

Chapitre VI

CONCLUSION

VI. CONCLUSION

Le domaine océanique profond (<1000 m) constitue environ 88 % du volume océanique global, il est pourtant peu étudié d'un point de vue biogéochimique par rapport à la zone productive de surface. Les contraintes technologiques, les faibles vitesses de minéralisation observées ont contribué à négliger l'étude de ce compartiment. Toutefois, lorsque les vitesses de minéralisation mesurées le long de la colonne d'eau et dans les sédiments superficiels sont intégrées en fonction de l'épaisseur de chacun des compartiments considérés, les flux de minéralisation potentiellement réalisables par les microflores des zones profondes sont loin d'être négligeables. Le paradigme considérant que le domaine océanique profond est un milieu homogène où règne une activité minéralisatrice négligeable apparaît désuet. Il paraît donc important d'améliorer notre connaissance des vitesses de réaction des communautés microbiennes dans les différents étages du domaine océanique afin d'estimer plus précisément les flux de minéralisation qui en résultent, chaque fois que possible, non pas sous forme de flux potentiels, mais de flux réels.

Pour chacun des compartiments étudiés, la stratégie expérimentale a toujours été définie dans le souci de maintenir les échantillons dans les conditions les plus proches possibles de celles réellement exercées *in situ* : (1) à l'aide de l'équipement hyperbare du laboratoire (HPSS) pour les mesures d'activités dans la colonne d'eau, et pour la simulation de la chute des particules dans la colonne d'eau, (2) à l'aide du Lander de l'OSU de Banyuls-sur-Mer pour la mesure des activités microbiennes à l'interface eau-sédiment. Les concentrations en substrat ajouté ont toujours été choisies dans les gammes de concentrations les plus basses permises par la sensibilité des techniques analytiques dans le but de soit se rapprocher le plus possible des concentrations réelles naturelles (cas de la colonne d'eau), soit de se mettre en conditions traces par rapport aux concentrations naturelles (cas du sédiment). Dans le cas de la colonne d'eau profonde, les concentrations naturelles particulièrement faibles (i.e. à la limite de détection des techniques analytiques) ne permettent pas d'utiliser des concentrations traces en substrat. Nous avons donc utilisé des concentrations saturantes les plus faibles possibles pour éviter les palliers successifs résultant de cinétiques multiphasiques. Dans ce cas, les mesures définissent la vitesse maximale cinétiquement définie mais potentielle, alors que dans les sédiments les vitesses mesurées en concentrations théoriquement "traces" nous permettraient d'estimer des vitesses plus proches du processus réel.

La relative homéothermie de la colonne d'eau Méditerranéenne nous a permis d'apprécier les effets de la pression hydrostatique sur les activités microbiennes indépendamment des effets des faibles températures habituellement observées dans les océans profonds. Nous avons démontré que, dans des eaux stratifiées, la décompression d'un échantillon d'eau de mer prélevée en dessous de 1000 m entraîne une sous-estimation moyenne de son activité métabolique de $3,6 \pm 4,3$ (\pm e.t.; $n = 99$). Toutefois, il ne nous est pas possible, actuellement, de donner un facteur de correction permettant de valider des mesures d'activités réalisées sur des échantillons décomprimés, comme le montre l'écart type relatif à la valeur moyennée citée précédemment.

La matière organique du domaine profond étant essentiellement sous une forme non directement assimilable par les bactéries, l'étape préliminaire à sa minéralisation par les microflores profondes est donc l'hydrolyse ectoenzymatique des molécules de haut poids moléculaire (HMW) en molécules utilisables par les bactéries (<600 Da). Par exemple, nous avons démontré que pour produire la même biomasse bactérienne, les bactéries de la zone aphotique (200-2000 m) doivent hydrolyser 3,4 fois plus d'aminopeptides que leurs homologues de la zone euphotique (10-200m). Les microflores profondes sont donc bien adaptées à récupérer le carbone nécessaire à leur survie dans des composés de haut poids moléculaire. La vitesse de production des petits composés issus de ces réactions hydrolytiques régule leur utilisation à des fins anaboliques pour produire de la biomasse bactérienne nouvelle, et à des fins cataboliques dont le dioxyde de carbone constitue le produit final. Ce travail présente les premières études à notre connaissance sur les effets de la pression hydrostatique sur la mesure d'activités ectoenzymatiques (aminopeptidase et phosphatase) effectuées sur des échantillons naturels non décomprimés. Cette étude a permis de prouver que, dans le domaine pélagique profond, chaque étape conduisant à la minéralisation de la matière organique (de l'hydrolyse des macromolécules jusqu'à la production finale de CO₂) est réalisée par des organismes adaptés aux conditions ambiantes de forte pression hydrostatique.

Au cours de deux campagnes réalisées au printemps et en automne 2000, sur le site DYFAMED, nous avons pu montrer que les activités des microflores profondes présentent des variations saisonnières. Contrairement à la zone euphotique, les activités microbiennes dans le domaine pélagique profond ne sont pas limitées par les concentrations en N et P mais

par l'apport en carbone organique facilement utilisable. Dans le domaine océanique profond, le matériel organique est principalement sous forme dissoute et de faible poids moléculaire (LMW DOM < 1000 Da, Benner *et al.*, 1992; Ogawa & Ogura, 1992; Fig.4 du manuscrit n°4 – Tamburini *et al.*, soumis-c). Pourtant, seuls les composés organiques de petits poids moléculaires (LMW DOM < 600 Da) peuvent entrer directement au travers de la membrane cellulaire bactérienne (Nikaido & Vaara, 1985). Les composés LMW (< 1000 Da) qui s'accumulent dans les eaux profondes sont les résidus des attaques microbiennes préalables (Keil & Kirchman, 1994; Ogawa *et al.*, 2001) et constituent la fraction réfractaire de la LMW DOM (r-LMW DOM, Fig. 4 du manuscrit n°4 – Tamburini *et al.*, soumis-c). De ce fait, les microflore profondes doivent tirer l'essentiel de leur demande carbonée de la matière particulaire qui chute le long de la colonne d'eau. C'est le cas au printemps 2000 à la station DYFAMED où un flux de 308 mg C particulaire m⁻² d⁻¹ (Miquel comm. pers.) atteint la profondeur de 1000 m. Les bactéries pélagiques profondes libres présentent alors des activités aminopeptidasiques (EAA) répondant étroitement à cet apport en matériel frais (le flux potentiel d'aminopeptides hydrolysés entre 1000 et 2000 m est égal à 490 mg C m⁻² d⁻¹) et un "rendement de croissance bactérien" (estimé à partir de l'utilisation du ¹⁴C-glutamate) élevé (GY_G = 65 %). Au contraire, en automne, le flux particulaire à 1000 m est faible (17,5 mg C m⁻² d⁻¹) et les bactéries exacerbent leurs activités ectoenzymatiques (flux potentiel d'aminopeptides hydrolysés entre 1000 et 2000 m est égal à 1963 mg C m⁻² d⁻¹) ce qui provoque une dépense énergétique importante d'où un "rendement de croissance bactérien" très faible (GY_G = 12 %). En automne, les activités EAA potentielles ne sont pas cohérentes avec le faible flux de particules organiques ce qui suggère qu'au cours des périodes d'ultra-oligotrophie, les microflore profondes doivent puiser leur source de carbone dans la matière organique dissoute plus réfractaire, ce qui les contraint à dépenser plus d'énergie. Nous émettons l'hypothèse que, dans ce type de carence nutritive, les microflore développent des stratégies leur permettant de consommer au moins en partie le r-LMW DOC (compris entre 600 et 1000 Da), empêchant ainsi son accumulation définitive au cours du temps dans les eaux océaniques profondes. Ces attaques microbiennes sont certainement concomitantes à des altérations physico-chimiques de cette matière organique dissoute dite "réfractaire".

Une estimation plus précise des flux de minéralisation de la matière organique dans les océans nécessite une étroite collaboration pluridisciplinaire (1) en poursuivant la recherche de nouvelles molécules analogues pour nous permettre d'évaluer au mieux la minéralisation de la

matière organique (2) en affinant la caractérisation de la composition de la matière organique océanique (d'un point de vue quantitatif mais aussi qualitatif). Il faut être conscient que l'utilisation de petits substrats analogues, constitué d'un chromophore (methylumbelliférol – MUF ou 4-méthylcoumarinyl-7-amide – MCA) lié de manière covalente à un monomère (acide aminé, sucre, phosphate,...) ne représente pas correctement la structure tridimensionnelle d'un substrat de haut poids moléculaire et que les paramètres cinétiques déterminés aux moyens des substrats analogues usuels peuvent être différents de ceux des polymères naturels (Feller *et al.*, 1996). De plus, nous avons vu l'intérêt de l'étude simultanée des vitesses des deux étapes, hydrolyse des polymères et minéralisation des monomères, intervenant dans la dégradation de la matière organique en zone profonde. La technique proposée par l'équipe de Cindy Lee (Pantoja *et al.*, 1997) paraissait à ce titre très prometteuse car nous comptons synthétiser des analogues LYA avec des peptides radioactifs. De tels substrats permettraient de mesurer, en une seule et même expérimentation, à la fois la vitesse d'hydrolyse ectoenzymatique et les vitesses d'utilisation (incorporation dans la biomasse et minéralisation) des produits de cette hydrolyse. Malheureusement, et pour des raisons que nous définissons mal, dans un environnement oligotrophe l'utilisation des composés LYA-Ala₄ s'est avérée infructueuse. L'échec de cette étude préliminaire ne remet pas en cause la stratégie expérimentale mais devrait nous orienter vers d'autres traceurs.

Si en période de stratification, la décompression des échantillons prélevés dans la colonne d'eau profonde provoque une sous-estimation de la mesure des activités microbiennes, la décompression des échantillons d'eau proche du fond donne des résultats opposés. Toutefois, cette contradiction n'est pas aberrante. Du fait de la colonisation des particules en cours de chute, des bactéries hétérotrophes sont transportées en grand nombre de la zone productive de surface vers la zone profonde. L'interface eau-sédiment qui est le réceptacle de ces particules est donc un compartiment colonisé à la fois par des bactéries autochtones adaptées à la pression hydrostatique locale, et par des bactéries allochtones, non-adaptées à ce facteur. Une hypothèse préliminaire peut être avancée (Figure VI-1) : les bactéries attachées aux particules issues des zones superficielles sont, pour certaines d'entre elles, des bactéries piezotolérantes. Lors de leur chute dans la colonne d'eau, leurs activités métaboliques sont inhibées par l'augmentation de pression mais cet effet n'est pas létal. Lorsque, lors d'un carottage, ces populations sont remontées en surface, les échantillons sont décomprimés et ces bactéries retrouvent leurs conditions de pression optimales et leurs activités métaboliques sont

exacerbées. Les mesures d'activités effectuées sur les échantillons incubés à la pression atmosphérique apparaissent alors supérieures à celles réalisées en condition *in situ* (Jannasch & Wirsen, 1973; Picon, 2000; cette étude). Cette hypothèse est valable lors de flux particulaires suffisants pour enrichir l'interface eau-sédiment en bactéries allochtones originaires de la surface de l'océan. Toutefois, dans le cas de flux particulaires faibles, la proportion de bactéries allochtones peut être inférieure à celle des bactéries autochtones, les mesures d'activités effectuées à la pression atmosphérique seraient alors inférieures à celle réalisée *in situ* comme démontré par Cahet *et al.* (1990).

Au niveau non plus de l'interface benthique mais du sédiment proprement dit, aucune mesure d'activité microbienne n'a été réalisée, à notre connaissance, en maintenant les conditions de pression hydrostatique. Les résultats que nous avons obtenus dans les autres compartiments (colonne d'eau et interface eau-sédiment) montrent que les peuplements microbiens naturels sont sensibles aux variations de pression. On peut donc supposer que les peuplements sédimentaires sont eux aussi sensibles aux variations de ce facteur, et que la décompression des échantillons affecte également la mesure des activités microbiennes dans les sédiments. Cette mesure est-elle surestimée ou sous-estimée lorsque les échantillons sont décomprimés ? Dans la couche sédimentaire superficielle peuvent coexister des bactéries autochtones adaptées à la pression hydrostatique ambiante élevée (puisque toutes les bactéries piezophiles isolées sont issues de la première couche du sédiment, cf. **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**; Kato & Qureshi, 1999) et allochtones (provenant d'apports plus ou moins fréquents de la zone de surface). Par contre, il semble peu probable qu'au cours de l'enfouissement ces dernières puissent survivre de manière dominante face à des bactéries mieux adaptées à leurs conditions environnementales. Nous pouvons donc avancer l'hypothèse que les activités métaboliques microbiennes classiquement mesurées sur des échantillons de sédiment profond décomprimés sont sous-estimées par rapport à celles réellement exercées *in situ*. Par contre, il nous est impossible d'évaluer l'importance de la sous-estimation due à la décompression d'échantillons sédimentaires.

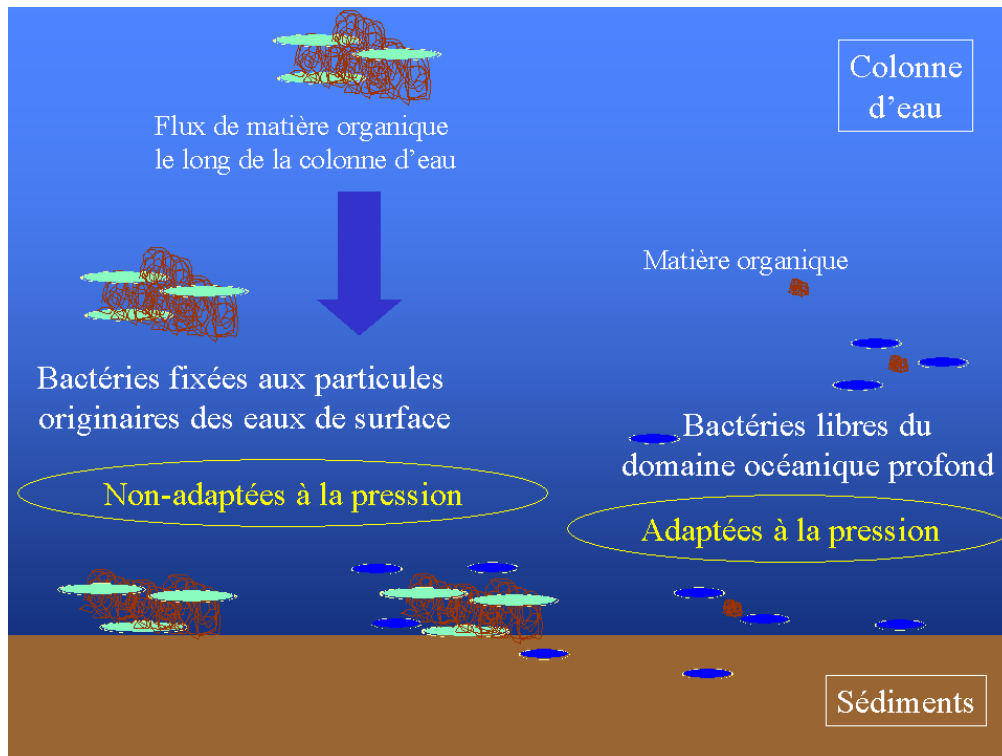


Figure VI-1. Bactéries adaptées et non adaptées à la pression hydrostatique. Les bactéries qui chutent avec les particules originaires de surface s'accumulent à l'interface eau-sédiment. Elles ont leurs activités métaboliques inhibées lorsqu'elles sont soumises à de fortes pressions hydrostatiques (mesures *in situ*), mais retrouvent leurs capacités métaboliques lorsqu'on les ramène en surface (mesures à pression atmosphérique). Les mesures sur des échantillons décomprimés et incubés à pression atmosphérique sont alors surestimées. A l'opposé, les bactéries libres du domaine océanique profond sont adaptées à de fortes pressions hydrostatiques (mesures *in situ*), et la décompression des échantillons inhibe leurs activités métaboliques (mesures à pression atmosphérique). Les mesures sur des échantillons décomprimés sont alors sous-estimées.

Dans le compartiment sédimentaire, les concentrations naturelles en matière organique nous permettent de nous placer théoriquement à des concentrations idéales (traces) pour mesurer des vitesses plus proches des activités réelles. *A contrario*, dans le domaine pélagique profond l'ultraoligotrophie et l'importance de la fraction organique non chimiquement définie ne nous permettent de mesurer, pour l'instant, qu'une V_{max} , bien définie d'un point de vue cinétique, mais seulement potentielle. Ainsi, dans notre étude de la répartition du flux de minéralisation au site DYFAMED (Tableau IV-8) la part dévolue au domaine benthique est probablement plus juste que celle attribuée au domaine pélagique profond. La quantification des fonctions biologiques en terme de flux de production, de transformation et minéralisation de la matière organique dans la colonne d'eau et le sédiment récent, ainsi que les mécanismes de transfert pelagos - benthos devront être développés en associant mesures de terrain, simulation de flux et études de processus.

Un des défis majeurs de l'Océanologie contemporaine est d'améliorer la connaissance des processus biologiques à l'échelle de la population et de l'organisme (y compris au niveau physiologique, taxonomique et génétique) et d'intégrer cette connaissance à l'estimation du rôle de ces processus dans le fonctionnement de l'écosystème. La simulation de la chute de particules dans la colonne d'eau est une stratégie adaptée à cette étude de processus. Cette approche originale devrait permettre de mesurer les vitesses de minéralisation et de dissolution des particules lors de leur chute et donc d'affiner les estimations des flux en matière organique et en éléments biogènes vers le domaine océanique profond.

