

12052

A propos du rôle des bactéries planctoniques
dans les écosystèmes marins.

C. Joiris

Laboratorium voor Ekologie en
Systematiek

Vrije Universiteit Brussel

Pleinlaan 2

1050 Brussel



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

Communication présentée à l'Ecole Européenne d'Eté d'Environnement
Louvain-la-Neuve, juillet 1977
(sous presse)

La détermination des biomasses bactériennes constitue un problème déjà ancien, mais non encore résolu. Sans discuter ici de la valeur des diverses méthodes de comptage : direct, avec coloration vitale, en milieux liquide ou solide, etc. ..., contentons-nous de remarquer que, dans la meilleure des hypothèses, les résultats de comptage fournissent un index de populations bactériennes.

Mais, lorsqu'on est intéressé par le rôle écologique joué des bactéries, la détermination de leur activité est beaucoup plus importante encore. En effet, l'activité par unité de biomasse peut varier énormément suivant les conditions de croissance, beaucoup plus dans le compartiment bactéries (et virus) que dans les autres compartiments.

Le cas particulier qui nous intéresse ici est celui des bactéries hétérotrophes planctoniques aérobies, c'est-à-dire celui des organismes principalement responsables du recyclage des matières organiques marines dans la colonne d'eau. La teneur élevée en oxygène des eaux côtières (sauf quelques cas particuliers) donne en effet aux mécanismes aérobies, du type respiration classique, le rôle essentiel.

Les résultats qui sont discutés ici proviennent principalement de biotopes côtiers de la mer du Nord. Le principal des biotopes étudiés et le Bassin de Chasse d'Ostende (fig. 1), un bassin peu profond (1,5 m) de 85 ha. situé à l'intérieur du port d'Ostende. Les écluses qui le relie au port peuvent être fermées, isolant une masse d'eau dont l'évolution peut ainsi être suivie pendant plusieurs mois (de mars à septembre, dans les meilleures conditions). Une étude synécologique y a été menée par un groupe de chercheurs pendant plusieurs années, cherchant à englober la détermination des principales activités biologiques ainsi que celle des biomasses et des concentrations en éléments nutritifs.

Un travail semblable a été réalisé dans les secteurs côtiers du Sud-Est de la Mer du Nord (fig. 2).

En se basant sur les résultats de l'ensemble de l'équipe collaborant au projet, il est possible d'établir de cycle de la matière, et donc de l'énergie, à travers les phases planctonique et benthique. A titre d'exemple, le cycle du carbone est représenté dans les figures 3, 4 et 5 et résumé dans le tableau 1, respectivement pour le Bassin de Chasse d'Ostende, la zone côtière 1S et la zone 2 située au large de celle-ci.

Il faut constater que les résultats de consommation de matière organique : la somme des respirations planctonique et benthique, dépasse la source de matière organique qu'est la production primaire. Cet hiatus, qui n'est que d'un facteur 2 pour la bassin de Chasse (tableau 1, colonne 1), s'aggrave en Mer du Nord, où il dépasse le facteur 10 (colonnes 2 et 3). Or, cette contradiction ne peut pas être expliquée par des apports de matière organique exogène : l'ensemble des résultats obtenus indique que l'influence des apports terrigènes est géographiquement très limitée et ne peut modifier les résultats sur toutes les zones considérées.

Le déséquilibre détecté en faveur de la respiration est d'autant plus inquiétant que ^{le} bilan d'oxygène, calculé à partir des concentrations en oxygène de l'eau, reflète un surplus d'oxygène, particulièrement dans la zone 1S (fig. 6). Sur la base d'un bilan annuel, on s'attend donc à observer un excédent de production primaire, la région se comportant comme exportatrice de matières organiques phytoplanctoniques vers le Nord.

Une première conclusion s'impose donc : l'existence d'une contradiction dans les résultats obtenus. Il faut admettre soit que la production primaire est sous-estimée, et les résultats de consommation peuvent être corrects, soit que ceux-ci sont sur-estimés, et la production primaire est peut-être évaluée correctement.

Il est intéressant de noter qu'un problème semblable a déjà été soulevé précédemment. Evaluant l'activité hétérotrophique dans l'océan pacifique, Sorokin (1973) arrivait à la conclusion qu'elle dépassait la production primaire d'un facteur 10. En réaction, Banse (1974) décidait que la production primaire était correctement évaluée et donc que les activités bactériennes citées étaient fausses. Plus récemment, Sieburth (1977) présentait d'autres résultats montrant que la contraction était beaucoup plus forte encore, et pouvait atteindre un facteur 100 en zones océaniques profondes. Lors de la discussion de ce symposium d'Helgoland (1976), où Sieburth rapportait ces résultats et où j'avais exposé ceux que nous avons obtenu en Mer du Nord (Joiris, 1977), Banse et d'autres spécialistes du phytoplancton (Mommaerts) maintenaient cette position. Ils n'apportaient cependant d'autre argumentation que la fait que leurs résultats étaient "normaux", c'est-à-dire comparables à ceux obtenus ailleurs par d'autres.

Quant à nous, nous préférons, à ce point-ci de la discussion, laisser les deux possibilités ouvertes, donc y compris d'envisager que la production primaire mesurée ne corresponde qu'à une partie de la production primaire totale.

Il est donc essentiel que chaque méthodologie soit discutée en détails, que toutes les sources possibles d'erreur soient recherchées et que chaque activité soit, dans la mesure du possible, déterminée à l'aide de méthodes diverses basées sur des principes de mesure différents.

En ce qui nous concerne, nous essaierons surtout de discuter la validité des mesures de respiration planctonique.

Une première méthode que nous avons utilisée consiste à suivre la consommation d'oxygène dans un échantillon fraîchement prélevé, incubé à l'obscurité et à température naturelle. L'oxygène est dosé au cours du temps (par la méthode de Winkler) et la courbe ainsi obtenue permet de déterminer une vitesse initiale de consommation (fig. 7). Cette vitesse initiale, correspondant le mieux possible à l'activité de l'échantillon non modifié, est utilisée comme mesure de la respiration planctonique totale. A partir de la même expérience, une incubation longue à température ordinaire fournit une mesure de la concentration de matière organique biodégradable (BOD_5 : "demande biologique d'oxygène"). La validité de la mesure de respiration peut être contrôlée de la manière suivante : lors d'un cycle de 24 heures réalisé au Bassin de Chasse (tableau 2), la diminution nocturne de la concentration d'oxygène dans l'eau est expliquée par la somme de trois facteurs :

- la respiration planctonique mesurée ;
- la respiration benthique mesurée suivant une méthode comparable ;
- les échanges par diffusion à l'interface air-mer (calculés).

Ces résultats indiquent donc que la méthode est correcte, au moins au niveau de l'ordre de grandeur. De même, on peut remarquer que les valeurs obtenues pendant la journée indiquent que la production primaire nette mesurée au Bassin de Chasse correspond à la réalité : cet aspect sera rediscuté plus loin.

Afin de confirmer les résultats obtenus par les cinétiques de consommation d'oxygène, la respiration planctonique a également été définie à partir de la fixation anaplérotique de CO_2 : comme proposé par Romanenko (1964), l'incorporation de bicarbonate radioactif à l'obscurité est le reflet du métabolisme respiratoire, à travers un facteur de conversion qui se situe le plus souvent entre 10 et 30. Dans notre cas, ce facteur a pu être fixé à 30 (tableau 3). Au niveau du bilan annuel, les deux méthodes : consommation d'oxygène et fixation anaplérotique, donnent des résultats comparables.

Les valeurs obtenues peuvent donc être considérées comme correctes et correspondant à la réalité. Elles seront encore vérifiées par d'autres méthodes, utilisant l'incorporation de substrats radioactifs : mélange "naturel" de matières organiques, du type hydrolysats d'algues, ainsi que les substrats individuels qui peuvent être considérés comme les principaux : acides aminés, sucres, acides organiques.

D'autres indices, interprétés en fonction des données de la littérature, confirment que nos déterminations de respiration planctonique et de matières organiques peuvent être correctes :

- il est clair, par exemple, que la respiration totale doit être au moins 10 ou 100 fois supérieure à celle du zooplancton, et que la plus grosse fraction de la respiration totale peut être attribuée à l'"ultra-plankton" (Pomeroy et Johannes, 1968). Dans notre cas, dans la mesure où le microzooplankton n'est jamais observé en quantité, on peut suggérer que les bactéries jouent le plus grand rôle dans la respiration (1).

(1) Il faut remarquer ici que, même si on n'attribue pas la part essentielle de la respiration aux bactéries, l'ensemble du problème "respiration-production" reste inchangé.

- par ailleurs, un "turnover rate" de quelques jours pour la matière organique planctonique peut être considéré comme normal dans les eaux côtières (Seki et al, 1975 ; Jo Podamø. 1975). Les valeurs que nous obtenons sur base des moyennes annuelles: 2 jours au Bassin de Chasse, 5 jours dans les zones 1S et 2, s'intègrent donc particulièrement bien dans ce schéma.

- les valeurs que nous avons obtenues, tant pour la matière organique que pour les activités bactériennes, correspondent bien aux autres déterminations faites dans les eaux côtières de diverses parties du monde : les respirations moyennes de 0.9, 0.8 et 0.5 gC/m³.jour trouvées au Bassin de Chasse, en zone 1S et en zone 2 respectivement, sont en accord avec les valeurs maximales de 1.3 obtenues par Okutani et al (1972), ou 0.3 par Konoleva (1973), par exemple.

- finalement, un argument peut être tiré du modèle mathématique présente par G. Pichot à cette réunion (Pichot et al, 1976). Ce modèle s'appuie en effet sur les mêmes données de base qui viennent d'être exposées. Il faut reconnaître d'emblée que, de toute évidence, les auteurs étaient dans l'impossibilité d'intégrer dans leur modèle les valeurs de production et de consommation, à cause des contradictions qu'elles contiennent et qui viennent d'être développées. Ils ont pris la responsabilité de baser le modèle sur la production primaire et de rejeter les valeurs de respiration. On ne peut leur reprocher que d'avoir fait ce choix de manière implicite : ils auraient pour le moins dû l'exprimer ! Ce qui retiendra notre attention, c'est que le modèle obtenu sur ces bases fournit des résultats qui sont en contradiction avec les connaissances biologiques : les valeurs de matière organique ne peuvent, elles non plus, être intégrées au modèle. Les respirations zooplanctonique et bactérienne y sont du même ordre de grandeur : nous venons d'exposer que ceci était hautement improbable. Le modèle

propose enfin un "grazing" important du phytoplancton par le zooplancton ; or, les informations accumulées par les biologistes indiquent, tant au Bassin de Chasse qu'en Mer du Nord, que le recyclage des matières organiques se fait essentiellement via l'activité hétérotrophe plutôt que via le zooplancton. C'est ainsi qu'un modèle basé sur les valeurs de production primaire mène à une importante série de contradictions. On ne peut que suggérer aux fabricants de modèles d'essayer d'autres hypothèses de départ, à savoir dans le cas présent : construire un modèle qui laisserait en blanc la production primaire, mais utiliserait les autres mesures d'activité comme données de base.

Si, sur base de l'ensemble des arguments précités, on accepte la méthodologie utilisée pour mesurer les activités respiratoires, on peut rechercher des sources d'erreur possibles dans les extrapolations nécessaires pour obtenir des valeurs moyennes d'activité : intégrations sur la profondeur et dans le temps.

Le plus souvent, une valeur obtenue à partir d'un échantillon prélevé en surface a été étendue à l'ensemble de la colonne d'eau. Quelques tests ont été réalisés, qui n'indiquent aucune différence systématique en fonction de la profondeur, du moins dans les zones mélangées considérées comme homogènes (tableau 4). Dans la mesure où les échantillons sont manipulés à bord, on pourrait supposer une différence due à la pression, mais la littérature indique que ce facteur pourrait être négligé aux faibles profondeurs où nous travaillons : à 100 m, l'effet inhibiteur dû à la pression ne serait que de 50 %.

Par ailleurs, de fortes variations dans le temps ont été trouvées tant pour la concentration en matières organiques que pour l'activité respiratoire (tableau 5). De telles variations rendent dangereuses les extrapolations faites à partir d'un seul prélèvement quotidien. Il faut cependant remarquer que l'ampleur de ces variations est relativement faible et que l'erreur qui en découle ne doit pas être systématique.

Après cet examen de la validité des méthodes de mesure des activités de consommation, on ne peut que conclure qu'aucun indice n'a été découvert qui permette de mettre ces résultats en cause. Il faut, au contraire, insister sur la cohérence de cet ensemble de mesures basé sur des méthodes aussi indépendantes que possible.

Il faut donc envisager que les valeurs de production primaire soient sous-estimées. Sans entrer dans les détails, quelques solutions possibles peuvent être suggérées. Elles concernent principalement l'excrétion et la respiration phytoplanctoniques.

La mesure de l'excrétion, c'est-à-dire de la libération dans le milieu de substances organiques photosynthétisées par des algues, soulève avant tout des problèmes techniques. Le premier obstacle à franchir consiste en effet à reconnaître l'excrétion vraie de celle qui apparaît en cours d'expérience, artefact dû, par exemple, à l'éclatement des cellules lors de la filtration. Mais un problème plus important naît des incubations longues réalisées par la plupart des chercheurs : 2, 4, 6 heures et plus. Si de telles incubations peuvent permettre d'atteindre la production primaire particulière, il faut sérieusement envisager que des petites molécules organiques à turnover très rapide aient pu être excrétées et en partie consommées par les bactéries hétérotrophes pendant l'incubation. Dans une telle situation, la partie excrétée puis respirée apparaîtrait dans le compartiment "respiration", mais échapperait dans le comparti-

ment "production". Une solution peut être trouvée en mesurant à la fois les productions primaires particulaire et soluble suivant une approche cinétique qui permette d'établir à la fois les vitesses initiale et de régime. C'est à travers ces paramètres que le bilan des productions particulaire, excrétée et respirée pourra être établi.

Cependant, même en admettant que les taux d'excrétion et de respiration phytoplanctoniques étaient correctement évalués (mesurés ou calculés) au sein d'une expérience, le problème essentiel est probablement l'extrapolation de ces valeurs à l'obscurité. Cette extrapolation concerne bien sûr les variations de lumière au cours des cycles nycthéméraux. Mais elle concerne également les changements d'éclairement dus à des déplacements en profondeur du phytoplancton. Il est clair, en effet, qu'une partie de la colonne d'eau peut être située hors de la zone euphotique, et que la plancton y est à l'obscurité. C'est ainsi que plus la profondeur totale (ou tout au moins celle de la couche mélangée) dépasse la profondeur de la zone euphotique, plus la respiration du phytoplancton prend d'importance. Or, la plupart des études de production primaire se limitent à la zone euphotique et négligent les eaux plus profondes. L'habitude des chercheurs d'exprimer la respiration des algues en pourcentage de la photosynthèse révèle que cet aspect des recherches leur échappe souvent.

Ceci revient à attirer l'attention sur le fait que la production primaire brute calculée à partir des mesures expérimentales doit rendre compte non seulement des productions particulaire et soluble et de la respiration des cellules éclairées, mais encore de la respiration et de l'excrétion des cellules non-éclairées, tant de nuit qu'en profondeur. Ce type de source d'erreur dans l'évaluation de la production primaire re-

tient tout spécialement l'attention lorsqu'on se souvient que la contradiction entre production et consommation mesurées s'accroît avec la profondeur : quasi inexistante au Bassin de Chasse (1.5 m), elle atteint un facteur 10 dans le Sud de la Mer du Nord (15 et 30 m), et les résultats de Sieburth indiquent un facteur 100 en océan profond.

En guise de conclusion, on peut donc suggérer que la solution du problème posé par les contradictions entre valeurs de production et de consommation planctoniques se situe dans une étude plus approfondie de la respiration et de l'excrétion phytoplanctoniques. L'évolution de ces deux facteurs lors du passage de la lumière à l'obscurité doit se révéler particulièrement intéressante dans ce cadre : si ces activités se maintenaient, ou du moins diminuaient plus lentement à l'obscurité que la production particulière, il faudrait réévaluer vers la hausse les chiffres de production primaire brute.

SUMMARY

Resulting from synecological studies in some areas of the southern North Sea, a contradiction became evident between measurements of primary production and determinations of the activities consuming organic matter. In the Southern Bight, the consumption is 10 to 20 times higher than the production. This means that the primary production has been underestimated, and/or the consumption over-estimated. In order to discuss the validity of the methods used for determining the respiration activities, some results are presented:

- a. during a 24 h. cycle at ^{the} Sluice-Dock of Ostend, the variations of the oxygen concentration in the water are explained by the measured activities and diffusion fluxes ;
- b. two different methods are shown to give comparable results : the initial rate of oxygen consumption and the anapheratic fixation of CO₂.

The extrapolation of measured respiration rates in function of time and depth is discussed. The obtained results for organic matter, respiration activities and their ratio : the turnover rate, are compared with other ones from the literature.

No argument was found against the validity of the methods used for the determination of respiration activities. Therefore, it is suggested to look also for possible errors in the evaluation of primary production, and more particularly to the respiration and excretion activities of phytoplankton in the dark : at night and under the euphotic zone.

RESUME

Au cours d'un travail d'équipe, concernant l'étude synécologique de plusieurs biotopes du secteur Sud-Est de la Mer du Nord, est apparue une contradiction entre les mesures de production primaire et de consommation des matières organiques ainsi formées. La consommation est de 10 à 20 fois plus élevée que la production.

Ces résultats indiquent que la production primaire a été sous-estimée, ou/et que la consommation a été surévaluée. C'est pourquoi la validité des méthodes utilisées doit être discutée. Dans le cas des activités de consommation, les résultats obtenus semblent corrects et sont en accord avec les données de la littérature.

Aucun argument n'ayant été trouvé contre la validité des résultats de consommation des matières organiques, il est suggéré que la source d'erreur puisse se situer au niveau de la production primaire, et plus particulièrement au niveau de la respiration et de l'excrétion phytoplanctoniques à l'obscurité, c'est-à-dire tant de nuit que sous la zone euphotique.

LITTERATURE

Les résultats qui ont servi de base à cette communication ont été publiés sous le nom de groupe "Jo Podamo" (1973, 1975) ; une première version de la présente discussion a été proposée au symposium d'Helgoland, en *septembre* 1976 (Joiris, 1977).

Banse, K., 1974. On the role of bacterioplankton in the tropical ocean. *Mar. Biol.* 23, 1-5

Joiris, C., 1977. On the role of heterotrophic bacteria in marine ecosystems : Some problems. *Helgol. wiss. Meeresunt.* 30, 611-621

Konolova, G.V., 1973. Productivity of bacterial plankton in the Amur Bay of the Sea of Japan. *Microbiology* 42, 974-979

Okutani, K., T. Okaichi and H. Kitada, 1972. Mineralization activity and bacterial production in the Hiuchi-nada. *Bull. Jap. Soc. scient.* 38, 1041-1049

Podamo, Jo, 1973. Aspect of dynamic biology in the Southern Bight of the North Sea and the Sluice Dock at Ostend. In : *Mathematical models of continental seas. Dynamic processes in the Southern Bight.* Liège 187-257

Podamo, Jo, 1975. Ecometabolism of a shallow marine lagoon at Ostend (Belgium). In : *Proceedings of the 10th European Symposium on Marine Biology*, Ed. G. Persoone and E. Jaspers. University Press, Wetteren, 2, 485-562

Pomeroy, L.R. and R.E. Johannes, 1968. Occurrence and respiration of ultraplankton in the upper 500 meters of the ocean. *Deep Sea Res.* 15, 381-391

Romanenko, V.I., 1964. Heterotrophic CO₂ assimilation by bacterial flora of waters. Microbiology 33, 679-683

Seki, H., Y. Yamaguchi and S. Ichimura, 1975. Turnover rate of dissolved organic materials in a coastal region of Japan at Summer stagnation period of 1974. Arch. Hydrobiol. 75, 297-305

Sieburth, J. Mc.N., 1977. International Helgoland Symposium : Convener's report on Informal Session on marine ecosystem research and man's dependence on the sea. Helgol. wiss. Meeresunt. 30, 697-704

Sorokin, Y.I, 1973. Data on biological productivity of the western tropical Pacific Ocean. Mar. Biol. 20, 177-196

Figure 1 : Position du Bassin de Chasse d'Ostende et ses relations avec le port.

Figure 2 : Définition des trois zones (1S, 1N, 2) étudiées dans le secteur Sud-Est de la Mer du Nord.

Figure 3 : Représentation schématique des principales valeurs de concentrations et de flux du cycle du carbone au Bassin de Chasse d'Ostende, pour la période mars-septembre. Les valeurs soulignées représentent des flux déterminés indépendamment, les autres sont déduites par différence.

Figure 4 : Le cycle du carbone dans la zone 1S de la Mer du Nord

Figure 5 : Le cycle du carbone dans la zone 2 de la Mer du Nord

Figure 6 : Evolution de la concentration d'oxygène dans l'eau des différentes zones du Sud-Est de la Mer du Nord.

Figure 7 : Exemple de cinétique de consommation d'oxygène à l'obscurité. Bassin de Chasse, 05.08.1974

Littérature (suite)

Sieburth, J. Mc.N., K. M. Johnson, C.M. Burney and D.M. Lavoie, 1977. Estimation of in situ rates of heterotrophy using diurnal changes in dissolved organic matter and growth rates of picoplankton in diffusion culture. Helgol. wiss. Meeresunt., 30, 565-574.

Pichot, G., Y. Runfola, J.P. Mommaerts, C. Van Bevern, 1977. In: Modèle mathématique de la Mer du Nord. Rapport final. Vol. 3. Ed. par J. Ninou et P. Polk. Liège.

The methods used here were already described and discussed (Jo Podamo, 1973, 1975), including the reproductibility of our sampling and counting techniques (Jo Podamo, 1972).

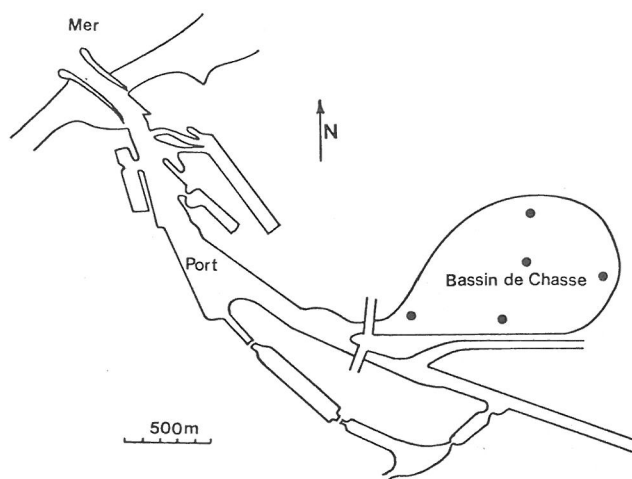


Fig. 1: Position of Sluice Dock at Ostend (Bassin de Chasse) and its connections with harbour (port) and open sea (mer)

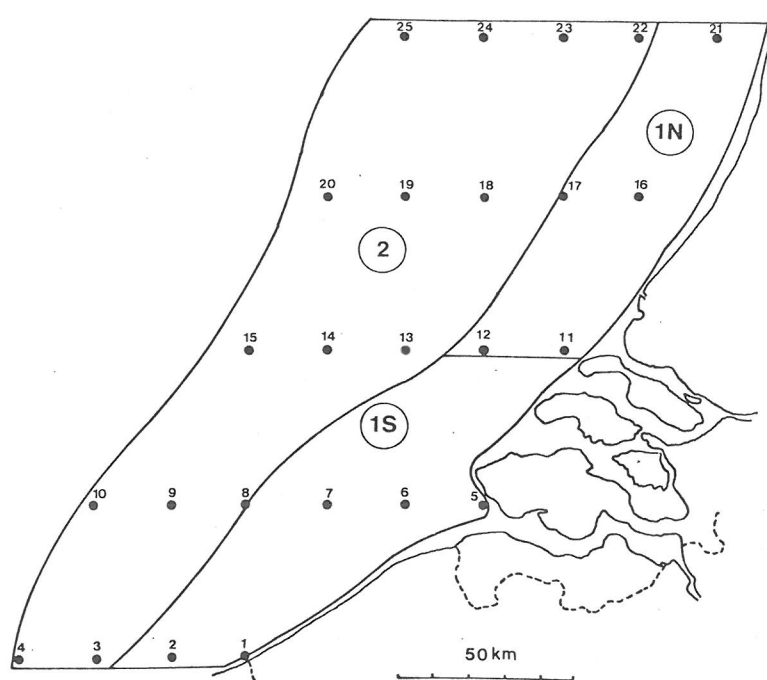
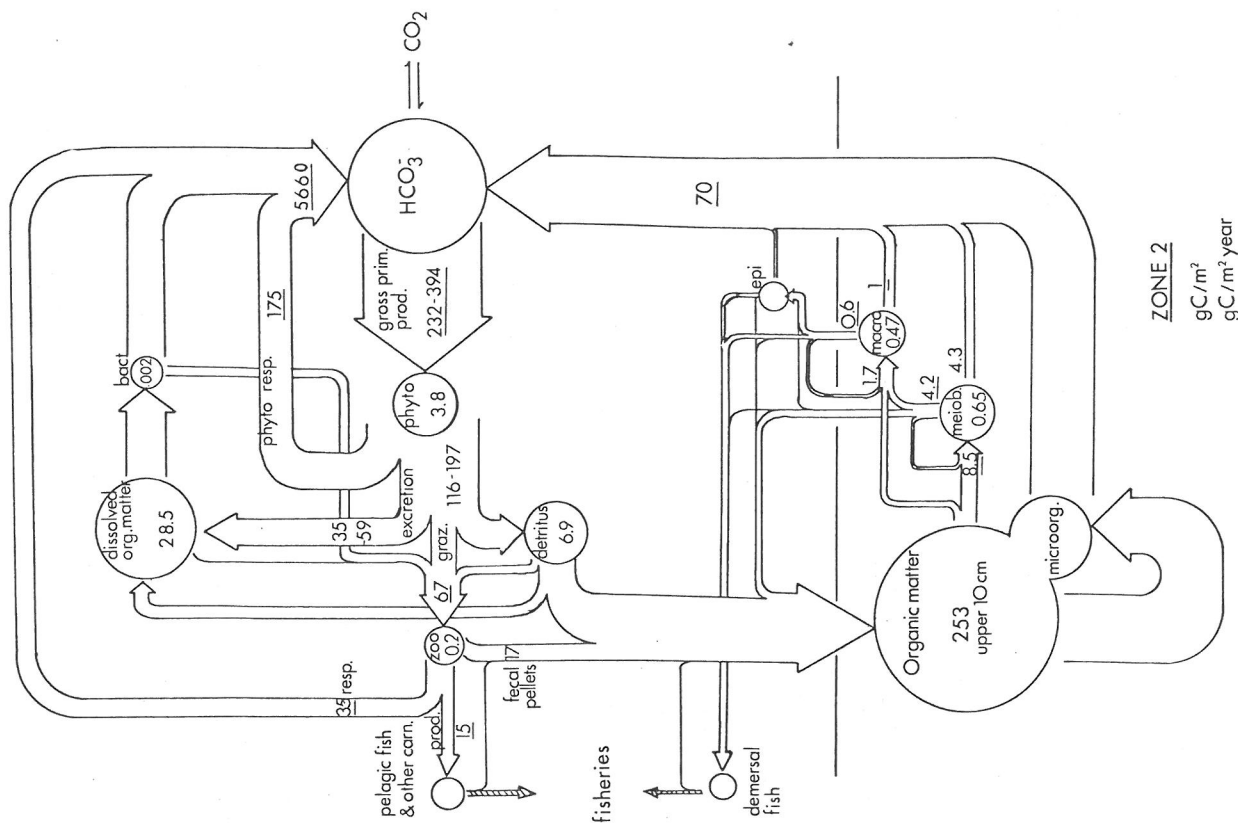


Fig. 2: The three zones (1 S, 1 N, 2) in the Southern Bight, North Sea



Some problems on the role of heterotrophic bacteria

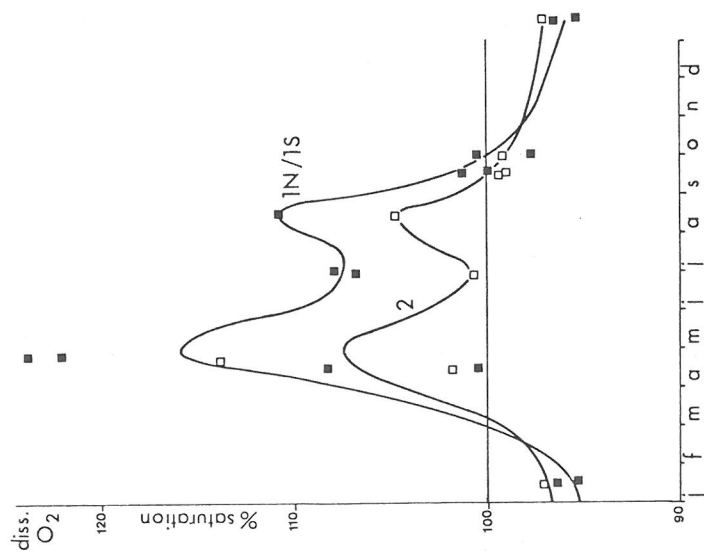


Fig. 6: Oxygen concentration in the water of different zones of the Southern Big

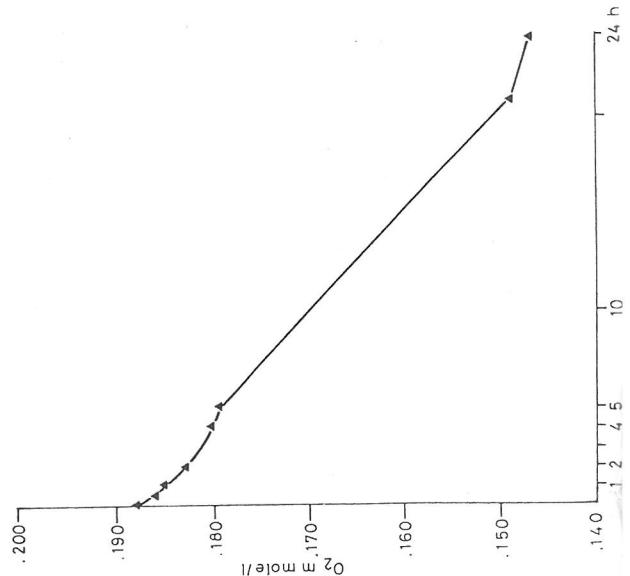


Tableau 1. Valeurs moyennes de production et de consommation mesurées dans trois biotopes du Sud-Est de la Mer du Nord.

	Bassin de Chasse (mg C. m ⁻² jour ⁻¹)	Mer du Nord (gc. m ⁻² an ⁻¹) zone 15	zone 2.
PRODUCTION PRIMAIRE:			
plancton	1 240	300	325
benthos	400	-	-
total	1 640	300	325
RESPIRATION:			
phytoplankton	370	150	175
zooplankton	125	40	35
bactérioplankton	935	4410	5450
total plancton	1430	4600	5660
benthos	1250	150	70
TOTAL	2680	4750	5730

Tableau 2: Variations de la concentration en oxygène et des ~~potentiels~~ flux pendant un cycle de 24 heures. Bassin de Chaux d'Outremont, 1^{er} et 18 mai 1975.

Temps	Concentration en oxygène (mmoles m ⁻²)	Flux Respiration plancton (mmoles m ⁻² h ⁻¹)	Flux benthos	Photosynthèse	Echanges air-mer	ΔO_2 calculé	ΔO_2 observé
13 30	478.5	3.75	1.87	16.5	-5.78	+5.34	+9
17.30	477.5	2.25	"	2.2	-8.47	-10.39	0
21.30	474.0	15.00	"	0	-6.89	-23.76	-20
01.30	468.0	3.75	"	0	0	-5.62	-8
05.30	387.0	1.12	"	1.0	+2.91	-4.90	-4
09.30	372.0	1.12	"	4.0	+4.12	+5.13	+3
13.30	434.0	0	"	13.0	+5.36	+16.49	+15.5
17.30	585.0	-	-	-	-	-	-

Tableau 3: Comparaison entre la respiration, mesurée par consommation d'oxygène, et la fixation anapléotique de CO_2 radioactif.

(Ostende, 29 mars 1974 - $QR = 0.85$)

mmoles $\text{C. m}^{-3} \text{ h}^{-1}$

	Respiration	Fixation anapléotique	R Facteur de conversion
1.	17.0	0.57	29.8
2.	8.5	0.28	30.3
3.	3.4	0.10	34
4.	6.8	(> 0.32)	(> 21)
5.	2.3	0.10	22.9
6.	0.85	(< 0.05)	(< 42.5)
		m	29.3