (2007). *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. The University of Chicago press, Chicago. 331 p.

Rocha-Pessoa, T.C., Nunes-Freitas, A.F., Cogliatti-Carvalho, L. & Rocha, C.F.D. (2008). Species composition of Bromeliaceae and their distribution at the Massambaba Restinga in Arraial do Cabo, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **68**: 251-257.

Rodriguez-Zaragoza, S. (1994). Ecology of free-living amoebae. *Critical Reviews in Microbiology*, **20**: 225-241.

Rogerson, A. & Gwaltney, C., (2000). High numbers of naked amoebae in the planktonic waters of a mangrove stand in Southern Florida, USA. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **47**: 235-241.

Rohwer, F. & Edwards, R. (2002). The phage Proteomic Tree: a genome based taxonomy for phage. *Journal of Bacteriology*, **184**: 4529-4535.

Roland, F., Lobao, L.M., Vidal, L.O., Jeppesen, E., Paranhos, R., Huszar, V.L.M. (2010). Relationships between pelagic bacteria and phytoplankton abundances in contrasting tropical freshwaters. *Aquatic Microbial Ecology*, **60**: 261-272.

Romero, G.Q. & Srivastava, D.S. (2010). Food-web composition affects cross-ecosystem interactions and subsidies. *Journal of Animal Ecology*, **79**: 1122-1131.

Romero, G.Q., Vasconcellos-Neto, J. & Trivelin, P.C.O. (2008). Spatial variation in the strength of mutualism between a jumping spider and a terrestrial bromeliad: evidence from the stable isotope ^{15}N. *Acta Oecologia*, **33**: 380-386.

Romero, G.Q., Nomura, F., Gonçalves, A.Z., Dias, N.Y.N., Mercier, H., Conforto, E.C. & Rossa-Feres, D.C. (2010). Nitrogen fluxes from treefrogs to tank epiphytic bromeliads: an isotopic and physiological approach. *Oecologia*, **162**: 941-949.

Rotheray, G.E., Hancock, E.G. & Marcos-García, M.A. (2007). Neotropical *Copestylum* (Diptera, Syrphidae) breeding in bromeliads (Bromeliaceae) including 22 new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **150**: 267-317.

Rott, E., Cantonati, M., Füreder, R. & Pfister, P. (2006). Benthic algae in high altitude streams of the Alps – a neglected component of the aquatic biota. *Hydrobiologia*, **562**: 195-216.

Ruivo, C.C.C., Lachance, M-A., Rosa, C.A., Bacci, M. Jr. & Pagnocca, F.C. (2006). *Candida heliconiae* sp. nov., *Candida picinguabensis* sp. nov. and *Candida saopaulonensis* sp. nov., three ascomycetous yeasts from *Heliconia velloziana* (Heliconiaceae). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **56**: 1147-1151.

S

Salonen, K., Hammar, T., Kuuppo, P., Smolander, U. & Ojala, A.(2005). Robust parameters confirm predominance of heterotrophic processes in the plankton of a highly humic pond. *Hydrobiologia*, **543**: 181–189.

Sanders, D.S.D. & van Veen, F.J.F. (2011). Ecosystem engineering and predation: the multi-trophic impact of two ant species. *Journal of Animal Ecology*, **80**: 569-576.

Sanders, R.W., Porter, K.G., Bennett, S.J. & DeBiase, A.E. (1989). Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnology and Oceanography*, **34**: 673-687.

Sanders, R.W., Caron, D.A. & Berninger, U.G. (1992) Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters – An inter-ecosystem comparison. *Marine Ecology Progress Series*, **86**: 1-14.

Sanders, R.W., Berninger, U.G., Lim, E.L., Kemp, P.F. & Caron, D.A (2000). Heterotrophic and mixotrophic nanoplankton predation on picoplankton in the Sargasso Sea and on Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series*, **192**: 103-118.

Santos, E. (1978). Revisão das espécies do gênero *Heliconia* L. (Musaceae s.l.) espontâneas na região fluminense. *Rodriguesia*, **30**: 99-201.

Sarasin, P. & Sarasin, F. (1905). Reisen in Celebes ausgefahrt in den Jahren 1893-96 und 1902-3. Band 1, Kriedel, Weisbaden.

Sarthou, C., Villiers, J.-F. & Ponge, J.-F. (2003). Shrub vegetation on tropical granitic inselbergs in French Guiana. *Journal of Vegetation Science*, **14**: 645-652.

Sarthou, C., Kounda-Kiki, C., Vaçulik, A., Mora, P. & Ponge, J.F. (2009). Successional patterns on tropical inselbergs: a case study on the Nouragues inselberg (French Guiana). *Flora*, **204**: 396-407.

Schädler, M., Rottstock, T. & Brandl, R. (2005). Food web properties in aquatic microcosms with litter mixtures are predictable from component species. *Archiv für Hydrobiologie*, **163**: 211-223.

Schauer, M. & Hahn, M.W. (2005). Diversity and phylogenetic affiliations of morphologically conspicuous large filamentous bacteria occurring in the pelagic zones of a broad spectrum of freshwater habitats. *Applied and Environmental Microbiology*, **71**: 1931-1940.

Schimper, A.F.W. (1888). *Die epiphytische Vegetation Amerikas*. Botanishe Mittheilungen aus den Tropen, vol. 2, Jena, Fisher. 162 p.

Schindler, D.W. (1977). Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, **195**: 260-262.

Schlesinger, W.H. (1997). *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. Academic Press, ed. 2, New York. 588p.

Schmid-Araya, J.M., (1993). Spatial distribution and population dynamics of a benthic rotifer, *Embata laticeps* (Rotifera, Bdelloidea) in the bed sediments of a gravel brook. *Freshwater Biology*, **30**: 395-408.

Schmidl, J., Sulzer, P. & Kitching, R.L. (2007). The insect assemblage in water filled tree-holes in a European temperate deciduous forest: community composition reflects structural, trophic and physicochemical factors. *Hydrobiologia*, **598**: 285-303.

Schnittler, M. & Stephenson, S.L. (2002). Inflorescences of neotropical herbs as a newly discovered microhabitat for myxomycetes. *Mycologia*, **94**: 6-20.

Schönborn, W. (1965). Die Sedimentbewohnenden Testaceen einiger Masurischer Seen. *Acta Protozoologica*, **3**: 297-309.

Schönborn, W. (2003). Lehrbuch der Limnologie. Schweitzerbart, Stuttgart. 588p.

Schotthoefer, A., Labak, K.M. & Beasley, V. (2007). *Ribeiroia ondatrae* cercariae are consumed by aquatic invertebrate predators. *Journal of Parasitology*, **93**: 1240-1243.

Seifert , R.P . (1982). Neotropical *Heliconia* insect communities. *Quarterly Review of Biology*, **57**: 1-28.

Sekiguchi, H., Watanabe, M., Nakahara, T., Xu, B. & Uchiyama, H. (2002). Succession of Bacterial Community Structure along the Changjiang River Determined by Denaturing Gradient Gel Electrophoresis and Clone Library Analysis. *Applied and Environmental Microbiology*, **68**: 5142-5150.

Sellers, T. & Bukaveckas, P. (2003). Phytoplankton production in a large, regulated river: a modeling and mass assessement. *Limnology and Oceanography*, **48**: 1476-1487.

Sherr, E.B. & Sherr, B.F. (1994). Bacterivory and herbivory – Key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. *Microbial Ecology*, **28**: 223-235.

Sherr, E.B. & Sherr, B.F. (2002). Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Antonie van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology*, **81**: 293-308.

Schulze, W., Schulze, E.D., Pate, J.S. & Gillison, A.N. (1997). The nitrogen supply from soils and insects during growth of the pitcher plants *Nepenthes mirabilis, Cephalotus follicularis* and *Darlingtonia californica*. *Oecologia*, **112**: 464-471.

Shurin, J.B. (2006). A pitcher of things to come. *Nature*, **443**: 399-400.

Sigee, D.C. (2005). *Freshwater Microbiology - Biodiversity and dynamic interactions of Microorganisms in the aquatic environments*. Wiley, Chichester (UK). 524p.

Šimek, K., Kojecká, P., Nedoma, J., Hartman, P., Vrba, J. & Dolan, J.R (1999). Shifts in bacterial community composition associated with different microzooplankton size fractions in a eutrophic reservoir. *Limnology and Oceanography*, **44**: 1634-1644.

Šimek, K., Jürgens, K., Nedoma, J. (2000). Ecological role and bacterial grazing of *Halteria* spp.: small freshwater oligotrichs as dominant pelagic ciliate bacterivores. *Aquatic Microbial Ecology*, **22**: 43-56.

Šimek, K., Nedoma, J., Pernthaler, J., Posch, T. & Dolan, J.R. (2002). Altering the balance between bacterial production and protistan bacterivory triggers shifts in freshwater bacterial community composition. *Antonie van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology*, **81**: 453-463.

Sime-Ngando, T., Colombet, J., Personnic, S., Domaizon, I., Dorigo, U., Perney, P., Hustache, J.C., Viollier, E. & Jacquet, S. (2008). Short-term variations in abundances and potential activities of viruses, bacteria and nanoprotists in Lake Bourget. *Ecological Research*, **23**: 851-861.

Sinsabaugh, R.L., Linkins, A.E. & Benfield, E.F. (1985). Cellulose digestion and assimilation by three leaf-shredding aquatic insects. *Ecology*, **66**: 1464-1471.

Sirola, M., Lampi, G. & Parviainen, J. (2004). Using self-organizing map in a computerized decision support system. In: Pal, N.R., Kasabov, N., Mudi, R.K., Pal, S. & Parui, S.K. (eds). *Neural Information Processing*. Calcutta: ICONIP. pp. 136-141.

Smith, T.E., Stevenson, R.J., Caraco, N.F. & Cole, J.J. (1998). Changes in phytoplankton community structure during the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion of the Hudson River (New York). *Journal of Plankton Research*, **20**: 1567-1579.

Soetaert, K. & Herman, P.M.J. (1995). Carbon flows in the Westerschelde estuary (The Netherlands) evaluated by means of an ecosystem model (MOSES). *Hydrobiologia*, **311**: 247-266.

Sommer, U. (2008). Trophic cascades in marine and freshwater plankton. *International Review of Hydrobiology*, **93**: 506-516.

Sommer, U. & Sommer, F. (2006). Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top–down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia*, **147**: 183–194.

Sommer, U. & Stibor, H. (2002). Copepoda – cladocera – Tunicata: The role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs. *Ecological Research*, **17**: 161-174.

Sommer, U., Sommer, F., Santer, B., Jamieson, C., Boersma, M., Becker, C. & Hansen, T. (2001). Complementary impact of copepods and cladocerans on phytoplankton. *Ecology Letters*, **4**: 545-550.

Soria, S. de J., Wirth, W.W. & Besmer, H.A. (1978). Breeding places and sites of collection of adults of *Forcipomyia* spp. Midges (Diptera: Ceratopogonidae) in cacao plantations in Bahia, Brazil: A progress report. *Revista Theobroma*, **8**: 21-29.

Sota, T. (1996). Effects of capacity on resource input and the aquatic metazoan community structure in phytotelmata. *Researches on Population Ecology*, **38**: 65-73.

Sota, T. (1998). Microhabitat size distribution affects local difference in community structure: metazoan communities in treeholes. *Researches on Population Ecology*, **40**: 249-255.

Sota, T. & Mogi, M. (1996). Species richness and altitudinal variation in the aquatic metazoan community in bamboo phytotelmata from North Sulawesi. *Research in Population Ecology*, **38**: 275-281.

Sota, T., Mogi, M. & Hayamizu, E. (1994). Habitat stability and the larval mosquito community in treeholes and other containers on a temperate island. *Researches on Population Ecology*, **36**: 93-104.

Sota, T., Mogi, M. & Kato, K. (1998). Local and regional food web structure in *Nepenthes alata* pitchers. *Biotropica*, **30**: 82-91.

Srivastava, D.S. (2006). Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: interactive effects in a bromeliad-insect community. *Oecologia*, **149**: 493-504.

Srivastava, D.S. & Bell, T. (2009). Reducing horizontal and vertical diversity in a foodweb triggers extinctions and impacts functions. *Ecology Letters*, **12**: 1016-1028.

Srivastava, D.S. & Lawton, J.H. (1998). Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *American Naturalist*, **152**: 510-529.

Srivastava, D.S., Kolasa, J., Bengtsson, J., Gonzalez, A., Lawler, S.P., Miller, T.E., Munguia, P., Romanuk, T., Schneider, D.C. & Trzcinski, M.K. (2004). Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology and Evolution*, **19**: 379-384.

Srivastava, D.S, Melnychuk, M.C. & Ngai, J.T. (2005). Landscape variation in the larval density of a bromeliad-dwelling zygopteran, *Mecistogaster modesta* (Odonata: Pseudostigmatidae). International Journal of Odonatology, 8: 67-79

Srivastava, D.S., Trzcinski, M.K., Richardson, B.A. & Gilbert, B. (2008). Why Are Predators More Sensitive to Habitat Size than Their Prey? Insights from Bromeliad Insect Food Webs. *American Naturalist*, **172**: 761-771.

Starzomski, B.M., Suen, D. & Srivastava, D.S. (2010). Predation and facilitation determine chironomid emergence in a bromeliad-insect food web. *Ecological Entomology*, **35**: 53-60.

Stockner, J.G. & Shortreed K.S. (1989). Algal picoplankton production and contribution to food-webs in oligotrophic British Columbia lakes. *Hydrobiologia*, **173**: 151-166.

Strahler, A.N. (1952). Dynamic basis of geomorphology. *Geological Society of America Bulletin*, **63**: 923-938.

Summers, K. (1999). The effects of cannibalism on Amazonian poison frog egg and tadpole deposition and survivorship in *Heliconia* axil pools. *Oecologia*, **119**: 557-564.

Summers, K. (1992). Mating strategies in two species of dart-poison frogs: a comparative study. *Animal Behaviour*, **43**: 907-919.

Summers, K. & Amos, W. (1997). Behavioral, ecological and molecular genetic analysis of reproductive strategies in the Amazonian dart-poison frogs, *Dendrobates ventrimaculatus*. *Behavioral Ecology*, **8**: 260-267.

Summers, K. & Symula, R. (2001). Cannibalism and kin discrimination in tadpoles of the Amazonian poison frog, *Dendrobates ventrimaculatus*, in the field. *Herpetological Journal*, **11**: 17-21.

Suttle, C.A. (2007). Marine viruses-major players in the global ecosystem. *Nature Reviews Microbiology*, **5**: 801-812.

T

Takahashi, C.A. & Mercier, H. (2011). Nitrogen metabolism in leaves of a tank epiphytic bromeliad: Characterization of a spatial and functional division. *Journal of Plant Physiology*, **168**: 1208-1216.

Taylor, W.D. & Johannsson, O.E. (1991). A comparison of estimates of productivity and consumption by zooplankton for planktonic ciliates in Lake Ontario. *Journal of Plankton Research*, **13**: 363-372.

Telesh, I.V., (1995). Rotifer assemblages in the Neva Bay, Russia: principles of formation, present state and perspectives. *Hydrobiologia*, **313/314**: 57-62.

Thienemann, A. (1932). Die Tierwelt der *Nepenthes*-Kannen. *Archiv für Hydrobiologie*, Supplementum **3**: 1-54.

Thienemann, A. (1934), Die Tierwelt der tropischen Planzengewässer. *Archiv für Hydrobiologie*, Supplementum **13**: 1-91.

Thienemann, A. (1954). *Chironomus*: Leben, Verbreitung und Wirtschäftliche Bedeutung der Chironomiden. *Binnengewässer*, **20**: 1-834.

Thompson, R.M., Mouritsen, K.N. & Poulin, R. (2005). Importance of parasites and their life cycle characteristics in determining the structure of a large marine food web. *Journal of Animal Ecology*, **74**: 77-85.

Thornton, J.A. (1987). Aspects of eutrophication management in tropical/subtropical regions: A review. *Journal of the Limnological Society of Southern Africa*, **13**: 25-43.

Thouvenot, A., Debroas, D., Richardot, M. & Devaux, J. (1999). Impact of natural metazooplankton assemblage on planktonic microbial communities in a newly flooded reservoir. *Journal of Plankton Research*, **21**: 179-199.

Tijdens, M., Hoogveld, H.L., Kamst-van Agterveld, M.P., Simis, S.G.H., Baudoux, A.-C., Laanbroek, H.J. & Gons, H.J. (2008). Population Dynamics and Diversity of Viruses, Bacteria and Phytoplankton in a Shallow Eutrophic Lake. *Microbial Ecology*, **56**: 29-42.

Torres-Stolzenberg, V. (2000). Procta em associacao com *Vriesea* sp. (Bromeliaceae): tres novos taxa de amebas testaceas (Protoctista: Rhizopoda, Testacealobosea). *Notes Fauniques de Gembloux*, **4**: 105-113.

Townsend, C.R. & Hildrew, A.G. (1994). Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, **31**: 265-275.

Train, S. & Rodrigues, L.C. (1998). Temporal fluctuations of the phytoplankton community of the Baía River, in the upper Paraná River floodplain, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Hydrobiologia*, **361**: 125-134.

Trierweiler, RW., Hunter, S.A., Jun, J.E. & Nowogrodzki, A.R. (2005). Island biogeography theory as applied to tank bromeliad communities. *Dartmouth Studies in Tropical Ecology*, 58-61.

Trottet, A., Roy, S., Tamigneaux, E. & Lovejoy, C. (2007). Importance of heterotrophic planktonic communities in a mussel culture environment: the Grande Entrée lagoon, Magdalen Islands (Québec, Canada). *Marine Biology*, **151**: 377-392.

Trzcinski, M.K., Walde, S.J. & Taylor, P.D. (2005a). Local interactions in pitcher plant communities scale-up to regional patterns in distribution and abundance. *Environmental Entomology*, **34**: 1464-1470.

Trzcinski, M.K., Walde, S.J. & Taylor, P.D. (2005b). Stability of pitcher-plant microfaunal populations depends on food web structure. *Oikos*, **110**: 146-154.

Trzcinski, M.K., Walde, S.J. & Taylor, P.D. (2008). Spatial variation in population growth rate and community structure affects local and regional dynamics. *Journal of Animal Ecology*, **77**: 1153-1161.

Turley, C.M. & Stutt, E. D. (2000). Depth-related cell-specific bacterial leucine incorporation rates on particles and its biogeochemical significance in the Northwest Mediterranean. *Limnology and Oceanography*, **45**: 419-425.

Turley, C.M. & Carstens, M. (1991). Pressure tolerance of oceanic Flagellates – Implication for remineralization of organic-matter. *Deep Sea Research Part A: Oceanographic Research Papers*, **38**: 403-413.

Turriff, N., Runge, J.A. & Cembella, A.D. (1995). Toxin accumulation and feeding behavior of the planctonic copepod *Calanus finmarchicus* exposed to the red-tide dinoflagellates *Alexandrium excavatum*. *Marine Biology*, **123**: 55-64.

Tylianakis, J.M., Klein, A.-M., Lozada, T. & Tscharntke, T. (2006). Spatial scale of observation affects α, β and γ diversity of cavity-nesting bees and wasps across a tropical land-use gradient. *Journal of Biogeography*, **33**: 1295-1304.

Tzaras, A. & Pick, F.R. (1994). The relationship between bacterial and heterotrophic flagellate abundance in oligotrophic to mesotrophic temperate lakes. *Marine Microbial Food Webs*, **8**: 347-355.

U

Ule, E. (1901). Ameisengarten im Amazonasgebeit. *Beiblatt Botanische Jahrbücher*, **68**: 45-52.

Utermöhl, H. (1958). Zurvervolkommungder quantitativen phytoplankton Methodik. *Mitteilungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **9**: 1-38.

V

Valentine, A.F., Chen, P.K., Colwell, R.R. & Chapman, G.B. (1966). Structure of marine bacteriophage as revelated by the negative-staining technique. *Journal of Bacteriology*, **91**: 819-822.

Van Donk, E., Ianora, A. & Vos, M. (2011). Induced defences in marine and freshwater phytoplankton: a review. *Hydrobiologia*, **668**: 3-19

van Oye, P. (1921). Zur Biologie de Kanne von *Nepenthes* melamphora Reinw. *Biologisches Zentralblatt*, **41**: 529-534.

van Oye, P. (1923). De Microfauna en flora der bladtrechters van Bromeliaceae. *Natuurwetenschappelijk Tijdschrift*, **5**: 179-182.

Vandermeer, J., Addicott, J., Andersen, A., Kitasko, J., Pearson, D., Schnell, C. & Wilbur, H. (1972). Observations of Paramecium Occupying Arboreal Standing Water in Costa Rica. *Ecology*, **53**: 291-293.

Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**: 130-137.

Vantaux, A., Dejean, A., Dor, A. & Orivel, J. (2007). Parasitism versus mutualism in the ant-garden parabiosis between *Camponotus femoratus* and *Crematogaster levior*. *Insectes Sociaux*, **54**: 95-99.

Varga, L. (1928). Ein Interessanter Biotop der Biocönose von Wasserorganismen. *Biologisches Zentralblatt*, **48**: 143-162.

Verdugo, P., Alldredge, A.L., Azam, F., Kirchman, D.L., Passow, U. & Santschi, P.H. (2004). The oceanic gel phase: a bridge in the DOM–POM continuum. *Marine Chemistry*, **92**: 67-85.

W

Ward, J.V. (1994). Ecology of alpine streams. *Freshwater Biology*, **32**: 277-294.

Ward, J.V., Bretschko, G., Brunke, M., Danielopol, D., Gibert, J., Gonser, T. & Hilldrew, A.G. (1998). The boundaries of river systems: the metazoan perspective. *Freshwater Biology*, **40**: 531-569.

Weinbauer, M.G. (2004). Ecology of prokaryotic viruses. *FEMS Microbiology Reviews*, **28**: 127-181.

Weinbauer, M.G. & Höfle, M.G. (1998). Distribution and life strategies of two bacterial populations in a eutrophic lake. *Applied and Environmental Microbiology*, **64**: 3776-3783.

Weisse, T. (2002). The significance of inter- and intraspecific variation in bacterivorous and herbivorous protists. *Antonie van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology*, **81**: 327-341.

Weisse, T. (2003). Pelagic microbes – Protozoa and the microbial food web. In: O'Sullivan, P. & Reynolds, C.S. (eds). *The lakes handbook*, Vol. 1. Blackwell Science Ltd, Oxford. pp. 417-460.

Weisse, T. (2006). Biodiversity of freshwater microorganisms – Achievements, problems, and perspectives. *Polish Journal of Ecology*, **54**: 633-652.

Weisse, T., Karstens, N., Meyer, V.C.M., Janke, L., Lettner, S. & Teichgraber, K. (2001). Niche separation in common prostome freshwater ciliates: the effect of food and temperature. *Aquatic Microbial Ecology*, **26**: 167-179.

Weitere, M. & Arndt, H. (2002). Top-down effects on pelagic heterotrophic nanoflagellates (HNF) in a large river (River Rhine): do losses to the benthos play a role? *Freshwater Biology*, **47**: 1437-1450.

Weitere, M. & Arndt, H. (2003). Structure of the heterotrophic flagellate community in the water column of the River Rhine (Germany). *European Journal of Protistology*, **39**: 287-300.

Weithoff, G., Lorke, A. & Walz, N. (2000). Effects of water-column mixing on bacteria, phytoplankton, and rotifers under different levels of herbivory in a shallow eutrophic lake. *Oecologia*, **125**: 91-100.

Wetzel, R.G. (2001). *Limnology, lake and river ecosystems*. Elsevier Academic Press, San Diego, CA. 1006p.

Whitfield, J. (2005). Biogeography: Is everything everywhere? *Science*, **310**: 960-961.

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

Wieltschnig, C., Fischer, U.R., Kirschner, A.K.T. & Velimirov, B. (2003). Benthic Bacterial Production and Protozoan Predation in a Silty Freshwater Environment. *Microbial Ecology*, **46**: 62-72.

Williamson, C.E. & Reid, J.W. (2009). Copepoda. In: Likens, G.E. (eds). *Encyclopedia of Inland Waters, Plankton of Inland Waters*. Elsevier, Oxford. pp. 210-220.

Wilson, E.O. (1987). The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests - a 1st assessment. *Biotropica*, **19**: 245-251.

Woese, C.R., Kandler, O. & Wheelis, M.L. (1990). Toward a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **87**: 4576-4579.

Wommack, K.E. & Colwell, R.R. (2000). Virioplankton: viruses in aquatic ecosystem. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, **64**: 69-114.

Woodward, G. (2009). Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: assembling the jigsaw puzzle. *Freshwater Biology*, **54**: 2171-2187.

Wootton, J.T. & Sun, I.-F. (1990). Bract liquid as a herbivore defense mechanism for *Heliconia wageriana* inflorescences. *Biotropica*, **22**: 155-159.

Work, K.A. & Havens, K.E. (2003). Zooplankton grazing on bacteria and cyanobacteria in a eutrophic lake. *Journal of Plankton Research*, **25**: 1301-1307.

Wright, M.S. & Covich, A.P. (2005). Relative Importance of Bacteria and Fungi in a Tropical Headwater Stream: Leaf Decomposition and Invertebrate Feeding Preference. *Microbial Ecology*, **49**: 536-546.

Wu, Q.L., Boenigk, J. & Hahn, M.W. (2004). Successful predation of filamentous bacteria by a nanoflagellate challenges current models of flagellate bacterivory. *Applied and Environmental Microbiology*, **70**: 332-339.

Y

Yannarell, A.C. & Triplett, E.W. (2004). Within- and between-lake variability in the composition of bacterioplankton communities: Investigations using multiple spatial scales. *Applied and Environmental Microbiology*, **70**: 214-223.

Yanoviak, S.P. (1999). Community structure in waterfilled tree holes of Panama: effects of hole height and size. *Selbyana*, **20**: 106-115.

Yanoviak, S.P. (2001a). Container color and location affect macroinvertebrate community structure in artificial treeholes in Panama. *Florida Entomologist*, **84**: 265-271.

Yanoviak, S.P. (2001b). Predation, resource availability, and community structure in Neotropical waterfilled tree holes. *Oecologia*, **126**: 125-133.

Yeates, D. (1992). Immature stages of the apterous fly *Badisis ambulans* McAlpine (Diptera: Micropezidae). *Journal of Natural History*, **26**: 417-424.

Yee, D.A. & Juliano, S.A. (2006). Consequences of detritus type in an aquatic microsystem: effects on water quality, micro-organisms and performance of the dominant consumer. *Freshwater Biology*, **51**: 448-459.

Yee, D.A. & Willig, M.R. (2007). Colonisation of *Heliconia caribaea* by aquatic invertebrates: resource and microsite characteristics. *Ecological Entomology*, **32**: 603-612.

Yooseph, S., Sutton, G., Rusch, D.B., Halpern, A.L., Williamson, S.J., Remington, K., Eisen, J.A., Heidelberg, K.B., Manning, G., Li, W., Jaroszewski, L., Cieplak, P., Miller, C.S., Li, H., Mashiyama, S.T., Joachimiak, M.P., van Belle, C., Chandonia, J.-M., Soergel, D.A., Zhai, Y., Natarajan, K., Lee, S.,. Raphael, B.J., Bafna, V., Friedman, R., Brenner, S.E., Godzik, A., Eisenberg, D., Dixon, J.E., Taylor, S.S., Strausberg, R.L., Frazier, M. & Craig Venter, J. (2007). The Sorcerer II Global Ocean Sampling Expedition: Expanding the Universe of Protein Families. *PloS Biol*, **5**: e16.

Youngsteadt, E., Nojima, S., Häberlein, C., Schulz, S. & Schal, C. (2008). Seed odor mediates an obligate ant–plant mutualism in Amazonian rainforests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**: 4571-4575.

Yu, D.W. (1994). The structural role of epiphytes in ant gardens. *Biotropica*, **26**: 222-226.

Z

Zingel, P. & Ott, I. (2000). Vertical distribution of planktonic ciliates strongly stratified temperate lakes. *Hydrobiologia*, **435**: 19-26.

Zöllner, E., Santer, B., Boersma, M., Hoppe, H.-G. & Jürgens, K. (2003). Cascading predations effects of *Daphnia* and copepods on microbial food webs components. *Freshwater Biology*, **48**: 2174-2193.

Zotz, G. & Thomas, V. (1999). How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. *Annals of Botany*, **83**: 183-192.

ANNEXES

Annexe 1. Liste des taxons d'arthropodes utilisant les Broméliacées (Réalisé d'après **Frank & Lounibos, 2009**).

Utilisation de la Broméliacée par les arthropodes	Relations entre les animaux et la Broméliacée	Taxons impliqués, exemples et remarques		
Développement	Phytotelme : habitat	Crustacea	Copepoda	
			Ostracoda	
			Grapsidae	
		Arachnida	Acari	
		Insecta	Odonata	Larves de libellules et de demoiselles
			Hemiptera	Calamoceratidae (Genres Paravelia et Microvelia)
			Coleoptera	Dysticidae, Hydrophilidae, Scirtidae
			Diptera	Limoniidae, Psychodidae, Chironomidae Culicidae (*Anopheles*, *Aedes*, *Wyeomyia*, *Toxorhynchites*), Ceratopogonidae, Corethrellidae Sciaridae, Cecidomyiidae, Anisopodidae Tabanidae, Syrphidae, Phoridae, Sphaeroceridae Stratiomyidae, Muscidae, Periscelididae
			Trichoptera	Calamoceratidae
			Plecoptera	
	Terrarium : habitat, dissimulation et terrain de chasse	Crustacea	Isopoda	Cloporte
		Arachnida	Araneae	Principalement visiteurs, mais certaines espèces sont spécialistes
			Scorpiones et Pseudoscorpiones	
			Acari	
		Myriapoda	Chilopoda	Centipèdes
			Diplopoda	Millipèdes
		Insecta	Collembola	
			Orthoptera	Acrididae
			Blattodea	
			Dermaptera	
			Psocoptera	
			Coleoptera	Staphylinidae, Carabidae
			Formicidae	26 espèces
Source de nourriture	Herbivorie: consommation des Broméliacées (feuilles, racines, fleurs...)	Arachnida	Acari	Ascidae
		Insecta	Coleoptera	Chrysomelidae Curculionidae (charançon)
			Lepidoptera	Nymphalidae, Riodinidae, Lycaenidae Castniidae, Acrolophidae ,Tineidae, Pyralidae
			Blattodea	Blattaria
			Orthoptera	Acrididae
			Hemiptera	Tingidae Coccoidea Lygaeidae
		Myriapoda	Symphyla	
	Herbivorie : consommation de nectar favorisant la pollinisation et la dispersion des graines	Insecta	Lepidoptera	Papillons
	Source d'eau	Potentiellement tous les organismes		

N.B., certains arthropodes servent de source de nourriture pour les Broméliacées insectivores

CURRICULUM VITAE
Activité de recherche et d'enseignement

PUBLICATIONS

CARRIAS J-F., **BROUARD O.**, PELOZUELO L., CORBARA B., LEROY C., DEJEAN A. & CEREGHINO R. Two neighboring tank-bromeliads contain distinct algal communities on a tropical inselberg. *En préparation*.

CARRIAS J-F., **BROUARD O.**, PELOZUELO L., CORBARA B., LEROY C., DEJEAN A. & CEREGHINO R. Non-trophic effect of top predators on heterotrophic flagellates in a tank-bromeliad food web. *En préparation*.

BROUARD O., CORBARA B., LEROY C., CEREGHINO R., PELOZUELO L., DEJEAN A., LEJEUNE A-H. & CARRIAS J-F. Ant carcasses and habitat structure shape microbial communities in the insectivorous tank-bromeliad *Catopsis berteroniana*. *En préparation*.

CARRIAS J-F., **BROUARD O.**, LEROY C., CEREGHINO R., PELOZUELO L., DEJEAN A. & CORBARA B. An ant-plant mutualism influences protist communities in a bromeliad ecosystem. Soumise à *Basic and Applied Ecology*.

BROUARD O., CEREGHINO R., PELOZUELO L., LEROY C., DEJEAN A., CORBARA B. & CARRIAS J-F (2012) Understory environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems. Freshwater Biology, acceptée.

BROUARD O., LEJEUNE A-H., LEROY C., CEREGHINO R., ROUX O., PELOZUELO L., DEJEAN A., CORBARA B. & CARRIAS J-F. (2011) Are algae relevant to the detritus-based food web in tank-bromeliads? PLoS ONE 6(5): e20129.

CONGRÉS NATIONAUX ET INTERNATIONAUX

BROUARD O., LEJEUNE A-H., LEROY C., CEREGHINO R., ROUX O., PELOZUELO L., DEJEAN A., CORBARA B. et CARRIAS J-F. Integrating algae into the detritus-based food web of tank-bromeliads. 7th Symposium for European Freshwater Science (SEFS), 27 Juin-1 Juillet 2011, Girona, Espagne.

BROUARD O., LEJEUNE A-H., LEROY C., CEREGHINO R., ROUX O., PELOZUELO L., DEJEAN A., CORBARA B. et CARRIAS J-F. Les microorganismes dans le réseau trophique détritique des Broméliacées à réservoirs : importance des algues. Huitième Rencontre des Microbiologistes du Pôle Clermontois, 12 Avril 2011, Clermont-Ferrand, France.

BROUARD O., LEROY C., CEREGHINO R., ROUX O., PELOZUELO L., DEJEAN A., CORBARA B. et CARRIAS J-F. Importance des algues dans le réseau trophique détritique des Broméliacées à réservoirs. 10^{ièmes} *Journées internationales de Limnologie (JIL)*, 5-8 Octobre 2010, Thonon-les-bains, France.

BROUARD O., CEREGHINO R., DEJEAN A., CORBARA B. et CARRIAS J-F. Composition et distribution des communautés aquatiques microbiennes et animales de Broméliacées épiphytes à réservoirs dans la forêt tropicale guyanaise. Les Journées de l'Ecole Doctorale (JED), 6-7 Mai 2010, Clermont-Ferrand, France.

IMPLICATION-PARTICIPATION À DES PROJETS DE RECHERCHE

- Programme AMAZONIE phase II du CNRS (2008-2011) – Interactions Interspécifiques et Diversité (2-ID), Porteurs du projet : Dejean Alain et Raphaël Boulay

- Projet Exploratoire Pluridisciplinaire (**PEPS**) du département EDD du CNRS (2009) - Prédateurs et rôle des interactions sub-létales dans la structuration des communautés (PREDISL) - Porteur du projet : Pelozuelo Laurent

- Projet Spécifique **Nouragues 2009** du programme AMAZONIE du CNRS - Diversité microbienne et réseau trophique aquatique d'une broméliacée épiphyte carnivore à réservoirs, *Catopsis berteroniana* - Porteur du projet : Carrias Jean-François

- Projet innovant **FRB 2009** (Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité) – Diversité MICrobienne aquatique des BROMEliacées épiphytes à réservoir de Guyane française (MICBROME - 2010-2012) - Porteur du projet : Carrias Jean-François

ACTIVITÉ D'ENSEIGNEMENT

2009/2011 Vacataire à l'Université Blaise Pascal, 66 heures d'équivalent TD réalisées.

Résumé

Les Broméliacées sont une vaste famille de plantes à fleurs néotropicales dont certaines ont la capacité de retenir de l'eau et des détritus grâce à l'agencement de leurs feuilles qui forment un phytotelme (du grec *phyto* : plante et *telma* : mare). Elles fournissent ainsi un habitat pour de nombreux organismes aquatiques, depuis les micro-organismes jusqu'aux vertébrés. Dans cet écosystème aquatique, les détritus collectés sont le plus souvent de la litière qui constitue la base du réseau trophique dont dépend la Broméliacée pour l'acquisition des nutriments. Ces phytotelmes forment des microcosmes aquatiques naturels très nombreux et distribués dans des environnements très divers, allant du sous-bois de la forêt tropicale à des sites très exposés comme les inselbergs. De plus, certaines espèces entretiennent des relations mutualistes très poussées avec des invertébrés terrestres tels que les fourmis, alors que d'autres, qui ont évolué dans des environnements très pauvres en nutriments, ont eu recours à l'insectivorie. Si les communautés d'invertébrés de ces phytotelmes ont fait l'objet de nombreux projets de recherche en écologie, nos connaissances sur la structure des communautés de micro-organismes sont très parcellaires, et les facteurs de contrôle qui façonnent ces communautés sont le plus souvent déduits d'études réalisées dans d'autres écosystèmes aquatiques.

L'objectif général de ce travail de thèse a été d'analyser l'influence de facteurs environnementaux et biologiques sur la structure et la diversité des communautés microbiennes aquatiques des phytotelmes des Broméliacées localisées dans des environnements contrastés de Guyane française. Nous avons examiné les communautés aquatiques de 8 espèces de Broméliacées à réservoirs situées sur deux sites en Guyane française, en considérant différentes variables abiotiques et biotiques, tels que les traits végétatifs des plantes, la taille de l'habitat, les groupes fonctionnels d'invertébrés, l'association mutualiste avec des fourmis…etc.

Les résultats obtenus mettent en lumière l'ubiquité de différents groupes de micro-organismes (virus, bactéries, champignons, algues eucaryotes et cyanobactéries, protozoaires et micro-métazoaires) dans cet écosystème et l'importance fonctionnelle d'organismes autotrophes dans ce réseau trophique considéré jusque-là comme exclusivement détritique. Ces plantes procurent ainsi une grande variété d'environnements aquatiques, depuis des écosystèmes exclusivement hétérotrophes (*e.g. Guzmania lingulata*) jusqu'à des écosystèmes ayant un fonctionnement autotrophe dominant, en particulier chez les plantes les plus exposées (*e.g. Catopsis berteroniana*). La structure du réseau trophique microbien des Broméliacées dépend en grande partie (1) de la structure de l'habitat, c'est-à-dire des traits végétatifs des plantes tels que la taille de celles-ci et le nombre de réservoirs, et (2) des conditions environnementales dans lesquelles sont situées les plantes, à savoir l'exposition à la lumière et l'approvisionnement en ressources détritiques. Pour la Broméliacée de jardins de fourmis *Aechmea mertensii*, l'identité de la fourmi associée conditionne la structure de l'habitat et la localisation de la plante, ce qui influence indirectement la structure du réseau trophique microbien. Les invertébrés aquatiques sont impliqués dans le contrôle des communautés microbiennes de par leur filtration sur les micro-organismes. L'analyse des patterns de distribution suggère toutefois que leurs activités d'excrétion, de fragmentation des détritus et de recyclage de la matière organique ont un effet positif sur le réseau microbien. Les communautés bactériennes de la Broméliacée insectivore *Catopsis berteroniana*, sont principalement modulées par le nombre de carcasses de fourmis, qui constituent l'essentiel des proies de cette plante.

Ces travaux mettent en lumière la très grande diversité des écosystèmes aquatiques créés par les Broméliacées, et l'importance de ces dernières pour le maintien de la diversité taxonomique et fonctionnelle des micro-organismes en forêt tropicale.

Mots clés : micro-organismes ; réseau trophique aquatique ; Broméliacées à réservoirs ; phytotelmes ; Guyane française ; forêt tropicale.