

25

LES ASSOCIATIONS BACTÉRIES-MATIÈRE PARTICULAIRE EN MILIEU PÉLAGIQUE CÔTIER : EXEMPLES DE VARIATIONS SPATIALES ET TEMPORELLES

E. JACQ et D. PRIEUR

Laboratoire de zoologie - Faculté des Sciences, 6, avenue Le Gorgeu - 29287 BREST Cedex (FRANCE)

RÉSUMÉ - La signification respective des bactéries libres et des bactéries fixées aux particules, en milieu pélagique, a fait l'objet d'observations parfois contradictoires. En préambule à un travail sur ce sujet, la distribution comparée de ces types bactériens a été étudiée en deux sites particuliers de Bretagne. En rade de Brest, milieu semi fermé, peu profond, les peuplements bactériens sont dominés par les formes libres, exception faite de la poussée printanière de phytoplancton qui est accompagnée d'une nette augmentation des formes fixées aux particules. En mer d'Iroise, au niveau du système frontal d'Ouessant, cohabitent des masses d'eaux de structure thermique différentes : stratifiée et mélangée. La distribution des bactéries fixées aux particules varie selon la masse d'eau considérée et en zone homogène correspond à du matériel particulaire d'origines différentes. Les résultats indiquent la nécessité d'une connaissance préalable de la distribution des divers types bactériens avant d'aborder l'étude du rôle des différents composants du peuplement bactérien.

Mots clés : bactérie libre, bactérie fixée, particule, front, phytoplancton.

ABSTRACT - The studies concerning the respective role of free-living and particle bound bacteria in pelagic ecosystems, gave sometimes opposite results. To begin with a work in this subject, the comparative distribution of these bacterial patterns was studied in two particular sites of Brittany. In the Bay of Brest, a shallow and semi-enclosed area, the bacterial communities were dominated by the free-living forms, except during the phytoplankton bloom, which was accompanied by a clear increase of the particle-bound forms. Off the west coasts of Brittany, the Ushant front separates stratified water masses from mixed water masses. The distribution of particle-bound bacteria fluctuated according to the structure of the water masses and in mixed waters, was related to particulate matter from different origins. The results indicated that a previous knowledge of the distribution of bacterial patterns was necessary before the study of the role of the different components of the bacterial communities.

Key words : free-living bacteria, particle-bound bacteria, particle, front, phytoplankton.

INTRODUCTION

Les peuplements bactériens en milieu pélagique côtier peuvent présenter plusieurs aspects. En effet, si la majorité des cellules bactériennes est souvent libre dans le milieu (Linley et Field, 1981), une fraction allant jusqu'à 94 % peut être fixée sur du matériel particulaire (Cammen et Walker, 1982). Plusieurs auteurs ont signalé que cette fraction fixée correspond à la partie la plus active du peuplement bactérien (Goulder, 1977 ; Hanson et Wiebe, 1977). Ainsi, Kirchman et Mitchell (1982) observent que les bactéries fixées aux particules d'au moins 3 μm représentent moins de 10 % de la communauté bactérienne totale, mais sont capables d'assimiler 40 % du carbone apporté sous forme de glucose. Mais à l'opposé, Van Es et Meyer-Reil (1982) rapportent que les substrats organiques dissous sont principalement assimilés par des organismes qui peuvent passer

au travers de filtres de $3\ \mu\text{m}$, vraisemblablement des bactéries libres. Cependant, selon ces derniers auteurs le fait que les fractions libres ou fixées soient les plus actives doit dépendre largement des apports spatio-temporels de matière organique dissoute et/ou particulaire dans la masse d'eau étudiée.

A cet égard, l'écosystème pélagique au large des côtes de Bretagne est constitué par des systèmes présentant des caractéristiques différentes (Le Fèvre *et al.*, 1983). Ainsi en mer d'Iroise, un système frontal s'établit en été, séparant une zone thermiquement stratifiée et une zone thermiquement homogène (Le Fèvre *et al.*, 1983). L'accumulation de matériel particulaire dans la zone frontale en fait un site particulièrement intéressant pour une étude comparative des bactéries libres et fixées aux particules. D'autre part, la rade de Brest, peu profonde et pratiquement homogène verticalement, est enrichie en sels nutritifs par des eaux estuariennes (Quéguiner et Tréguer, 1984) et connaît une succession de développements phytoplanctoniques, qui constitue un apport organique particulaire et dissous important.

Ces deux écosystèmes ont donc fait l'objet d'une étude bactériologique préliminaire destinée à apprécier la variabilité de la distribution des différents aspects des peuplements bactériens.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements au niveau du système frontal d'Ouessant ont été effectués du 26.08.82 au 23.09.82 au cours de la campagne "Satir-Dynatlant" le long d'une radiale orientée Est-Ouest. En rade de Brest, la période d'étude s'est étalée de octobre 1981 à mai 1982 à intervalle de un mois (période hivernale) à quelques jours (floraison printanière). Les deux secteurs d'étude sont indiqués dans la figure 1. Les techniques d'échantillonnage utilisées dans ces deux secteurs ont été détaillées par Jacq *et al.* (1985) en ce qui concerne la rade de Brest, par Jacq et Prieur (1985) pour le système frontal d'Ouessant.

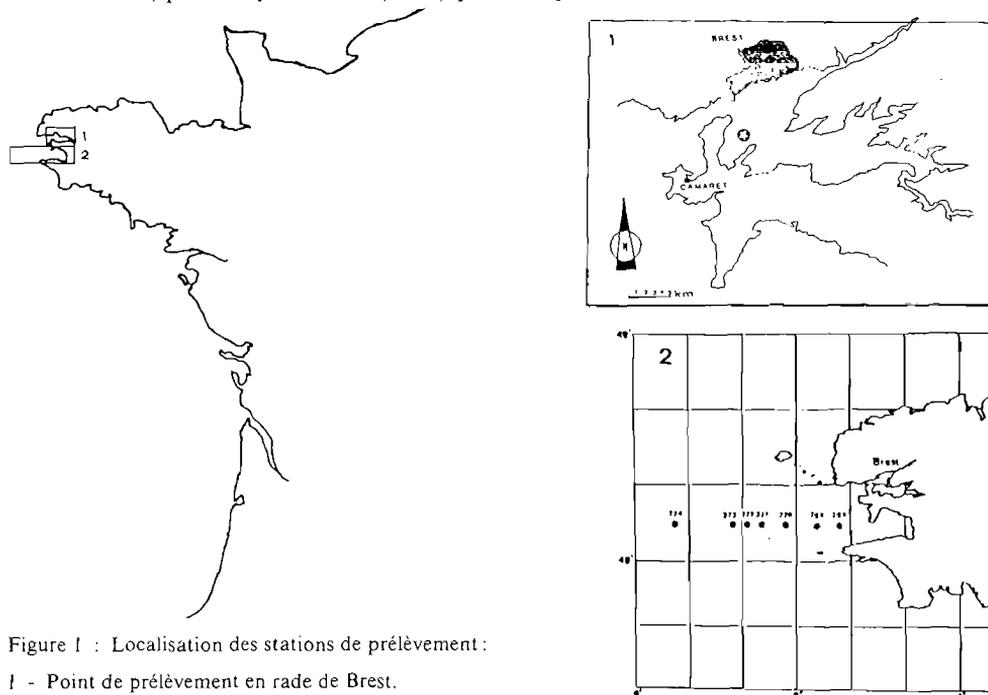


Figure 1 : Localisation des stations de prélèvement :

- 1 - Point de prélèvement en rade de Brest.
- 2 - Point de prélèvement le long de la radiale en mer d'Iroise.

Les échantillons d'eau de mer ont été fixés dès le prélèvement au formaldéhyde à 3 %. L'observation et la numération des bactéries ont été réalisées en microscopie à épifluorescence (Bausch and Lomb "Balplan") après coloration à l'acridine orange selon la technique de Hobbie *et al.* (1977). Pour chaque échantillon, les nombres de bactéries libres, de bactéries fixées sur des particules et de cellules en division ont été obtenus. La somme de ces valeurs constitue le nombre de bactéries totales. Parallèlement aux paramètres bactériologiques, les paramètres physicochimiques et phytoplanctoniques ont été mesurés. Ils ont fait l'objet de publications dans le cas de la mer d'Iroise (Le Corre, 1985) et de la rade de Brest (Quéguiner et Tréguer, 1984).

RÉSULTATS

Variations temporelles en rade de Brest

Pendant toute la période étudiée, la colonne d'eau (30 mètres) présente une homogénéité verticale, en ce qui concerne la température et la salinité, en raison d'un brassage intense dû aux courants de marée. L'évolution du nombre total de bactéries pendant la période étudiée est représentée sur la figure 2. D'octobre à mars, l'abondance des bactéries fluctue très peu et demeure à environ 10^5 cellules ml^{-1} . Deux valeurs maximales sont observées, respectivement les 24 mars et 22 avril, particulièrement à basse mer et en surface. La densité bactérienne atteint alors $6 \cdot 10^8$ cellules ml^{-1} . En dehors de ces deux pics, les bactéries fixées aux particules sont présentes mais ne représentent que 10 % du peuplement total. Elles sont isolées sur des particules et de petite taille. Au moment où les valeurs maximales des bactéries sont observées, les pourcentages de bactéries fixées sur des particules augmentent jusqu'à former 50 % du peuplement total (fig. 3). Ces bactéries fixées sont de plus grande taille et apparaissent souvent sous forme de microcolonies, résultant de divisions actives. Une série de prélèvements réalisés à midi solaire donne des résultats similaires qui sont corrélés de façon significative aux mesures de production primaire effectuées au même moment (fig. 4). Les mesures des volumes cellulaires des bactéries libres et fixées, échantillonnées au moment de la poussée de phytoplancton, indiquent des comportements différents de ces deux fractions du peuplement bactérien. Les bactéries libres ont un volume cellulaire qui s'échelonne de $0,05$ à $0,65 \mu m^3$ pour une valeur moyenne de $0,237 \mu m^3$. Les bactéries fixées ont, elles, un volume cellulaire qui s'échelonne de $0,05$ à $0,40 \mu m^3$ pour une valeur moyenne de $0,124 \mu m^3$ (fig. 5a et 5b). Avant les poussées phytoplanctoniques, le volume cellulaire moyen était de $0,09 \mu m^3$.

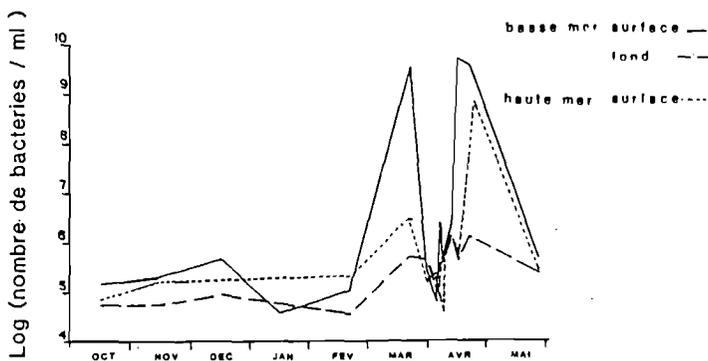


Figure 2 : Evolution annuelle du nombre total de bactéries par ml à basse mer (surface et fond) et à haute mer.

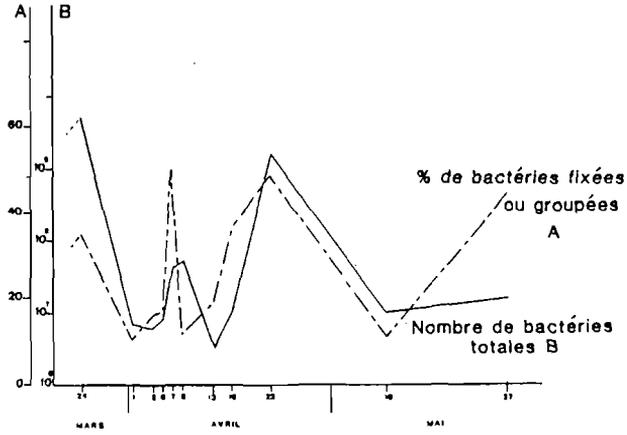


Figure 3 : Évolution du nombre total de bactéries par ml (B) et du % de bactéries fixées ou groupées (A) au cours de la poussée printanière.

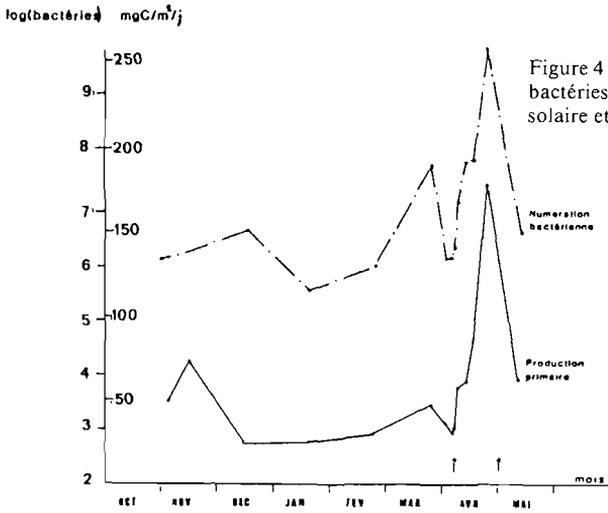


Figure 4 : Évolution annuelle du nombre total de bactéries par ml et de la production primaire à midi solaire et en surface.

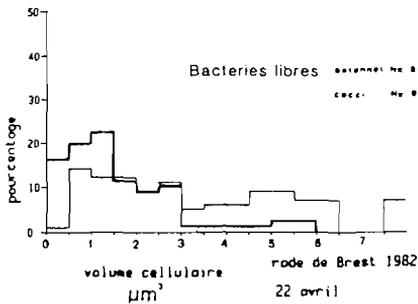


Figure 5a : Distribution des volumes cellulaires des bactéries libres dans le milieu le 22 avril.

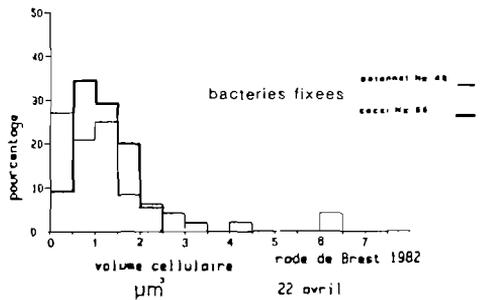
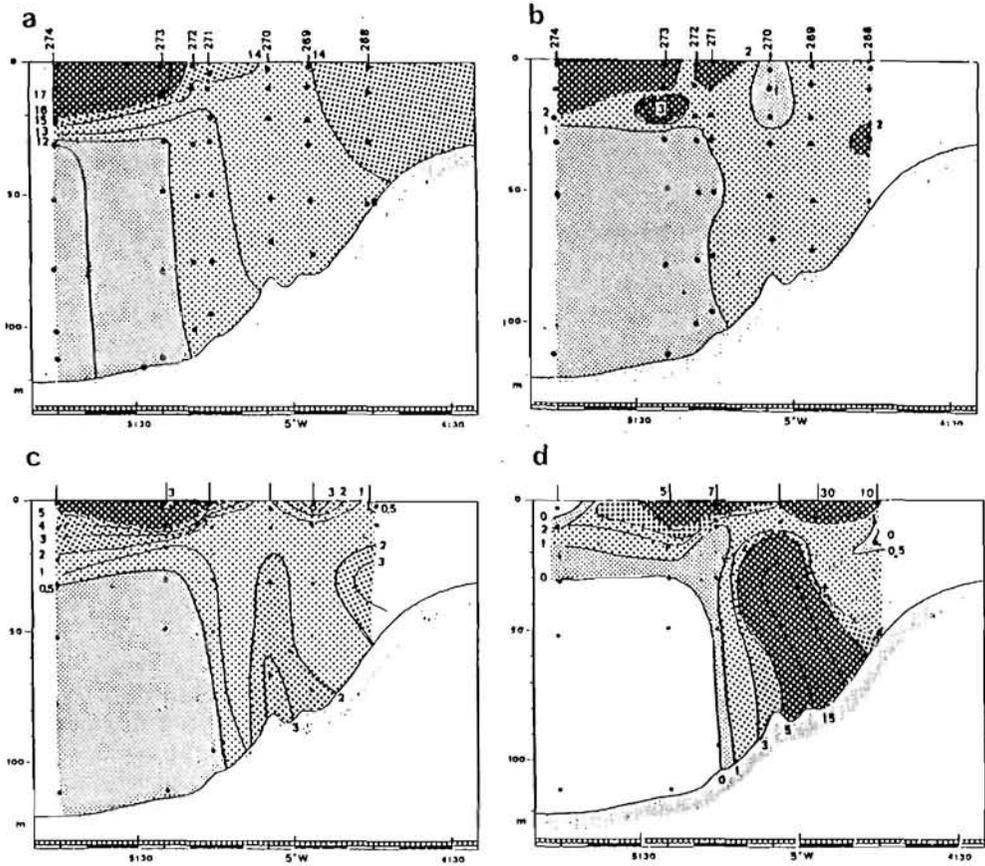


Figure 5b : Distribution des volumes cellulaires des bactéries fixées sur particules le 22 avril.



	Température	Chlorophylle a	Nombre de bactéries par ml		
			libres	fixées	en division
	< 12	< 1	$< 5 \times 10^4$	$5 \times 10^2 - 1 \times 10^3$	$< 1 \times 10^4$
	12-14	1-2	$5 \times 10^4 - 1 \times 10^5$	$1 \times 10^3 - 2 \times 10^3$	$1 \times 10^4 - 5 \times 10^4$
	14-16	2-3	$1 \times 10^5 - 5 \times 10^5$	$2 \times 10^3 - 5 \times 10^3$	$5 \times 10^4 - 1 \times 10^5$
	> 16	> 3	$> 5 \times 10^5$	$> 5 \times 10^3$	$> 1 \times 10^5$

Figure 6 : Distribution des paramètres physiques, chimiques et bactériologiques le long de la radiale du 20 septembre 1982.

a) Température (°C)

b) Chlorophylle a ($\mu\text{g l}^{-1}$)

c) Nombre total de bactéries ($\times 10^5$ cellules ml^{-1})

d) Nombre de bactéries fixées ($\times 10^3$ cellules ml^{-1})

Variations spatiales au niveau du système frontal d'Ouessant

Les valeurs de paramètres intéressants à confronter aux données de bactériologie, en

l'occurrence température et chlorophylle *a* sont représentées sur les figures 6a et 6b. On observe une zone stratifiée à l'ouest de la radiale (stations 274, 273) et une thermocline à 30 mètres de profondeur. Exception faite d'une poche d'eau à 14°C en surface, la colonne d'eau est thermiquement homogène (températures inférieures à 14°C) à l'est de la station 271, jusqu'à la station 269. Les concentrations de chlorophylle *a* sont maximales au niveau de la station 273 au-dessus de la thermocline (4 mg l⁻¹), en surface au niveau de la poche d'eau à 14°C mentionnée ci-dessus (2 µg l⁻¹), ainsi qu'au niveau de la station 268 à une profondeur de 25-30 mètres. La distribution des bactéries totales et fixées est représentée sur les figures 6c et 6d. En zone stratifiée, les dénombrements de bactéries décroissent de la surface (5.10⁵ cellules ml⁻¹) à la thermocline (5.10⁴ cellules ml⁻¹). En zone homogène, de fortes concentrations (3.10⁵ cellules ml⁻¹) sont notées d'une part en surface (0 à 10 m) au niveau de la station 269, d'autre part au fond à la station 270. La distribution des bactéries fixées est quelque peu différente (Fig. 6d). En zone stratifiée, aucune bactérie n'est observée sous la thermocline. Ce type de bactéries est essentiellement réparti en trois taches. La première est située en surface, en zone frontale à la station 271, mais les bactéries fixées ne représentent que 2 à 2,5 % de la population totale. Les deux autres sont situées en zone mélangée, en surface au niveau de la station 269 et en profondeur entre les stations 270 et 269. Dans ces deux cas, la population fixée correspond respectivement à 17,7 % et à 9 % des bactéries totales.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La proportion de bactéries observées liées aux particules est extrêmement variable et de nombreux cas de figures ont été signalés. En rade de Brest, les bactéries fixées représentent de 10 à 50 % de la population totale. Leur augmentation suit l'augmentation de l'ensemble du peuplement bactérien, et est contemporaine des poussées phytoplanctoniques (Jacq *et al.*, 1985). Au niveau du système frontal d'Ouessant, les phénomènes sont plus complexes et varient selon la nature des masses d'eaux. En zone stratifiée, les bactéries fixées aux particules disparaissent sous la thermocline. En zone mélangée, les bactéries fixées sont présentes en surface et en profondeur, et cette distribution diffère quelque peu de celle des bactéries totales. Les pourcentages les plus forts sont voisins de 17 %. Dans la littérature, les résultats obtenus sont également très variables. Ainsi, Linley et Field (1982) notent la constance du pourcentage des bactéries fixées (10 %) qui ne varie pas malgré les fluctuations de l'abondance totale. A l'opposé, Cammen et Walker (1982) observent que le pourcentage des bactéries fixées varie de 8 à 94 % en baie de Fundy selon la période de l'année, et la localisation de la station. Ces auteurs estiment que la proportion des bactéries fixées est corrélée à l'abondance des particules en suspension. A l'évidence, il ne se dégage pas des différents travaux sur cette question de règle générale et l'abondance des particules ne constitue pas le facteur toujours déterminant. La qualité des particules concernées, ou plus simplement leur nature, doit être prise en compte. Linley et Field (1982) décrivent, dans les systèmes d'upwelling d'Afrique du Sud, divers types de particules, ou d'agglomérats bactériens. Certains de ces agglomérats semblent dépendre de la présence de phytoplancton, bien que les cellules phytoplanctoniques ne constituent pas le support des bactéries, que l'on trouve rarement fixées au phytoplancton vivant (Azam *et al.*, 1983). Par contre, au cours de la dégradation des cellules phytoplanctoniques, les bactéries se fixent aux cellules mortes (Fukami *et al.*, 1981). Au niveau du système frontal d'Ouessant, Jacq et Prieur (1985), observent certaines relations entre la présence de bactéries fixées et des concentrations importantes de chlorophylle. Cependant, le phytoplancton n'est pas le seul mis en cause, car en profondeur, en zone homogène, c'est une remise en suspension du sédiment (Jacq et Prieur, 1985) qui est

avancée, sur la base des résultats de Weise et Rheinheimer (1978), pour expliquer la présence de bactéries fixées à des particules. Dans le cas de la rade de Brest, les valeurs obtenues en numérations totales sont très importantes comparativement aux résultats habituellement rencontrés en milieu marin ou même estuarien. Elles peuvent résulter de l'association de deux phénomènes : d'une part, l'enrichissement du milieu en matière organique excrétée par le phytoplancton et, d'autre part, la présence de particules inertes pouvant absorber ces substances dissoutes. L'origine de ces particules ne semble être ni phytoplanctonique ni sédimentaire. En effet, elles ne correspondent pas à des cellules algales et le phénomène est surtout développé en surface.

Les derniers résultats ont illustré également des différences de comportement entre bactéries libres et fixées. La croissance bactérienne s'accompagne d'un accroissement du volume cellulaire (Torrella et Morita, 1981). Les auteurs ayant observé une division plus intense des bactéries fixées aux particules (Pedros-Alio et Brock, 1983) notent aussi que ces bactéries ont des dimensions supérieures à celles des bactéries libres au même moment (Kirchman, 1983). Jacq *et al.* (1985) observent bien que les bactéries fixées, au moment du bloom, sont plus grandes que les bactéries libres de la période hivernale, mais observent également que ces bactéries fixées sont plus petites que les bactéries libres des mêmes échantillons. De telles différences de comportement, également signalées par Cammen et Walker (1982) ne permettent pas non plus de proposer une loi générale. Les dénombrements de bactéries par épifluorescence, permettent certes une bonne appréciation de l'abondance des peuplements bactériens et de certains aspects de leur comportement (liaison avec les particules, pourcentages de cellules en division). Les mesures de biomasse et des volumes cellulaires renseignent en partie sur l'état physiologique des bactéries. Néanmoins, ces méthodes ont l'inconvénient de rassembler en une catégorie unique des peuplements bactériens qui sont souvent extrêmement diversifiés, tant sur le plan taxonomique que physiologique et dont les composants ne peuvent répondre de façon identique à un événement donné. L'étude des relations entre bactéries et matière particulaire passe nécessairement par l'emploi simultané de techniques microbiologiques variées, incluant l'étude des structures des peuplements. Cependant, compte tenu de la difficulté et du coût de ces études, la connaissance de la distribution dans l'espace et le temps des divers types bactériens constitue un préalable nécessaire.

AZAM F., FENCHEL T., FIELD J.G., GRAY J.S., MEYER-REIL L.A. and THINGSTAD F., 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea - *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10 : 257-263.

CAMMEN L.M. and WALKER S.A., 1982. Distribution and activity of attached and free-living suspended bacteria in the Bay of Fundy - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39(12): 1655-1663.

FUKAMI K., SIMIDU U. and TAGA N., 1981. Fluctuation of the communities of heterotrophic bacteria during the decomposition process of phytoplankton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 55 : 171-184.

GOULDER R., 1977. Attached and free bacteria in an estuary with abundant suspended solids - *J. Appl. Bacteriol.*, 43 : 399-405.

HANSON R.B. et WIEBE W.J., 1977. Heterotrophic activity associated with particulate size fraction in a *Spartina alterniflora* salt-marsh estuary. Sapelo island, Georgia, U.S.A., and the continental shelf waters - *Mar. Biol.*, 42 : 321-330.

JACQ E. et PRIEUR D., 1985. Distribution comparée des bactéries libres et fixées aux particules au niveau du système frontal d'Ouessant - *Oceanis*, 11 (3): 223-234.

- JACQ E., QUÉGUINER B., PRIEUR D. et TRÉGUER P., 1985. Modifications de l'aspect des peuplements bactériens en relation avec un bloom phytoplanctonique en rade de Brest - *Oceanis*, 11 (3): 213-222.
- HOBIE J.E., DALEY R.J. and ASPERS J., 1977. Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy - *Environmental Microbiology*, 33 (5): 1125-1228.
- KIRCHMAN D. and MITCHELL R., 1982. Contribution of particle bound bacteria to total microheterotrophic activity in five pounds and two marshes. *Appl. Environ. Microbiol.*, 43: 200-209.
- KIRCHMAN D., 1983. The production of bacteria attached to particles suspended in a freshwater pound - *Limnol. Oceanogr.*, 28: 858-872.
- LE CORRE P., 1985. Campagne Satir Dynatlant. Le front thermique d'Ouessant en août et septembre 1982. *Campagnes océanographiques françaises. 1. IFREMER Ex.* 369 p.
- LE FÈVRE *et al.*, 1983. The pelagic ecosystem in frontal zones and others environments off the West coast of Brittany. *Oceanologica Acta*, vol. spec. dec. 1983; 17 th ESMB BREST 1982. p. 125-129.
- LINLEY E.A.S. and FIELD J.G., 1982. The nature and ecological significance of bacterial aggregation in a nearshore upwelling ecosystem. *Est. Coast. and Shelf Science*, 14: 1-11.
- PEDROS-ALIO C. and BROCK T.D., 1983. The importance of attachment to particles for planktonic bacteria. *Arch. Hydrobiol.*, 98: 354-379.
- QUÉGUINER B. and TRÉGUER P., 1984. Studies on the phytoplankton in the Bay of Brest (Western Europe). Seasonal variations in composition, biomass and production in relation to hydrological and chemical features (1981-1982). *Botanica marina*, 27 449-459.
- TORELLA F. and MORITA R.Y., 1981. Microcultural study of bacterial size changes and microcolony and ultramicrocolony formation by heterotrophic bacteria in sea water. *Appl. Environ. Microbiol.*, 41(2): 518-527.
- VAN ES F.B. and MEYER-REIL L.A., 1982. Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria. *Advances in Microbial Ecology*, 6: 11-170.
- WEISE W. and RHEINHEIMER G., 1978. Scanning electron microscopy and epifluorescence investigation of bacterial colonisation of marine sand sediments. *Microbial Ecology*, 4: 175-188.