

40

MODELISATION DES RELATIONS BACTERIES-PLANCTON ET DES PROCESSUS DE REGENERATION DANS L'ECOSYSTEME PLANCTONIQUE MARIN.

Y.P. MARTIN, P.P. LELONG et B.P. CAUCHI

Fondation Océanographique Ricard - Ile des Embiez
83140 SIX-FOURS-LES-PLAGES (FRANCE)

RÉSUMÉ - Pour tenter de clarifier les relations bactéries-plancton, on a utilisé des modèles expérimentaux et des modèles mathématiques permettant de simuler les processus biologiques du fonctionnement de l'écosystème planctonique et d'analyser les relations entre les différentes communautés (phytoplancton, zooplancton, bactéries autotrophes et hétérotrophes, ciliés, sels nutritifs, matière organique réfractaire ou assimilable, antibactériens phytoplanctoniques). Cette étude met en évidence les mécanismes régulateurs de la dynamique des bactéries (concentration et nature des substrats organiques surtout, antibactériens phytoplanctoniques et prédation dont le rôle paraît mineur) et la contribution de ces microorganismes dans les processus de reminéralisation.

Mots clés : bactérie, plancton, dynamique des communautés, minéralisation, modèle mathématique.

ABSTRACT - In order to study bacteria-plankton relationships, we have used experimental and mathematical models allowing to simulate biological processes implicated in plankton ecosystem and to analyze communities relationships. The model components are phytoplankton, zooplankton, autotrophic and heterotrophic bacteria, ciliates, nutrients, organic matter and phytoplankton antibiotics. This study shows the importance of some factors affecting bacteria communities dynamics and the bacterial activity in mineralization processes. Bacterial populations seems to be controlled essentially by the concentration and chemical composition of organic substrates. Antibiosis and predation show a lesser importance on changes in bacteria communities.

Key words : bacteria, plankton, community dynamics, mineralization, mathematical model.

INTRODUCTION

Les relations bactéries-plancton et la contribution des bactéries aux processus de reminéralisation dans l'écosystème planctonique sont mal connues : complexité du réseau trophique et des interrelations, rapidité des fluctuations, instabilité des masses d'eau, difficultés analytiques...

Pour aborder ces problèmes, on a utilisé des modèles expérimentaux et des modèles mathématiques permettant de simuler certains processus biologiques qui régissent le fonctionnement du système et d'analyser les relations existant entre ses divers compariments.

Le travail expérimental, effectué dans des cultures continues de grand volume de microplancton marin, a déjà fait l'objet de plusieurs publications (Cahet, Martin, 1978 ; Lelong *et al*, 1980 ; Martin, 1980 ; Martin, Bianchi, 1980). Les observations ont suggéré l'import-

tance de la matière organique provenant des algues pour expliquer la dynamique des bactéries. L'impact de ce facteur a pu être vérifié d'une façon expérimentale et à l'aide d'un modèle mathématique (Martin, Lelong, 1981). Cependant, les résultats de certaines simulations numériques et la complexité de l'écosystème étudié dans lequel se développent différents organismes (phytoplancton et bactéries, mais aussi microflagellés, ciliés, rotifères, copépodes) laissent supposer l'existence d'autres processus biologiques (compétition, antibiose, prédation...) susceptibles de moduler l'évolution des communautés bactériennes (Martin, Lelong, 1984). Nous avons tenté d'évaluer l'importance relative de ces facteurs à partir de simulations numériques d'un modèle mathématique plus complexe faisant intervenir ces différentes catégories d'organismes.

STRUCTURE DU MODELE

La figure 1 présente les principales voies de circulation de l'azote à travers le réseau trophique envisagé et le bilan des variables du modèle. Ce bilan, traduit en équations, exprime en termes de gains ou de pertes les échanges entre compartiments et donc leur devenir au cours du temps. Les hypothèses et les équations différentielles utilisées pour décrire le comportement physiologique du plancton ou des bactéries hétérotrophes ont été détaillées par ailleurs (Nival, Malara, 1978 ; Martin, Lelong, 1981) avec cependant des modifications importantes et, outre les bactéries B1 et B2 et le phytoplancton, le modèle comporte des variables d'état supplémentaires (microflagellés, ciliés C1 et C2, zooplancton Z1 et Z2, bactéries nitrifiantes A1 et A2) : ingestion des bactéries par les ciliés et éventuellement par le microzooplancton (rotifères Z1 notamment), production de pelotes fécales formées essentiellement de matériel réfractaire à une dégradation bactérienne rapide, excrétion *de vivo* ou *post mortem* de substances antibactériennes par les algues, susceptibles d'affecter à des degrés différents les catégories bactériennes considérées, prise en compte de la matière organique particulaire et dissoute réfractaires ou rapidement assimilables par les bactéries hétérotrophes selon Herbrand (1975). Comme Curds (1971) nous avons admis que le comportement physiologique des microflagellés et des ciliés était analogue à celui des bactéries avec toutefois des paramètres de croissance différents. Nous avons enfin considéré l'existence de deux catégories de bactéries autotrophes nitrifiantes selon leur aptitude à assimiler l'ammonium (A1) ou le nitrite (A2). Les valeurs utilisées pour les simulations ont été adoptées à partir de données bibliographiques ou expérimentales.

RÉSULTATS ET COMMENTAIRES

Le suivi de l'évolution de micro-écosystèmes expérimentaux dans lesquels on provoque le développement de communautés planctoniques naturelles nous a permis d'observer deux types de réponses bactériennes selon l'apparition plus ou moins rapide du zooplancton (Lelong *et al.*, 1980 ; Martin, Lelong, 1984) : stimulation de la microflore hétérotrophe liée à la croissance et l'excrétion *de vivo* du phytoplancton, inhibition des vibrions halophiles pendant cette période (fig. 2) ; forte stimulation des bactéries hétérotrophes et surtout des vibrions au déclin du phytoplancton lié au développement du zooplancton (fig. 2). On peut tenter de mettre en évidence les variables explicatives de ces fluctuations en simulant le comportement des deux types de systèmes et en testant différentes hypothèses en éliminant ou en ajoutant certaines fonctions, toutes autres conditions restant égales, ce qui permet d'analyser en simulations les effets de ces opérations sur la dynamique des compartiments du modèle. Les résultats des simulations de ces deux cas expérimentaux sont également présentés sur la figure 2.

Dans la première hypothèse testée, on a considéré que les fluctuations des bactéries ne

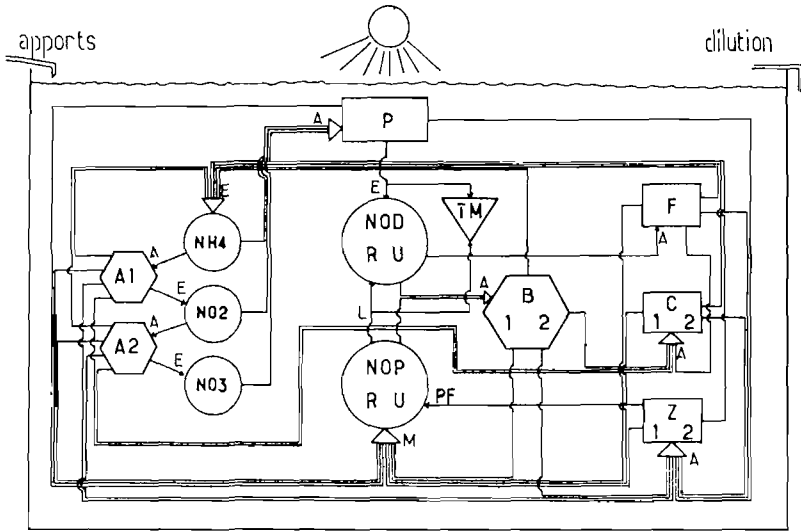


Figure 1 : Modélisation des processus biologiques intervenant dans la dynamique des composants du système. A = Assimilation, E = Excrétion liquide, M = Mortalité, PF = Production de pelotes fécales, L = Autolyse.

BILAN DES VARIABLES DU MODELE

Variation :

- de l'azote particulaire **R** = apports - dilution - dégradation bactérienne + mortalité + pelotes fécales
- de l'azote particulaire utilisable **U** = apports - dilution - dégradation bactérienne + mortalité + pelotes fécales autolyse
- de l'azote organique dissous réfractaire = apports - dilution - dégradation microbienne + excrétion phytoplancton
- de l'azote organique dissous utilisable = apports - dilution - dégradation microbienne + excrétion phytoplancton + autolyse du particulaire utilisable
- des bactéries hétérotrophes (2 catégories **B1**, **B2**) = apports - dilution + croissance - maintenance - mortalité - prédation ciliés - prédation rotifères **Z1**
- des microflagellés **F** = apports - dilution + croissance - maintenance - mortalité - prédation ciliés - prédation zooplancton **Z2**
- des ciliés (2 catégories **C1**, **C2**) = apports - dilution + croissance - maintenance - mortalité - prédation zooplancton **Z2**
- du zooplancton (2 catégories **Z1**, **Z2**) = apports - dilution + croissance - excrétion - mortalité
- du phytoplancton **P** = apports - dilution + croissance - excrétion - mortalité - prédation zooplancton
- des antibactériens phytoplanctoniques **TM** = apports - dilution + excrétion phytoplancton + lyse cadavres phytoplancton - autodégradation
- des bactéries autotrophes (bact. nitri. et bact. nitro. **A1**, **A2**) = apports - dilution + croissance - maintenance - mortalité
- de l'ammonium **NH4** = apports - dilution - assimilation phytoplancton - assimilation bactéries nitrifiantes + excrétion bactéries + excrétion flagellés + excrétion ciliés + excrétion zooplancton
- du nitrite **NO2** = apports - dilution + excrétion bactéries nitrifiantes - assimilation bactéries nitrosantes - assimilation phytoplancton
- du nitrate **NO3** = apports - dilution + excrétion bactéries nitrosantes - assimilation phytoplancton

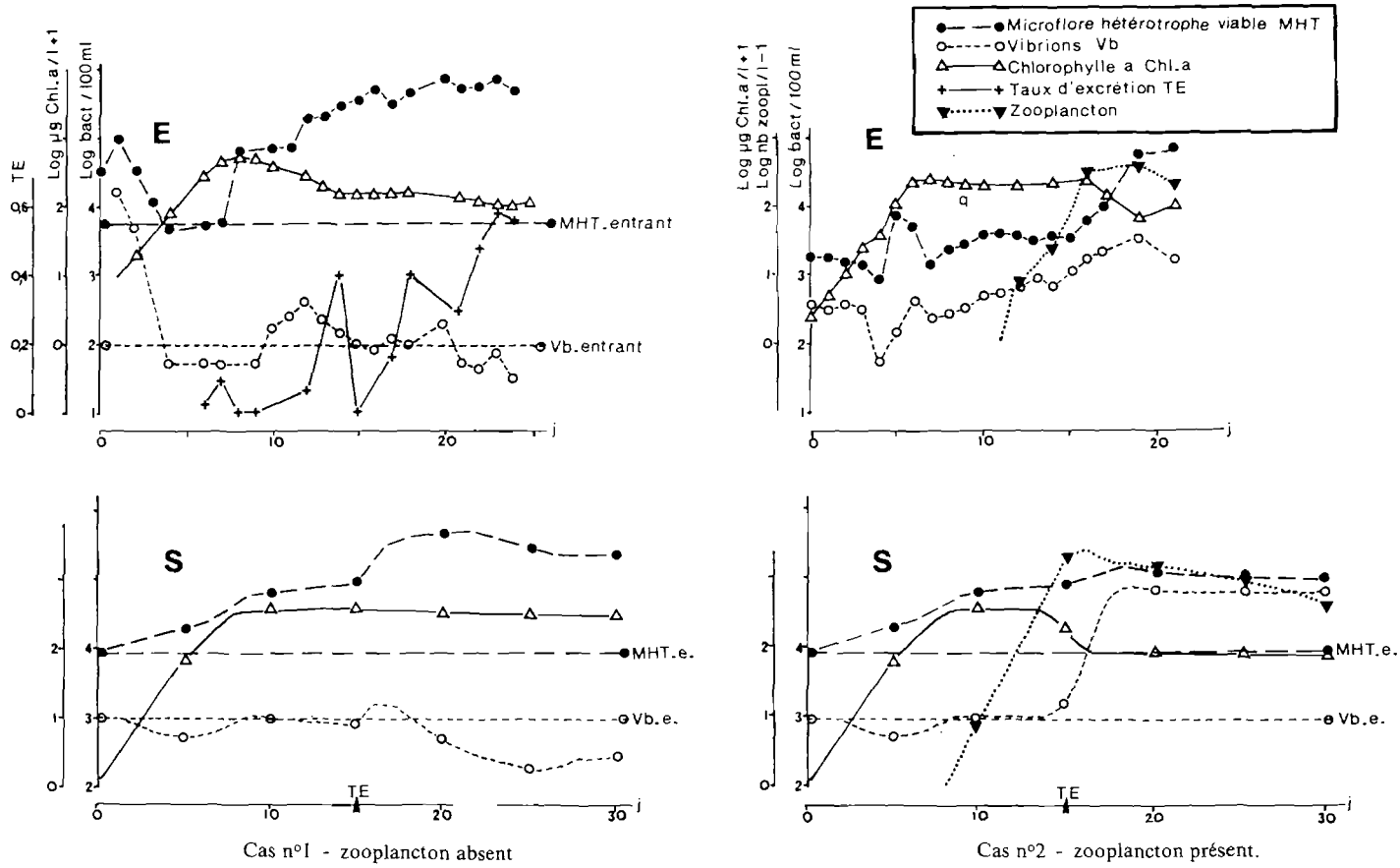


Figure 2 : Évolution des composants de l'écosystème : données expérimentales (E) et simulations (S).

dépendent que de la matière organique libérée par le phytoplancton et de la compétition nutritionnelle interspécifique. Si de telles relations sont bien démontrées (Bell, Mitchell, 1972; Martin, Lelong, 1984) elles sont insuffisantes pour expliquer différents détails et en particulier la disparition des vibrions en période de croissance du phytoplancton ou d'augmentation de son taux d'excrétion. La prise en compte de l'existence de substances antibactériennes excrétées ou liées aux cellules algales (2^e hypothèse) permet une meilleure représentation de la dynamique observée avec des périodes d'inhibition des vibrions sensibles. Ce phénomène avait déjà été évoqué par différents auteurs (Sieburth, 1968; Simidu *et al*, 1971; Koguré *et al*, 1979), pour qui la sensibilité des vibrions aux antimétabolites produits par les diatomées expliquerait la disparition de ces organismes lorsque les algues sont en croissance active. La simulation montre que c'est effectivement pendant cette période que la concentration d'antimétabolites excrétés est la plus importante. Nous avons pu vérifier la présence de ces substances dans l'eau des bassins dans ces conditions et leur activité *in vitro* envers certains vibrions (Gauthier *et al*, 1984 : présent volume).

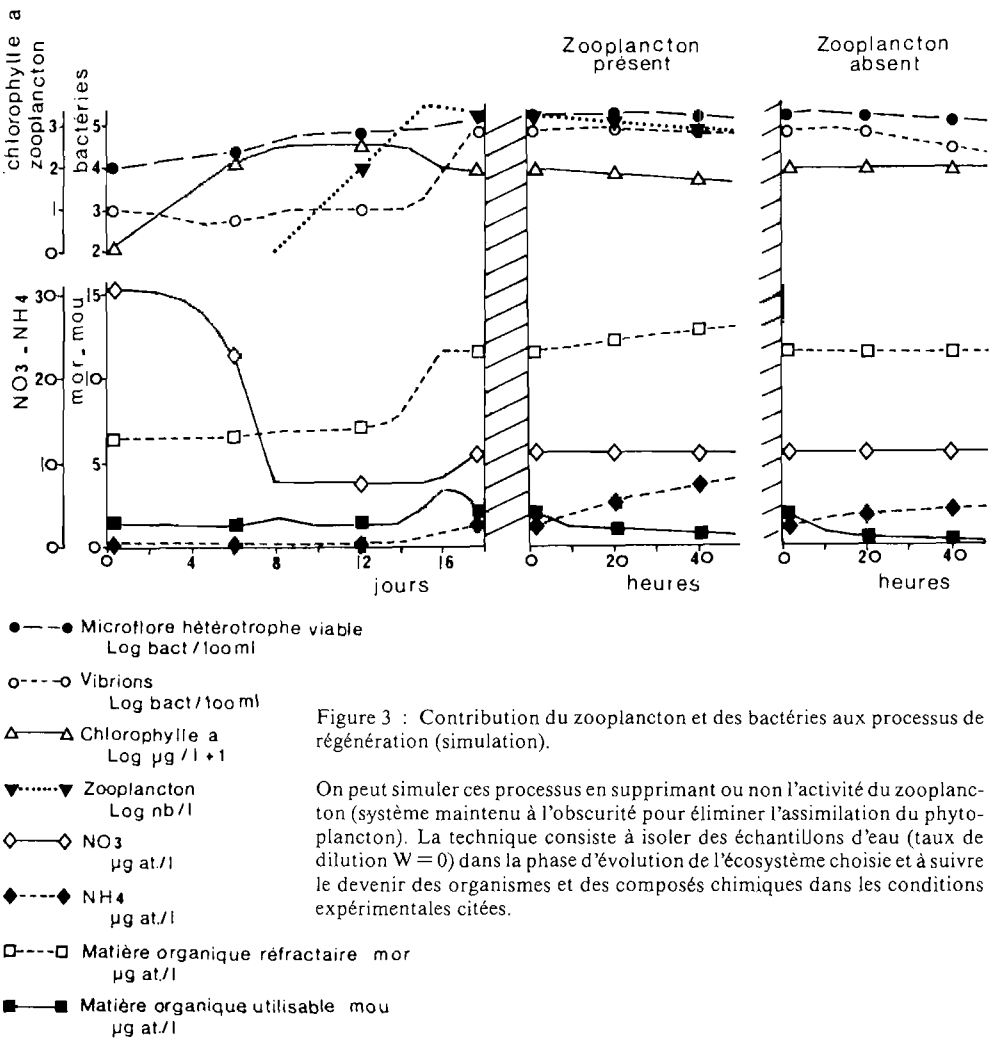


Figure 3 : Contribution du zooplancton et des bactéries aux processus de régénération (simulation).

On peut simuler ces processus en supprimant ou non l'activité du zooplancton (système maintenu à l'obscurité pour éliminer l'assimilation du phytoplancton). La technique consiste à isoler des échantillons d'eau (taux de dilution $W = 0$) dans la phase d'évolution de l'écosystème choisie et à suivre le devenir des organismes et des composés chimiques dans les conditions expérimentales citées.

L'introduction de la prédation par deux catégories de ciliés ne modifie pas les résultats (3^e hypothèse). Par contre, le développement du zooplancton (fonctions attribuées dans la simulation présentée : broutage du phytoplancton et des bactéries ; production de pelotes fécales essentiellement constituées de matériel organique réfractaire) conduit à une évolution analogue à celle observée lors du développement de ces organismes et à la multiplication des vibrions. Différentes hypothèses ont été testées pour expliquer cet effet du zooplancton (suppression éventuelle des antimétabolites par broutage du phytoplancton, prédation sur les bactéries, production de matière organique par le zooplancton) et en définitive, comme l'avaient suggéré Koguré *et al* (1980), il apparaît que la dynamique obtenue est essentiellement liée à la matière organique excrétée par les zooplanctons.

On a également utilisé cette démarche pour tenter d'évaluer la contribution respective du zooplancton et des bactéries aux processus de reminéralisation dans cet écosystème. Dans ce cas, les expérimentations et les simulations effectuées montrent deux phases de niveau d'activité hétérotrophe différentes selon que le phytoplancton est en croissance active ou au contraire en déclin, période où la reminéralisation est la plus intense. La faible teneur en matières organiques ne permet pas une régénération importante pendant la phase de croissance du phytoplancton. L'excrétion d'azote ammoniacal devient très significative lors du développement du zooplancton (fig. 3) mais on peut observer une reminéralisation d'origine bactérienne modérée mais non négligeable dans cette phase si l'on supprime artificiellement l'activité du zooplancton (fig. 3). L'accumulation de matériel organique réfractaire à une dégradation rapide montre l'importance à plus long terme des bactéries dans la lente minéralisation des déchets. Par contre, les bactéries autotrophes, également prises en compte dans les modèles élaborés ne montrent aucune activité significative dans l'écosystème planctonique étudié, de même que les ciliés dont les effectifs et surtout la biomasse demeurent très limités.

CONCLUSION

Cette stratégie montre que parmi les facteurs de régulation de la dynamique des communautés bactériennes, la matière organique provenant des algues ou issue du zooplancton (pelotes fécales) apparaît essentielle alors que d'autres facteurs, quoique susceptibles de moduler le comportement des communautés (substances antibiotiques élaborées par le phytoplancton surtout et, dans une moindre mesure, effets de la prédation exercée par les ciliés et le zooplancton sur les bactéries) paraissent jouer un rôle moins déterminant. Cette démarche permet également de distinguer la contribution des bactéries dans les phénomènes de reminéralisation. Cependant, une évaluation plus précise de la contribution respective de ces différentes variables aux phénomènes observés ne peut être obtenue qu'à partir de l'expérimentation et de mesures réelles. L'utilisation des modèles autorisera cependant une estimation de l'importance relative des différentes variables prises en compte dans le système étudié et peut ainsi guider l'élaboration des plans expérimentaux indispensables à la quantification.

BELL W., MITCHELL R., 1972. Chemotactic and growth responses of marine bacteria to algal extracellular products. *Biol. Bull.*, 143 (2) : 265-277.

CAHET G., MARTIN Y.P., 1978. Production primaire et activité bactérienne en eutrophisation expérimentale (lagune du Brusac, automne 1977). *Publ. CNEXO, Actes de colloq.*, 1979, 7 : 351-366.

- CURDS C.R., 1971. Computer simulations of microbial population dynamics in the activated-sludge process. *Water Res.*, 5 : 1049-1066.
- GAUTHIER M., MARTIN Y., LELONG P., BREITMAYER V., 1986. Interactions entre les bactéries et les algues dans une culture continue de phytoplancton naturel soumise aux conditions extérieures. *2e colloq. Int. Bacteriol. Mar. Brest*. Ce volume.
- HERBLAND A., 1975. Utilisation par la flore hétérotrophe de la matière organique naturelle dans l'eau de mer. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 19 : 19-31.
- KOGURE K., SIMIDU U., TAGA N., 1979. Effect of *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve on the growth of marine bacteria. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 36 : 201-215.
- KOGURE K., SIMIDU U., TAGA N., 1980. Effect of phyto and zooplankton on the growth of marine bacteria in filtered seawater. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 46 (3) : 323-326.
- LELONG P.P., BIANCHI M.A., MARTIN Y.P., 1980. Dynamique des populations planctoniques et bactériennes au cours d'une production expérimentale de phytoplancton marin naturel. II. Structure et physiologie des populations et leurs interactions. *Can. J. Microbiol.*, 26 : 297-307.
- MARTIN Y.P., 1980. Succession écologique de communautés bactériennes au cours de l'évolution d'un écosystème phytoplanctonique marin expérimental. *Oceanol. Acta*, 3 (3) : 293-300.
- MARTIN Y.P., BIANCHI M.A., 1980. Structure, diversity and catabolic potentialities of aerobiheterotrophic bacterial populations associated with continuous cultures of natural marine phytoplankton. *Microbiol. Ecol.*, 5 : 265-279.
- MARTIN Y.P., LELONG P.P., 1981. Modélisation de la dynamique des communautés bactériennes d'un écosystème planctonique marin expérimental. *Oceanol. Acta*, 4 (4) : 433-443.
- MARTIN Y.P., LELONG P.P., 1984. Relations bactéries-plancton au cours de poussées phytoplanctoniques expérimentales. *Bactériologie Marine, Marseille 17-19-5-1982*, Ed. CNRS, Paris : 107-113.
- NIVAL P., MALARA G., 1978. Ecotron - Embiez 8. Modélisation de la production d'organismes planctoniques dans les bassins. *Publ. CNEXO, Actes Colloq.*, 7 : 391-414.
- SIEBURTH J. McN., 1968. The influence of algal antibiosis on the ecology of marine microorganisms, in : *Advances in microbiology of the sea edited by M.R. Droop and E.J.F. Wood*. Acad. Press. London and New-York : 63-94.
- SIMIDU U., ASHINO K., KANEKO E., 1971. Bacterial flora of phyto and zooplankton in the inshore water of Japan. *Can. J. Microbiol.*, 17 : 1157-1160.