

QUELQUES REMARQUES SUR LA DISTRIBUTION VERTICALE DES BACTÉRIES DANS DES SÉDIMENTS MÉDITERRANÉENS LITTORAUX ET PROFONDS

par L. DEVÈZE

La distribution verticale des bactéries dans l'épaisseur des sédiments marins, qu'ils soient littoraux ou profonds, revêt un caractère de très grande complexité. L'image d'une telle distribution devenue classique à la suite de nombreuses recherches pourrait être schématisée ainsi : ce sont en général les quelques premiers centimètres, et en particulier l'interface eau-sédiment, qui constituent la zone d'activité bactérienne la plus intense; au-dessous de celle-ci, dans une couche de faible épaisseur en général, la densité bactérienne diminue d'abord rapidement puis d'une manière plus progressive. La diminution de densité observée depuis la surface sédimentaire, devenue atténuée avec la profondeur, atteint une zone de « stabilisation » au sein de laquelle l'intervalle de variations n'est plus que de faible importance. Les limites inférieures de la biosphère se situent à des niveaux très profonds, si toutefois il existe une limitation définie à cet égard; l'analyse microbiologique faite sur des carottes dont certaines dépassaient 3,50 m d'épaisseur a toujours révélé l'existence aux niveaux les plus profonds de bactéries en densité plus ou moins réduite susceptibles de se développer en milieu expérimental. Cette distribution verticale classique révèle également l'existence d'un rapport germes aérobies/germes anaérobies progressivement augmenté avec la profondeur, tout au moins jusqu'à un niveau sédimentaire situé à 70-80 cm de la surface.

Toutefois, différentes recherches ont souligné le fait qu'il pouvait exister, suivant les carottages, de profondes différences affectant non seulement la densité relative des bactéries mais aussi le profil de répartition de celles-ci au sein du sédiment. Ainsi, des zones plus ou moins profondes caractérisées par une densité bactérienne élevée pouvaient se rencontrer au-dessous de couches à densité plus réduite. Cette discontinuité de répartition était généralement interprétée comme répondant à la présence de loci de modifications brutales des caractéristiques physiques et chimiques du milieu sédimentaire. Les différences plus ou moins profondes rencontrées dans la distribution verticale des bactéries au sein des sédiments sont suffisamment fréquentes pour poser en fait le problème des facteurs qui la commandent directement ou indirectement.

Les remarques qui vont suivre résultent d'observations faites par l'étude de milieux sédimentaires très divers. Certaines de ces observations ont trait à des sédiments lagunaires ou littoraux méditerranéens proches de la région de Marseille. D'autres ont été faites à la faveur d'une campagne océanographique du navire « Calypso » en mai-juin 1959 entre l'Espagne et l'Algérie. Cette campagne m'a permis d'effectuer des prélèvements à des profondeurs variant entre 50 et 2 500 m. Un carottage a pu ainsi être opéré aux profondeurs suivantes : 50, 120, 480, 510, 950, 2 320, 2 400 et 2 500 m, sensiblement dans l'axe Carthagène-Oran. Ce sont ces prélèvements qui ont permis l'analyse microbiologique en vue d'établir les caractéristiques essentielles de distribution verticale des bactéries anaérobies et sulfato-réductrices dans la couche sédimentaire.

1^o) *Les milieux sédimentaires lagunaires.*

Les milieux sédimentaires lagunaires revêtent un caractère de très grande instabilité non seulement en ce qui concerne les propriétés physico-chimiques mais aussi les activités biologiques qui s'exercent dans leur épaisseur. Cette instabilité est évidemment en rapport direct avec les caractéristiques propres de la nappe d'eau qui les recouvre. Il est en effet certain que des facteurs tels que les conditions climatiques générales, l'épaisseur de la nappe d'eau, la présence ou l'absence de circulation et l'importance de celle-ci, le caractère et l'ampleur de la sédimentation organique, peuvent exercer une action profonde sur le milieu sédimentaire proprement dit.

R. MATHERON (1962), pour la partie physico-chimique, et J. LE PETIT, pour la partie microbiologique, ont nettement souligné la forte personnalité de ces milieux dans l'étude qu'ils ont faite d'un sédiment de la côte varoise (lagune du Brusç). Leur conclusion essentielle a été la mise en évidence de l'utilisation possible des populations bactériennes, comme de certains facteurs physico-chimiques, en tant qu'« indicateurs » de l'activité et de l'évolution générales d'un sédiment. Dans cette lagune, pour une couche sédimentaire de 40 cm environ qui recouvre l'assise rocheuse, et dont le matériel est très hétérogène d'un point de vue granulométrique, la distribution verticale des bactéries aérobies présente toujours un maximum dans les 5 premiers centimètres. La couche sous-jacente, par contre, possède une répartition verticale variable en rapport direct avec la propre répartition verticale des caractéristiques physico-chimiques et de l'importance de la sédimentation organique. Les bactéries anaérobies coexistent en surface avec les aérobies. Leur densité maximum est observée soit en surface, soit dans les 5 premiers centimètres également, suivant les stations. Elle diminue ensuite jusqu'à une profondeur de 15-20 cm et au-dessous de ce niveau, susceptible de variation suivant les stations, la densité est fonction semble-t-il directement de la teneur en matières organiques. Les bactéries sulfato-réductrices sont caractérisées par une distribution verticale très variable. Aux niveaux très superficiels, sur une épaisseur d'environ 10 cm, leur densité peut être soit faible, soit très importante. Le maximum est atteint dans une couche sous-jacente, entre 15 et 30 cm. Mais il n'est pas exceptionnel de trouver au-dessous de la surface même du sédiment une alternance de zones de faible et de forte densité. Ces deux travaux ont permis de rattacher la distribution verticale des bactéries à différents facteurs qui semblent effectivement la régir, parmi lesquels il faut noter : la granulométrie, le pH, le potentiel redox, la teneur en eau et en matières organiques et peut-être une teneur limite en sulfates solubles valable pour les bactéries sulfato-réductrices.

Fait également important, l'étude physico-chimique et microbiologique faite dans ce milieu lagunaire a permis de dissocier très nettement deux horizons sédimentaires. L'un, superficiel, représentant environ les 15 premiers centimètres, est relativement homogène dans ses caractéristiques générales, très actif d'un point de vue biologique et reflète l'activité actuelle de la lagune. L'autre plus profond, revêt un caractère de plus grande instabilité pour une activité biologique inégale et amoindrie.

Cette étude a également permis de déceler, en fonction de la localisation des stations dans la lagune, une tendance à une évolution dirigée dans le sens d'une stabilisation, faible certes, mais progressive des caractéristiques physico-chimiques et microbiologiques. Cette évolution progressive, qui tend à conférer au milieu sédimentaire une personnalité de plus en plus forte d'abord et des caractéristiques lagunaires modifiées ensuite, contribue à certains égards à rapprocher d'un sédiment franchement marin ce complexe sédimentaire lagunaire. Elle est sensiblement parallèle à des modifications progressives des caractéristiques de la nappe d'eau (immersion permanente des sédiments, épaisseur accrue de la nappe d'eau, apparition de mouvements de circulation des eaux).

2^o) *Les milieux sédimentaires littoraux.*

Les milieux sédimentaires de la province néritique ont des caractéristiques physico-chimiques et microbiologiques très variables. Il existe en effet de très nombreux facteurs d'importance inégale dont l'influence peut s'exercer sur la répartition verticale de ces caractéristiques. Certains de ces facteurs sont en rapport direct avec la topographie de la région et la localisation des stations d'étude (proximité des rivages, importance des drainages et des apports

terrigenes, caractère plus ou moins « fermé » de la zone marine par enserrement dans les terres). D'autres facteurs sont commandés par le milieu sédimentaire proprement dit (épaisseur de la couche sédimentaire, granulométrie, importance du phytobenthos et du zoobenthos). D'autres enfin sont en rapport direct avec la nappe d'eau qui recouvre le sédiment (épaisseur de la nappe, circulation permanente ou temporaire, activité biologique présente dans les eaux, etc.).

C'est l'intervention de cette pluralité de facteurs dont certains sont très intimement liés qui ne permet pas de donner un profil détaillé de la distribution des bactéries valable pour tous les sédiments de la province néritique. Toutefois, parmi les différents profils de distribution verticale des bactéries que j'ai pu observer il est possible de dissocier, d'une manière très générale, trois horizons sédimentaires superposés : l'interface eau-sédiment ou la surface des sédiments proprement dite, une couche sous-jacente dont l'épaisseur peut varier entre les limites de 10 et parfois 50 cm et plus, et en dernier le niveau sédimentaire profond. La pellicule sédimentaire superficielle ou l'interface eau-sédiment, abrite une densité particulièrement élevée de germes à la fois aérobies et anaérobies. Nous retrouvons également dans ces milieux une coexistence de germes aérobies et anaérobies à ce niveau. Les bactéries sulfato-réductrices peuvent y exister en nombre très variable; cela a été couramment observé aussi bien dans la zone littorale de la région de Marseille que dans des régions peu profondes proches des rivages de l'Afrique du Nord et de l'Espagne. La densité de ces germes semble être directement commandée par la quantité et la nature des matières organiques présentes. La couche sous-jacente est également particulièrement riche en populations bactériennes : on y trouve une prépondérance marquée de germes anaérobies alors que l'importance relative des aérobies tend au contraire à décroître avec la profondeur. C'est également dans cet horizon que se situe en général le maximum de bactéries sulfato-réductrices. Le niveau profond enfin peut présenter, suivant les stations, l'aspect d'un milieu stabilisé ou en voie de stabilisation ou au contraire celui d'un milieu plus perturbé. Ce sont très vraisemblablement les matières organiques incluses dans les sédiments sous une forme essentiellement de déchets grossiers qui constituent le facteur perturbant. C'est très souvent à leur contact immédiat que se rencontrent des densités parfois énormes de bactéries sulfato-réductrices.

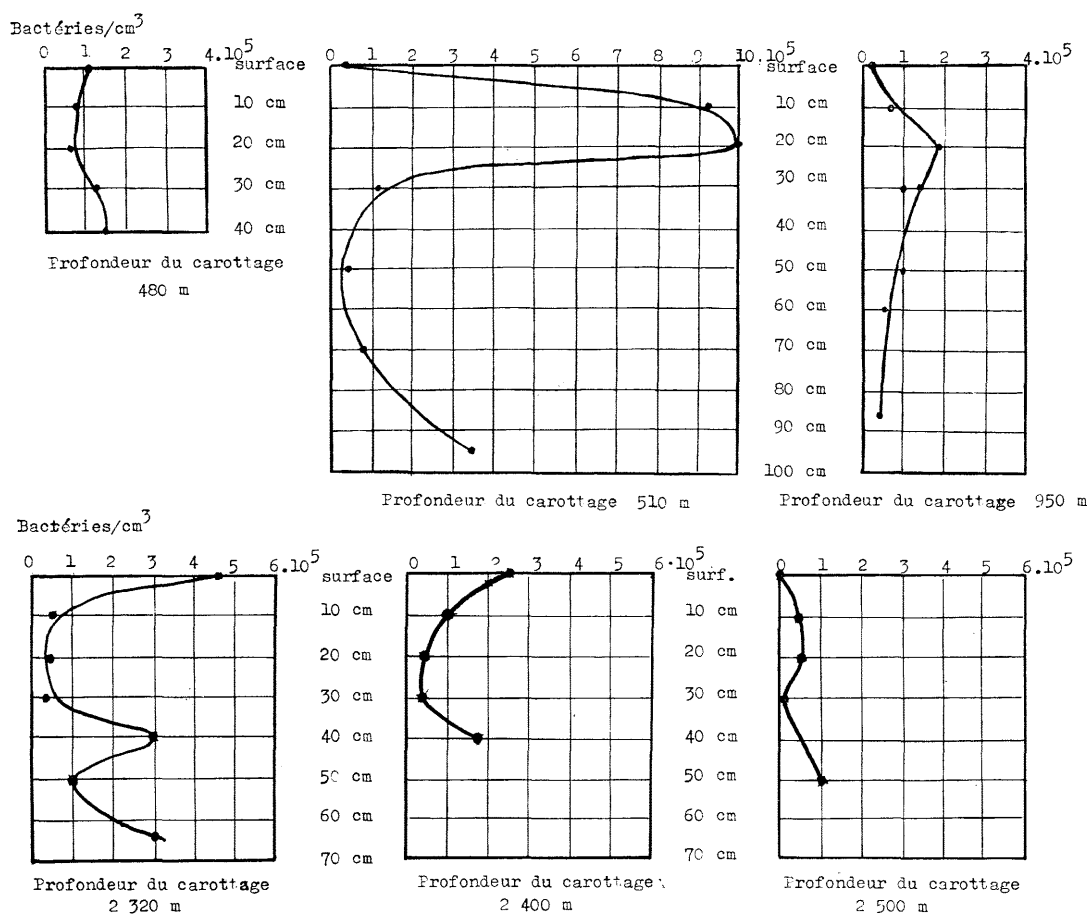
3^o) *Les milieux sédimentaires profonds.*

L'analyse microbiologique qui a été faite sur les sédiments prélevés à des profondeurs comprises entre 480 et 2 500 m a révélé, suivant les carottages, une densité très variable et une grande diversité du profil de distribution des bactéries anaérobies et sulfato-réductrices. Le tableau et la figure donnés mettent bien en relief ces différents aspects.

Pour les sédiments prélevés à des profondeurs comprises entre 480 et 950 m, la répartition verticale des bactéries anaérobies peut affecter deux images différentes. Dans certains cas, la densité bactérienne semble être caractérisée par une certaine homogénéité de distribution dans l'épaisseur du sédiment, avec une tendance à la stabilisation depuis la surface jusqu'au 20^e cm et une élévation très ménagée dans les couches sous-jacentes. C'est ainsi que pour la carotte prélevée à 480 m de profondeur, l'intervalle de variations dans les 40 premiers centimètres se situe entre les densités extrêmes de 75 000 et 150 000 germes au cm³. De même, pour le sédiment prélevé à 950 m, ce sont les densités extrêmes de 25 000 et 190 000 germes au cm³ qui délimitent l'intervalle de variations pour une épaisseur sédimentaire de 95 cm. La deuxième image de distribution verticale des bactéries anaérobies peut être donnée par le résultat de l'analyse microbiologique faite sur le prélèvement de 510 m de profondeur : le minimum anaérobie observé à la surface même du sédiment est suivi d'une augmentation jusqu'à une densité maximum au 20^e cm; dans les couches sous-jacentes, la densité diminue jusqu'au 70 ou 95^e cm. Les niveaux les plus profonds (105 cm) montrent une tendance marquée à une élévation de densité. Dans ce cas, l'amplitude des variations de densité dans une couche sédimentaire de 105 cm est beaucoup plus importante puisqu'elle se situe entre les limites extrêmes de 33 000 et 1.10⁶ germes au cm³.

Les bactéries sulfato-réductrices semblent avoir, par contre, une distribution verticale plus simple. Leur densité est toujours faible dans les 15 premiers cm du sédiment, avec dans certains cas une absence complète de germes à la surface même. Leur densité maximum, suivant

les échantillons, se situe à des profondeurs comprises entre 20 et 50 cm. Au-dessous de ces niveaux, la densité est en général progressivement diminuée. En ce qui concerne les niveaux profonds, le carottage effectué à 950 m de profondeur constitue un cas semble-t-il particulier; en effet, à 95 cm, la densité de germes sulfato-réducteurs est anormalement élevée puisqu'elle dépasse plusieurs milliers de germes au cm^3 .



Profil de distribution des bactéries anaérobies dans des sédiments profonds.

Les sédiments les plus profonds (2 320, 2 400 et 2 500 m) n'ont pu être analysés que sur une épaisseur de 40 à 65 cm. Les échantillons prélevés à 2 320 et 2 400 m montrent tous deux une densité maximum de germes anaérobies à la surface même du sédiment. On y observe également une diminution de densité à partir du 10^e cm jusqu'à une zone de stabilisation relative située à 30 cm. Le niveau profond, jusqu'à 65 cm, montre une tendance à une nouvelle élévation de densité. Toutefois, le milieu sédimentaire profond peut être sujet à une certaine instabilité : on peut y noter en effet des niveaux de densité diminuée comme c'est le cas du niveau des 50 cm pour le prélèvement opéré à 2 320 m de profondeur.

Le sédiment le plus profond (2 500 m) est essentiellement caractérisé par une certaine monotonie, une certaine homogénéité de distribution verticale des bactéries anaérobies, les limites de variations étant marquées par les densités extrêmes de 12 000 et 100 000 germes au cm^3 . Cette homogénéité est apparente dans les 20 premiers cm; mais au-delà d'un minimum atteint au 30^e cm, on observe une tendance à une élévation de densité jusqu'au 50^e cm, niveau le plus profond qui a été analysé.

Pour ces sédiments profonds, les bactéries sulfato-réductrices ont une certaine unité de distribution verticale. En effet, dans les 20 premiers cm, ces bactéries, lorsqu'elles sont présentes, sont toujours en nombre réduit. Leur densité maximum se situe, d'une manière générale, entre le 20^e et le 30^e cm, avec une tendance assez nette à une localisation relativement stricte au 30^e cm. Enfin, à partir du 40^e cm, leur densité est dans tous les cas sensiblement diminuée.

| Niveau sédimentaire (en cm) | Nombre de bactéries anaérobies au cm ³ de sédiment | | | | | |
|-----------------------------------|---|-----------|---------|---------|---------|---------|
| | Profondeur du carottage (en m) | | | | | |
| | 480 | 510 | 950 | 2 320 | 2 400 | 2 500 |
| Surface | 103 000 | 33 000 | 25 000 | 450 000 | 246 000 | 12 000 |
| 10 | 95 000 | 929 000 | 75 000 | 45 000 | 100 000 | 48 000 |
| 20 | 75 000 | 1 000 000 | 190 000 | 37 000 | 45 000 | 50 000 |
| 30 | 132 000 | 108 000 | 100 000 | 32 000 | 33 000 | 16 000 |
| 40 | 150 000 | | | 300 000 | 173 000 | |
| 50 | | 44 000 | 100 000 | 100 000 | | 100 000 |
| 65 | | | | 320 000 | | |
| 70 | | 76 000 | 55 000 | | | |
| 95 | | | 50 000 | | | |
| 105 | | 352 000 | | | | |

TABLEAU I. — Distribution de la densité des bactéries anaérobies dans l'épaisseur sédimentaire aux différentes stations profondes.

4^o) Le problème des facteurs qui régissent la distribution verticale des bactéries dans les sédiments.

Il serait prématuré, devant le nombre réduit d'échantillons analysés et la grande diversité d'aspects observés, de vouloir tenter de définir un schéma-type de la distribution verticale des bactéries dans l'épaisseur de la couche sédimentaire. Cependant, certaines remarques d'ordre général semblent pouvoir être d'ores et déjà dégagées.

Quelle que soit l'image du profil de distribution verticale des bactéries, une distinction assez marquée s'établit entre trois horizons sédimentaires superposés : l'interface eau-sédiment ou la surface sédimentaire proprement dite, une couche directement sous-jacente d'une épaisseur variant entre 20 et 50 cm en général et un niveau profond. C'est en effet la conclusion à laquelle nous avons abouti lors de l'examen des résultats d'analyses des sédiments de la province néritique et de ceux prélevés à des profondeurs assez importantes. C'est également ce que laissent supposer les conclusions concernant les milieux lagunaires, bien que pour ceux-ci, la faible épaisseur sédimentaire constitue un facteur qui intervient directement dans la définition et la délimitation des horizons. En d'autres termes, cela revient à dissocier une couche « superficielle » de faible épaisseur (en général 50 cm) d'une couche profonde.

L'interface eau-sédiment ou les quelques millimètres superficiels du sédiment représentent, tout au moins en principe, le niveau le plus actif, marqué avec la plus grande acuité par l'évolution générale, momentanée ou actuelle, de l'activité du sédiment et de la nappe d'eau qui le recouvre. Mais la définition de la couche immédiatement sous-jacente, couche qui se retrouve dans tous les cas examinés, doit nécessairement faire appel à deux considérations. C'est en effet à ce niveau que se surimposent certaines manifestations de l'activité actuelle du sédiment superficiel qui l'affectent directement ou indirectement, et la marque d'une évolution et d'une activité passées. Les sédiments profonds enfin, relativement bien isolés, ne sont que sous la seule dépendance d'une activité et d'une évolution antérieure, si l'on excepte toutefois, dans certains cas, l'intervention d'un facteur de perturbation de faible importance en général représenté par les possibilités de diffusion ou de courants hydriques d'infiltration dirigés de haut en bas.

Ces trois horizons sédimentaires ont donc été définis en fonction de la possibilité ou de l'impossibilité de rapports directs ou indirects du sédiment avec la nappe d'eau qui le recouvre. En effet, certains facteurs parmi les plus importants tels que la granulométrie, la quantité et la nature des matières organiques présentes ne suffisent pas à expliquer, dans la plupart des cas non seulement les variations de densité bactérienne mais encore la répartition verticale de celle-ci dans les sédiments marins. Il est donc nécessaire de faire appel à d'autres facteurs. Les observations qui ont été faites laissent supposer que ceux-ci sont très nombreux et très divers. Parmi ceux-ci, il convient de signaler : l'épaisseur de la couche sédimentaire et son indice de tassement, le profil de l'assise solide qu'elle recouvre (possibilité ou impossibilité de courants hydriques obliques); la granulométrie, la teneur en eau, le pH, le potentiel d'oxydoréduction (rH et Eh), la composition chimique et notamment la quantité, la nature et le degré d'altération des matières organiques, la teneur en humus, l'épaisseur de la couche d'eau recouvrant les sédiments et ses caractéristiques physico-chimiques et la présence ou l'absence de circulation; enfin l'importance quantitative du benthos et des organismes pélagiques susceptibles de décanter après leur mort.

Il est très vraisemblable que d'autres facteurs nous seront révélés au fur et à mesure que nos connaissances du milieu sédimentaire marin deviendront plus précises.

BIBLIOGRAPHIE

- BARTHOLONEW (J.W.) et RITTENBERG. (S.C.), 1949. — Thermophilic bacteria from deep ocean bottom. — *J. Bact.*, **57** : 658.
- KRISS (A.E.), 1952. — Microbial life in the ocean depths. — *Adv. Mod. Biol., Moscou*, **34** : 194-218.
- KRISS (A.E.) et RUKINA (E.A.), 1952. — Microorganisms in the bottom deposits of ocean region. — *Izvestiya Akad. Nauk. URSS, Ser. Biol.*, **6** : 67-79.
- LLOYD (B.), 1931. — Muds of the Clyde Sea area. II Bacterial content. — *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **17** : 751-765.
- LE PETIT (J.), 1962. — Contribution à l'étude microbiologique des sédiments de la région du Brusc. — Diplôme d'Etudes Supérieures, Fac. Sci. Marseille (sous presse).
- MORITA (R.Y.) et ZOBELL (C.E.), 1955. — Occurrence of bacteria in pelagic sediments collected during the Mid-Pacific Expedition. — *Deep Sea Res.*, **3** : 66-73.
- MATHERON (R.), 1962. — Contribution à l'étude physico-chimique des sédiments de la région du Brusc. — Diplômes d'Etudes Supérieures, Fac. Sci., Marseille (sous presse).
- REUSZER (H.N.), 1933. — Marine Bacteria and their role in the cycle of life in the sea. III. The distribution of bacteria in the ocean waters and muds about Cape Cod. — *Biol. Bull.*, **65** : 480-497.
- RITTENBERG (S.C.), 1940. — Bacteriological analysis of long cores of marine sediments. — *J. Mar. Res.*, **3** : 191-201.
- WASKMAN (S.A.), 1933. — Studies of the biology and chemistry of the Gulf of Maine. III Bacteriological investigations of the sea water and marine bottoms. — *Biol. Bull.*, **64** : 183-205.
- ZOBELL (C.E.), 1943. — Bacteria as geological agents with particular reference to petroleum. — *Petrol. World*, **40** : 30-43.
- 1959. — Introduction to marine microbiology. Contribution to marine microbiology. — *Information series n° 22, New Zealand Oceanog. Institute., Memoir n° 3* : 7-20.
- 1959. — Microbiology of soil. Contributions to Marine microbiology. — *Information series n° 22, New Zealand Oceanog. Institute., n° 3* : 39-47.
- ZOBELL (C.E.) et ANDERSON, 1936. — Vertical distribution of bacteria in marine sediments. — *Bull. Amer. assoc. Petrol. Geol.*, **20** : 258-269.
- ZOBELL (C.E.) et FELTHAM (C.B.), 1942. — The bacterial flora of a marine mud as an ecological factor. — *Ecology*, **23** : 69-78.
- ZOBELL (C.E.) et RITTENBERG (S.C.), 1948. — Sulphate-reducing bacteria in marine sediments. — *J. Mar. Res.*, **7** : 602-617.
-